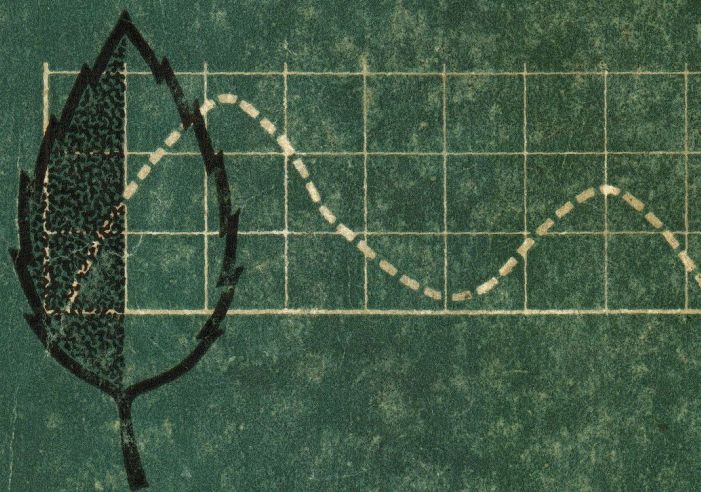


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

В. И. ВАСИЛЕВИЧ

**СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ
В ГЕОБОТАНИКЕ**



ВВЕДЕНИЕ

Современный этап развития биологии характеризуется широким внедрением методов химии, физики и математики в исследования процессов жизни. Внедрение этих методов во многом способствовало тому громадному успеху, который достигнут за последние годы в области биохимии, биофизики, генетики и цитологии. Однако большинство областей биологии, в том числе и геоботаника, до сих пор остаются описательными в своей основе и точный количественный анализ явлений занимает в них сравнительно мало места. Но не следует думать, что существуют какие-то принципиальные ограничения в использовании данных и методов математики в биологии. “В каждой форме движения, в том числе и в биологической, имеются качественная и количественная стороны. А последняя принципиально во всех случаях может быть подвергнута изучению математическими методами” (Жданов, 1957, стр. 80). По мнению крупного специалиста в области математической статистики Б. В. Гнеденко (1960), исключительная сложность и изменчивость биологических явлений не может служить препятствием для применения математики, а требует широкого применения теории вероятностей и математической статистики. Одной из причин, тормозивших внедрение математических методов анализа биологических явлений А. А. Ляпунов (1966, стр. 67) называет “порочные философские концепции, состоящие в том, что живая природа в силу своей специфики не поддается изучению точными методами. Эти философские концепции имеют явно виталистическую природу, хотя нередко выдаются за диалектический материализм”.

Каждая наука проходит в своем развитии этап чисто качественных описательных исследований, поэтому деление наук на точные и описательные отражает лишь их состояние в какой-то определенный момент, а не принципиальные различия между ними. Несколько столетий назад и физика была чисто описательной наукой. Галилей был первым, кто начал использовать математические методы для анализа физических явлений, чем и положил начало количественной физике. В настоящее время уже невозможно представить физику без мощного математического аппарата, и людям, мало знакомым с историей науки, кажется, что такое положение существовало испокон веков. В химию методы физики и математики внедрились еще позднее, и лишь последние десятилетия характеризуются широким их использованием. Биология же как наука, имеющая дело с более сложной формой движения материи, еще находится в начале этого пути.

Любая наука не только может, но и должна использовать результаты и методы других, смежных с нею, наук. Это положение особенно важно и для геоботаники, вскрывающей закономерности такого сложного природного комплекса, каким является растительный покров. Геоботаники при анализе среды большое внимание уделяют физике и химии почв, а также физике приземного слоя воздуха. Любые исследования экологии видов неизбежно связаны с их физиологией, а через нее – и с химией. Полевые исследования физиологических процессов в растениях (фотосинтеза, транспирации) и процессов круговорота веществ в природных системах приобрели за последнее десятилетие довольно широкий размах. Правда, в этом направлении сделаны лишь первые шаги и еще мало оснований говорить о химии или физике биосферы. Но и сейчас никто не станет отрицать, что этим разделам науки принадлежит большое будущее.

Как же обстоит дело с использованием математических методов в геоботанике? Еще нередко можно встретить геоботаника, утверждающего, что сложные закономерности растительных сообществ не могут быть выражены математическим языком, что всякая математическая обработка геоботанических данных приводит к

излишней схематизации, при которой теряется специфика объекта. Но и без применения математических методов мы вынуждены прибегать к таким же упрощениям и схематизации, что объясняется недостаточной разработкой теории геоботаники и отсутствием знаний о многих деталях строения и жизнедеятельности фитоценозов. Однако те результаты, которые уже получены в геоботанике с помощью математических методов, свидетельствуют о их большой перспективности. Конкретные успехи их применения будут рассмотрены в соответствующих главах этой книги. Здесь мы лишь кратко остановимся на том, какие принципиальные изменения вызывает их применение в теории и методике геоботаники.

Основное достоинство результатов, полученных с помощью математических построений, заключается в их большей логической строгости. Вместо субъективной оценки того, зависят или нет какие-то величины друг от друга, мы получаем количественную оценку этой зависимости, да и такие понятия, как “больше” или “меньше”, приобретают объективный смысл. Вместо субъективной оценки сходства и различия объектов вводятся количественные показатели этого сходства. Все это дает возможность получать более сравнимые результаты, проверять сделанные выводы на других объектах.

Совокупность математических методов, применяющихся в биологии, получила название биометрии. Но нет оснований рассматривать ее как область биологии, аналогичную биохимии и биофизике, т. е. наукам, изучающим химическую и физическую специфику жизни. Основные закономерности живой материи еще почти совершенно не описаны языком математики. По мнению П. В. Терентьева (1963), биометрия лишь в будущем сможет называться биоматематикой. Некоторые математики (Выханду, 1964а) противопоставляют биометрию математической биологии, считая, что биометрия включает в себя индуктивные методы выведения биологических закономерностей и проверку их на эмпирическом материале, а математическая биология является дедуктивной методикой выведения биологических законов на разумных моделях при помощи логических умозаключений. Вряд ли стоит противопоставлять эти понятия, так как решение любой проблемы связано с использованием и индуктивных, и дедуктивных построений.

Многие проблемы биологии, а в частности и геоботаники, еще не могут быть сегодня решены с помощью математики. Этому препятствует недостаточность знаний чисто биологической стороны явлений, неумение точно выразить или измерить тот или иной показатель. Часто в одно понятие разными лицами вкладывается совершенно различное содержание. Малоперспективно изучать связь растительных ассоциаций со средой, пока нет четкого определения растительной ассоциации. Трудно ожидать удовлетворительного решения проблемы площади выявления, пока мы четко не сформулируем, каким требованиям она должна удовлетворять. Применение математических методов требует уточнения биологических понятий, построения из них достаточно полных и непротиворечивых систем, глубокого анализа качественной стороны явлений и процессов.

Но нужно отметить, что целый ряд задач, стоящих перед биологами, математики еще не в состоянии удовлетворительно решить в настоящее время. Дело в том, что вся современная математика развивалась не в ответ на задачи изучения живой природы, а в соответствии с потребностями техники, физики и астрономии (Берг, 1963). В последнее десятилетие у математиков сильно возрос интерес к проблемам биологии и значительно расширилась разработка методов, пригодных для решения биологических задач.

Для успешного решения задач геоботаники с помощью математических методов необходимо участие в этой работе как геоботаников, так и математиков, причем

геоботаник должен знать математику в такой мере, чтобы он мог оценить достоинства и недостатки методов, которые предлагают ему математики.

Так как у ряда геоботаников нет ясного представления о том, для чего и как применяется математика в геоботанических исследованиях, целесообразно рассмотреть здесь этот вопрос в общем плане. Конечно, совершенно правы те геоботаники, которые утверждают, что фитоценоз нельзя выразить в виде математической формулы. Дело в том, что фитоценоз – определенный природный объект, и не только в биологии, но и в физике явления не сводятся к формулам, а математические формулы лишь выражают количественные зависимости между объектами и процессами или между отдельными сторонами одного объекта (Жданов, 1957). Но из этого не следует, что мы не можем описать математически фитоценоз с любой степенью глубины и подробности. Описать фитоценоз математически – значит выразить количественно все основные его признаки и зависимости между ними, описать с помощью математических формул основные процессы, протекающие в нем. А эти задачи уже успешно решаются в настоящее время. Мы можем выразить математические зависимости между сомкнутостью древостоя и количеством осадков, достигающих поверхности почвы под ним, между обилием какого-либо вида и количеством органического вещества, поступающего в почву и т. п. В принципе возможно математическое выражение и сукцессионных изменений фитоценоза или ассоциации. В этом случае математические формулы будут представлять изменения основных признаков (покрытий видов, их распределения по площади и по возрастным категориям) в зависимости от времени. Но нужно иметь в виду, что каждый признак растительности определяется очень большим числом факторов. Как говорят математики, он является функцией большого числа переменных. В связи с этим для того, чтобы вычислить по формуле значение интересующей нас величины с достаточной точностью, необходимо знать величины многих других признаков. Функциональные зависимости часто оказываются поэтому крайне сложными, из-за чего они и не получили широкого применения в геоботанике. Анализируя соотношения между признаками растительности, обычно используют методы, основанные на статистическом подходе к объекту.

С помощью математических методов прежде всего можно более объективно сравнивать растительные ассоциации и отдельные фитоценозы друг с другом. Казалось бы, что для этой цели достаточно простого сопоставления двух описаний или двух усредненных характеристик ассоциаций. Действительно, если в одном описании покрытие черники 20%, а в другом – 40%, то достаточно положить эти два описания рядом и каждый увидит, что во втором описании покрытие черники на 20% выше. Но если мы сравниваем две ассоциации или два набора площадок из двух фитоценозов, дело значительно усложняется, так как в этом случае приходится сравнивать два ряда величин, причем амплитуды значений могут перекрываться. Используя определенные статистические приемы, мы можем выяснить, существенно ли отличаются средние значения сравниваемых признаков. С помощью статистических методов мы можем описать характер распределения вида по площади фитоценоза или по всей совокупности фитоценозов определенного района.

Таким образом, одна из задач геоботаники, которая может быть решена с помощью математических методов, – более объективное и точное описание и сравнение друг с другом отдельных растительных сообществ и целых таксономических единиц. Эта сфера применения математических методов может быть названа количественной морфологией растительности (количественной синморфологией). Аналогично задачи выделения растительных ассоциаций и более высоких таксономических единиц, построения систем единиц любого ранга, если они решаются с помощью математических методов, можно считать входящими в круг количественной классификации растительности.

Процессы, протекающие в растительном сообществе, точно так же могут быть описаны с помощью математических методов. Мы можем составить уравнения, выражающие динамику численности какого-либо вида в фитоценозе, изменение в химизме почвы, процессы накопления и трансформации энергии и т. п. Круг вопросов, к которым может быть применен математический подход, беспредельно широк.

Иногда возражают против математической обработки геоботанических данных, ссылаясь на то, что в данном случае точные методы обработки применяются к неточным исходным данным. Но, с одной стороны, мы имеем методы получения в поле достаточно точных показателей, а с другой, – существуют статистические методы, позволяющие оценивать ошибку отдельного измерения и ее влияние на результаты. Прав М. Ружичка (Ruzicka, 1958), который пишет, что лучше применять точные методы к неточным числам, чем неточные – к неточным.

В процессе применения математических методов для решения какой-либо конкретной задачи можно выделить три этапа.

1. Четкая формулировка целей работы и в связи с этим выбор методов, планирование исследования. Этот этап включает в себя уяснение того, что же мы желаем получить в результате работы. Необходимо как можно более конкретно решить, что же требуется доказать и что дано. К решению каждого вопроса нужно подходить как к решению математической задачи, постоянно помня, что неверные или даже только неточные предпосылки могут серьезно исказить результаты. Работа этого этапа ложится в основном на плечи геоботаника, и поэтому он должен ясно представлять возможности и смысл применяемых им математических методов. Каждый математический метод предъявляет определенные требования к исходным данным, в связи с чем методика сбора материала должна разрабатываться заранее и соответствовать поставленным задачам. Статистики-математики могут оказать большую помощь в проведении этого этапа работы, но все же сам геоботаник должен иметь хотя бы элементарное представление о том математическом аппарате, которым он будет пользоваться. Математики в большинстве случаев не знакомы со спецификой биологических объектов, и биолог должен понять, подходит или не подходит ему то, что предлагают математики.

2. Проведение математической обработки материала. Это, пожалуй, наименее ответственный этап работы, который может быть проведен любым грамотным и аккуратным исполнителем, а в случае большого объема вычислений – и электронно-счетной машиной. Машина или вычислитель проделают эту работу на основе собранных материалов и тех правил вычисления (алгоритмов), которые были определены на первом этапе. Смысл математического подхода к явлению лежит не в вычислениях по формулам, а в строгой формулировке задачи и выборе необходимых методов. В связи с этим можно привести высказывание крупного американского математика Дж. Кемени, который считает, что если ученый точно формулирует свою теорию и интересуется точным познанием того, что эта теория утверждает, он фактически становится математиком (пит. по: Batschelet, 1966).

3. Оценка полученных результатов. Этот этап работы имеет очень большое значение. Если на первом этапе мы выражаем качественные особенности объектов при помощи количественных мер, то здесь полученным количественным показателям необходимо дать качественную оценку. Каждый индекс и показатель должен получить биологическую трактовку. А для этого нужно очень хорошо представлять материал, который подвергается математической обработке, и иметь четкое представление о том, что дает каждый применяемый математический метод. При сравнении полученных результатов с результатами предыдущих исследований нужно всегда обращать внимание не только на различия в характере материала, но и на различия в методике

его сбора и обработки. Для решения многих задач имеется несколько различных математических методов, и в зависимости от того, какой из них мы используем, результаты будут иметь различный смысл.

В данной книге рассматриваются не все математические методы, применяющиеся для решения геоботанических проблем, а только статистические. Это объясняется тем, что статистические методы получили наиболее широкое применение в геоботанике, в связи с чем на Западе даже иногда говорят о статистической геоботанике (statistical plant ecology). Другие же разделы математики еще очень мало используются в геоботанике, и обобщать опыт их применения пока преждевременно.

В современной математике разделы, основывающиеся на статистическом подходе к объекту, имеют большой удельный вес. Это вызвано тем, что в современной науке центр тяжести приходится на изучение того, что У. Росс Эшби (1959) назвал слишком большими системами. Это довольно общее понятие, определяющее системы, которые настолько сложны и многообразны, что изучить их во всех деталях не представляется практически возможным. В качестве слишком большой системы можно рассмотреть процесс возобновления в любом лесном фитоценозе. Известно, что на каждую площадь выпадает ежегодно большое число семян. Мы могли бы исследовать судьбу каждого семени, выяснить, почему оно проросло или не проросло, почему всход в дальнейшем погиб и почему именно в это время. Но каждому ясно, что практически такая работа невыполнима. Более того, в большом числе случаев такие подробные исследования для нас и неинтересны. Большую ценность для нас будет иметь установление общих законов, управляющих прорастанием семян, ростом всходов и их отмиранием. Нам вполне может удовлетворить, если мы определим процент всхожих семян, процент проросших в условиях данного ценоза, зависимость всхожести и дальнейшего роста от условий среды в ценозе, процент отмирающих всходов в каждый период времени. Мы будем ставить во главу угла изучение совокупности объектов, а не отдельных ее членов. В этом и заключается суть статистического подхода к объектам. Особенностью такого подхода является выражение результатов анализа явлений в виде вероятностных законов и закономерностей.

В биологии законы единичного играют меньшую роль по сравнению со статистическими законами массовых явлений (Тахтаджян, 1957; Rund-feldt, 1964). Ярким примером этого может служить теория естественного отбора.

Особенно велика роль статистических закономерностей в сообществах животных и растений. Это ясно понимали крупные советские биоценологи. Еще в 1925 г. Л. Г. Раменский писал: “Равновесие растительности, отвечающее местным условиям обитания, вырабатывается в процессе ... взаимодействия растений. Исход этого взаимодействия в каждой небольшой группе конкурирующих особей – явление в значительной мере случайное. Он зависит от временной и местной конъюнктуры обстоятельств . . . Поэтому количественный анализ растительности малых площадок (парцелл) дает результаты, в значительной мере случайные, резко и неправильно колеблющиеся от площадки к площадке. Только суммируя эти эпизоды взаимной борьбы растений путем массового статистического учета значительной площади с выводом итоговых средних обилии, мы обнаруживаем экологически закономерный состав растительности, отражающий условия обитания” (Раменский, 1925, стр. 10). А В. Н. Беклемишев (1928а) писал, что основной метод изучения живого покрова, как и всякого коллективного явления, есть метод статистический. В 20-е годы большая работа по статистическому изучению растительных сообществ проводилась в нашей стране в Казанском университете под руководством А. Я. Гордягина (1933) и в Пермском университете – под руководством В. Н. Беклемишева (1928б; Беклемишев и Игошина, 1928; Баскина и Фридман, 1928).

Если мы примем статистический подход за основу изучения растительного покрова, то это прежде всего должно отразиться на методике исследований. Если многие процессы в фитоценозе носят статистический характер, то поведение отдельных компонентов его непредсказуемо и однозначно детерминированным является лишь фитоценоз в целом. Здесь мы сталкиваемся со случаем статистического детерминизма. Но и детерминированность фитоценоза также является неполной, и поэтому ответ его на определенные воздействия варьирует в некоторых пределах (Александрова, 1961, 1963). В этом случае любой показатель мы должны получать на основе анализа целого ряда площадок. Только это дает нам возможность отыскать какие-то закономерности в строении сообществ, выявить их связи со средой.

Состав и строение любого небольшого участка фитоценоза – явление в известной мере случайное потому, что его облик определяют не только среда и предшествующая история, но и чисто случайные факторы, воздействие которых нельзя предвидеть. Если на каком-то луговом массиве выпасают скот, то, зная состояние луга до стравливания, породу скота и пастбищную нагрузку, мы можем предсказать с известной долей вероятности, как будет выглядеть этот луг после стравливания. Но в то же время стравливание разных площадок по 1 м² будет неодинаковым, и какая площадка будет потравлена больше, а какая меньше, даже зная их ботанический состав, мы можем предсказать со значительно меньшей уверенностью, так как в этом случае роль случайностей будет значительно выше. Подобных примеров можно было бы привести множество. Случайные факторы имеют большое значение в жизни растительных сообществ, и геоботаник при любых исследованиях должен иметь это в виду.

Экспериментальный метод и статистическое исследование нельзя противопоставлять друг другу. Чем сложнее объект, тем большим комплексом факторов определяется его состояние и тем сложнее добиться в эксперименте изменения одного фактора при постоянстве других. Любое экспериментальное воздействие на одинаковые по составу и строению участки растительности даст не полностью одинаковый эффект. Результаты геоботанического эксперимента всегда будут проявлять случайное варьирование, вызываемое действием не учтенных факторов. В связи с этим для обработки данных экспериментов необходимо использовать статистические методы. Само планирование геоботанического эксперимента должно проводиться с учетом требования статистики. Только в таком случае можно полно использовать ту информацию, которую может дать эксперимент.

ГЛАВА I

МЕТОДЫ ВЫБОРОЧНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ

Для того чтобы данные геоботанических описаний могли быть подвергнуты статистической обработке, необходимо правильно собрать их. Методика сбора материала должна определяться заранее поставленной целью. Если же собранный материал предполагается использовать еще и для вычисления других показателей, которые не имелись в виду при сборе данных, в таких случаях необходимо предварительно выяснить, пригоден ли материал и для такой обработки.

Каждая растительная ассоциация представлена в природе огромным числом фитоценозов. Описать их все обычно не представляется возможным ввиду необходимости огромных затрат времени и сил, в связи с чем геоботаник делает лишь несколько описаний в каждой ассоциации, а затем экстраполирует полученные данные на все фитоценозы ассоциации. Такой подход вполне правомочен, и им широко пользуются в самых различных отраслях науки. Контроль качества продукции на промышленных предприятиях осуществляется испытанием небольшой части продукции. Так, например, чтобы определить время работы электрической лампы, из партии берут 5–10 ламп, включают их в электросеть и определяют время, которое они проработают. Состав крови у человека определяют по результатам анализа одной капли.

Такой метод исследования, когда изучается лишь небольшая группа объектов и по результатам делаются выводы о всем множестве объектов, получил название *метода выборочного исследования*. Все множество объектов, которое предполагается изучить, называется *генеральной совокупностью*, а та часть ее, которая действительно подвергалась исследованию – *выборкой*. Задача статистической обработки заключается в том, чтобы на основании исследования выборки сделать правильные выводы относительно генеральной совокупности. В том случае, когда нам нужно исследовать какую-то ассоциацию, генеральной совокупностью является все множество фитоценозов этой ассоциации, а выборкой – тот набор описаний, который мы получаем в ходе полевых работ. Если перед нами стоит задача описать растительность определенной территории, генеральную совокупность в этом случае образует все множество фитоценозов данной территории, а выборку – полученный набор описаний.

При исследовании одного фитоценоза мы часто пользуемся серией небольших площадок, определяя на них покрытие видов, их численность, урожайность, а затем распространяем полученные данные на весь фитоценоз. Здесь точно так же мы имеем дело с методом выборочного исследования, хотя генеральная совокупность может быть и небольшой по размеру.

Для того чтобы результаты, полученные этим методом, можно было перенести на генеральную совокупность, выборка должна удовлетворять ряду условий. Прежде всего необходимо, чтобы выборка была *репрезентативной*, т.е. представляющей соответствующую генеральную совокупность. Это требование означает, что в выборке должны быть представлены все варианты генеральной совокупности с сохранением количественных соотношений между ними. Репрезентативную выборку можно получить в том случае, когда методика сбора материала обеспечивает для каждого члена генеральной совокупности равную вероятность попасть в выборку. В применении к растительности это означает, что каждый участок должен иметь равную вероятность быть описанным. Так как генеральные совокупности в геоботанике состоят не из дискретных единиц учета, таких, как особи, а представляют собой набор более или менее гомогенных по растительности участков, мы должны стремиться к тому, чтобы в выборке каждый вариант генеральной совокупности был представлен числом

описаний, пропорциональным той площади, которую он занимает в природе. В данном случае правильнее исходить из пропорциональности площадей, а не из пропорциональности числа фитоценозов или микрогруппировок, так как их площади могут очень сильно варьировать, в связи с чем их вес в генеральной совокупности будет совершенно разным. Это, в частности, совершенно необходимо при определении урожайности. Если мы будем располагать пробные площади пропорционально площадям каждого варианта растительных группировок, то затем мы сможем определить не только продуктивность каждого варианта, но и среднюю продуктивность всего массива. Если же закладывать описания пропорционально числу фитоценозов каждого варианта, то мы получим искаженную величину средней продуктивности. Это положение сохраняет силу и во многих других случаях.

Мы имели бы право исходить из пропорциональности числа фитоценозов, а не их площадей в том случае, если бы они представляли собой определенные системные единства, которые нельзя делить, не изменив существенно их свойства. Так, при изучении популяций животных и растений исходят из системного единства – особи, размеры которых могут, конечно, сильно варьировать.

Существует несколько методов расположения пробных площадок по изучаемой территории для получения репрезентативной выборки.

1. Случайное, или рандомизированное, расположение.

При случайном расположении площадок (или каких-либо других единиц учета) положение каждой площадки полностью независимо от положения всех остальных. Осуществить его можно различными путями. Так, если нам нужно описать какой-то участок, предположим лесной квартал, и мы намереваемся использовать для этой цели площадки 20×20 м, можно всю площадь квартала разбить по плану на квадраты данного размера и все их пронумеровать. Затем приготовить бумажки, на каждой из которых записывается номер одного квадрата. Бумажки тщательно перемешивают, и из них выбирают наугад такое количество, какое число описаний предполагается сделать. Если все бумажки с номерами будут совершенно одинаковы, мы имеем одинаковые шансы вытащить любую из них, чем и будет выполнено основное условие получения репрезентативной выборки.

Другой возможный путь – использование таблиц случайных чисел. В этих таблицах числа располагаются совершенно случайно и независимо друг от друга. Любое число имеет равную вероятность встретиться в любом месте таблицы. Получают их примерно так же, как мы получили случайные номера описаний в предыдущем случае, но для получения больших таблиц пользуются барабанами, аналогичными тем, которые употребляются для отбора выигравших номеров при проведении тиража лотереи. Таблицы случайных чисел приводятся во многих руководствах по математической статистике и биометрии. Из работ, вышедших за последние годы, большие таблицы случайных чисел есть в книге Дж. У. Снедекора (1961), А. К. Митропольского (1961), Е. Вебер (Weber, 1957). Эти таблицы можно использовать для отбора нужного числа площадок. Предположим, что участок, который мы собираемся исследовать, разбит нами на 100 равных площадок и нам нужно описать 10 из них. Тогда берем таблицу случайных чисел и, начиная с какого-либо места ее, выписываем первые 10 случайных чисел, например 17, 36, 55, 67, 60, 72, 88, 07, 78, 29. Таким путем мы определяем номера площадок, которые нам нужно описывать. Если общее число площадок у нас 1000, 10 000 или больше, мы можем выбирать из таблицы соответственно группы по три или четыре цифры, чтобы получить трех- или четырехзначные числа. В случае очень большого участка удобнее поступать несколько иначе. Можно разделить "исследуемый участок на ряд одинаковых по ширине полос в направлении с запада на восток и на ряд одинаковых

столбцов в направлении с юга на север, пронумеровать столбцы и полосы, а затем по таблице случайных чисел находить номер столбца и строки и таким образом определять квадрат, находящийся в месте их пересечения. Здесь выбор каждого квадрата определится двумя случайными координатами – номером строки и номером столбца. Если число столбцов или строк не равно 100 или 1000, а скажем, тех и других по 50, из таблицы случайных чисел отбираются лишь числа 50 или менее, а числа, большие 50, пропускаются.

При работе с таблицами случайных чисел может оказаться, что одно и то же число попадет в нашу выборку два раза. Правила отбора требуют в этом случае делать описания дважды на одном и том же месте. Дело в том, что здесь мы имеем так называемую повторную выборку, когда каждое число после его извлечения как бы снова возвращается в данную совокупность чисел. Но если вы считаете неправильным делать описание дважды на одном и том же участке, можно рассматривать выборку как бесповторную и число, встречающееся во второй раз, пропустить. Оба приема одинаково правомочны и не сказываются на полученных результатах, когда объем генеральной совокупности достаточно велик по сравнению с выборкой. Если же совокупность невелика по объему, в случае бесповторной выборки необходимо сделать поправки при вычислении некоторых статистических показателей, о чем речь пойдет ниже.

Описанные выше приемы получения случайной выборки в поле применить довольно трудно, если исследуемая территория велика или не образует единого массива, а состоит из отдельных участков, обычно имеющих очень разные размеры и неправильную форму. Поэтому чтобы облегчить работу по выбору мест для описаний, используют несколько менее строгих приемов. Один из них – *двух- или многоступенчатый отбор* образцов. Выше мы делили исследуемый участок на равные по площади квадраты, размеры которых примерно соответствовали размерам пробной площади. Но можно провести выбор мест для описаний в два этапа. Вначале случайно, отбираются крупные участки (например, лесные кварталы), а затем внутри них, опять же случайно, отбираются участки, равные по размерам пробной площади (Браун, 1957).

2. Систематический отбор пробных площадей. Сущность этого метода расположения площадок заключается в том, что места для описаний определяются по заранее намеченному правилу. Чаще всего площадки располагают через равные расстояния друг от друга. Величина интервала определяется степенью подробности, с которой мы намереваемся исследовать растительность. Этот метод сбора гораздо удобнее при работе в поле, так как здесь достаточно закладывать параллельные ходы через равные расстояния и на них, опять же через равные расстояния, закладывать пробные площади, причем расстояние между ходами может не быть равно расстоянию между описаниями вдоль хода. Систематический отбор создает более равномерный охват площади, и на первый взгляд он кажется более правильным, чем случайное расположение образцов.

Но у систематического отбора есть один серьезный недостаток, который делает невозможным его применение в значительном числе случаев. Как уже говорилось, наша задача – получение репрезентативной выборки, и мы должны быть уверены, что полученное нами соотношение между вариантами растительного покрова соответствует тому, что имеется в генеральной совокупности. Предположим теперь, что мы описываем растительность верхового болота с грядово-мочажинным комплексом. Как известно, гряды располагаются параллельно на примерно равных расстояниях друг от друга. Если мы пойдем перпендикулярно ориентировке гряд и будем делать описания через равные интервалы, скажем через 20 м, то может оказаться, что большинство пробных площадок попадет или на гряды, или в мочажины.

Чем ближе расстояния между описаниями будут совпадать с расстояниями между грядами, тем более заметным будет преобладание в выборке какого-то одного элемента комплекса. Совершенно очевидно, что если мы сделали первое описание на гряде, то следующее у нас опять имеет значительную вероятность попасть на гряду и т. д. Здесь, конечно, мы уже никак не сможем говорить о репрезентативной выборке. Недопустимость такой выборки в условиях грядово-мочажинного комплекса настолько очевидна, что никто так работать и не будет. Скорее геоботаник будет стремиться выбрать расстояние между пробными площадями так, чтобы описания на грядах и в мочажинах чередовались. В других случаях, когда это закономерное чередование группировок разных типов выражено менее ясно, его можно не заметить и, применяя систематическое расположение площадок, получить искаженную выборку. Но систематический отбор гораздо более производителен, чем случайный. В том случае, когда известен характер варьирования на изучаемой площади, его можно использовать, выбирая расстояния между площадками так, чтобы они не совпадали с одними и теми же элементами мозаичности (Finney, 1950). Но пользоваться этим методом нужно с большой осторожностью.

При работе в поле часто можно комбинировать случайный и систематический отбор, закладывая, например, параллельно трансекты через равные расстояния, а места описаний на них определяя по таблице случайных чисел. Во многих случаях это дает вполне удовлетворительные результаты. Когда предполагается обследовать один и тот же участок несколько раз, гораздо рациональнее пользоваться постоянными площадками (или трансектами), а не производить каждый раз случайный отбор (Goodall, 1952b; Radcliffe a. Mountier, 1964).

Конкретные схемы расположения пробных площадей могут быть самыми различными. В качестве примера можно привести схему, которая была использована для получения выборки в 100 описаний из лесного массива площадью в 5 км² (Василевич, 1967). Число описаний в данном случае можно было определить, исходя из глазомерной оценки разнообразия типов в данном массиве и из времени, которое можно было затратить на сбор и обработку материалов. Параллельные трансекты начинались от дороги или от края леса и шли с юга на север до границы леса. Расстояние между трансектами всегда было равно 250 м. Расстояние между центрами пробных площадей определялось по таблице случайных чисел, оно варьировало от 0 до 500 м, что дает среднее расстояние в 250 м между описаниями по трансекте. Цифры в таблице случайных чисел объединялись в группы по две, затем отбирались только те группы, которые представляли числа, равные 50 и менее. Предположим, первым таким числом оказалось 37. Оно умножалось на 10, что давало расстояние от начала трансекты до центра первой пробной площади, равное 370 м. При этом мы считали, что можем определять расстояние между описаниями шагами со средней точностью около 10 м. Они и служили в данном случае единицей длины. После того как была описана первая пробная площадь, таким же путем определялось расстояние до центра второй пробной площади. Если по таблице случайных чисел мы получали, что следующее расстояние должно быть равно 00 м, это описание делалось рядом с предыдущим (рис. 1).

Если пробная площадь попадала в заведомо неоднородный участок, где проходила резкая граница между фитоценозами, пробная площадь всегда сдвигалась вперед по трансекте так, чтобы граница была за ее пределами. В ряде случаев трансекты проходили по старым заросшим просекам. Тогда описание делалось против соответствующей точки на трансекте в 30 м справа от нее. На этом расстоянии влияние просеки уже не сказывается. Вести же трансекту по просеке значительно удобнее.

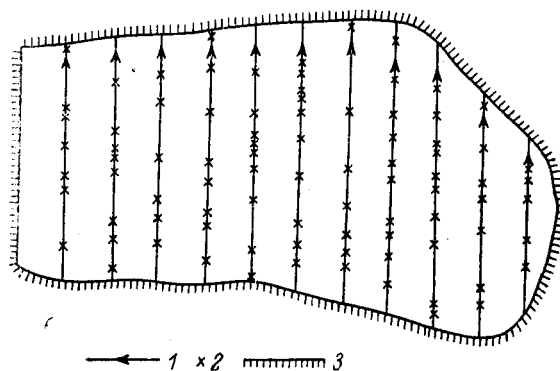


Рис. 1. Схема расположения пробных площадей для получения репрезентативной выборки.

1 – трансекты; 2 – положение пробных площадей; 3 – границы исследуемого участка. Стрелками показано направление хода вдоль трансект.

Если геоботанику предстоит описать большой район, в котором четко выражен ряд типов растительного покрова, образующих более или менее резко очерченные массивы, можно проводить пропорциональный отбор образцов отдельно по каждому массиву. Предположим, в исследуемый район входят сосновые леса, верховые болота и суходольные луга. Если границы между ними довольно резки и переходные сообщества не играют сколько-нибудь существенной роли в ландшафте, выборку можно проводить отдельно по каждому массиву.

В этом случае число описаний в каждом массиве должно быть пропорционально его площади, чтобы затем можно было объединять описания по всем массивам в единую выборку. Пропорциональный отбор может быть как систематическим, так и случайным.

Все сказанное выше относится равным образом как к выбору мест для пробных площадей, так и к выбору небольших площадок (квадратов) в пределах одной пробной площади или фитоценоза. Внутри пробной площади, имеющей сравнительно небольшую величину и правильную форму (прямоугольную или квадратную), легко осуществить и полностью случайный, и систематический отбор образцов. И здесь часто бывает достаточно расположить квадраты через случайные расстояния по одной-двум трансектам. В том случае, когда фитоценозы имеют размеры, лишь немного превышающие размеры пробной площади или даже несколько меньше их, форма и величина пробной площади определяются формой и величиной фитоценоза. В такой ситуации трудно придерживаться каждый раз одной схемы распределения квадратов по пробной площади. В каждом отдельном случае здесь могут быть изменения и в числе трансект, и в их взаимном расположении. Нужно, кроме того, помнить, что в небольшом по площади фитоценозе относительно большую часть его занимают участки, переходные к соседним фитоценозам, так называемое краевое уклонение (Раменский, 1938). В связи с этим важно в получаемой выборке сохранить правильное соотношение между центральными и краевыми частями. Если располагать квадраты по двум трансектам, пересекающимся в центре, центр будет представлен в выборке более полно, чем края. Чтобы получить более равномерный охват пробной площади А. А. Любищев (1958) предложил ряд удобных схем расположения трансект (рис. 2).

Существует принципиальная разница между пробными площадями, представляющими целый фитоценоз или значительную часть его, и мелкими площадками в пределах одной пробной площади. Если первые мы можем классифицировать по определенным таксономическим категориям (ассоциациям, формациям), то вторые служат для изучения варьирования в пределах фитоценоза и выявления типов синузий (микрогруппировок). Хотя эта разница хорошо известна всем

геоботаникам, до сих пор не существует сколько-нибудь удовлетворительных критериев и методов определения тех размеров площадок, начиная с которых мы имеем дело уже с фитоценозом в целом, а не с его отдельной частью. Иначе говоря, речь идет об определении площади выявления.

В настоящее время большинство геоботаников придерживается понятия о *площади выявления ассоциации* (Сукачев, 1931, 1957; Ярошенко, 1953, 1961; Марков, 1962; Воронов, 1963). При этом каждый достаточно большой фитоценоз рассматривается как довольно полный выразитель основных признаков и существа ассоциации.

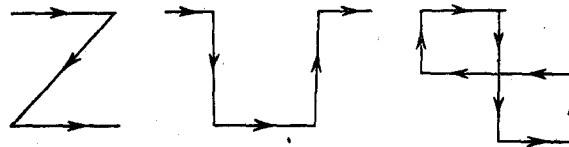


Рис. 2. Схемы расположения трансект для равномерного охвата площади (по Любищеву, 1958).

Стрелками показано направление хода вдоль трансект.

Но если мы будем рассматривать растительную ассоциацию как совокупность неодинаковых фитоценозов, то правильнее говорить о *площади выявления фитоценоза* (Раменский, 1925; Быков, 1957; Василевич 1963а; Шенников, 1964). Для полной характеристики ассоциации мы должны иметь достаточно большой набор (выборку) пробных площадей из разных фитоценозов. Размер каждой пробной площади должен быть, естественно, не меньше площади выявления фитоценоза.

По существу в современной геоботанике, как у нас, так и в других странах, размеры пробных площадей, используемых для описания тех или иных типов растительности, определяются в соответствии со сложившейся традицией. Так, в лесах обычно рекомендуют пробную площадь размером 400 м², но советуют увеличивать ее по возможности до 0.25 и даже до 1 га. На лугах и в других травянистых сообществах чаще всего применяются пробные площадки размером 100 м². На верховых болотах в условиях резко выраженных комплексов величина пробных площадей обычно не превышает несколько квадратных метров, а нередко всего 1 м².

При проведении случайного или систематического отбора пробных площадей обычно определяют тем или иным путем положение центра пробной площади и описывают лишь те площадки, центр которых лежит в границах исследуемого контура. Если пробная площадь частично выходит за границу сообщества, то ее сдвигают до тех пор, пока она не будет находится целиком внутри одного сообщества. Площадку сдвигают обычно вдоль направления трансекты. Были предложены более строгие правила расположения площадок у границы сообществ (Finney a. Paica, 1949). Так, например, если расстояние от центра пробной площади до границы сообщества меньше d , пробная площадь делится на две половины, примыкающие к границе и находящиеся по сторонам трансекты. Величина d , определяется через отношение $\theta=b/R$, где b – расстояние от границы, на которое сказывается ее влияние (ширина окраинного уклонения), а R – радиус площадки или в случае квадратной – половина стороны его. Когда влияние границы убывает пропорционально расстоянию от нее, для квадратных площадок

$$\frac{d}{R} = 1 - \frac{1}{3} \theta \quad \text{при } 0 \leq \theta \leq 1$$

$$\frac{d}{R} = \frac{\theta^2 (3 - \theta)}{-6 + 12\theta - 3\theta^2} \quad \text{при } 1 < \theta \leq 2.$$

Предположим, что $R=10$ м, а $b=5$ м, тогда $\theta=1/2$ и $d/R=1-1/6=5/6$. Отсюда $d=5R/6=8.5$ м. Следовательно, если расстояние от центра пробной площади до границы

сообщества менее 8.5 м, то при данных условиях мы должны разделить пробную площадь на две половины по описанному выше правилу.

Практически эти формулы мало помогают делу, так как величина b обычно неизвестна и неизвестен характер изменения влияния границы в зависимости от удаления от нее. Для простоты можно считать, что d должно быть равно $1/2-2/3 R$.

При распределении малых площадок по площади фитоценоза иногда практикуется следующий метод: бросают через плечо металлическое кольцо и описывают те участки, на которые оно упало. Этот метод не дает удовлетворительного решения проблемы репрезентативной выборки (Finney, 1947; Greig-Smith, 1964), так как вероятность попадания кольца неодинакова для разных частей фитоценоза и роль субъективных моментов очень велика.

Вторым условием, предъявляемым к выборке, которая в дальнейшем будет подвергаться количественной обработке, является *достаточно большой объем* ее. Необходимый минимальный объем выборки определяется двумя моментами. Во-первых, задачами, которые ставит перед собой исследователь в том или ином случае, и, во-вторых, характером варьирования объекта. Так, например, если нам нужно найти лишь среднее покрытие ряда обильных видов в фитоценозе, в большинстве случаев нам достаточно описать 15–20 площадок по 1 м², но если, кроме того, мы намереваемся исследовать корреляции, существующие между этими видами, число площадок необходимо увеличить по крайней мере до 50. Характер варьирования в значительной степени определяет необходимое число повторностей. Так, если бы все фитоценозы какой-то ассоциации были совершенно одинаковыми, нам было бы достаточно описать всего лишь один фитоценоз, но так как этого нет, мы вынуждены описывать несколько, и тем больше, чем сильнее варьирует эта ассоциация. В большинстве случаев необходимый объем выборки нельзя определить заранее, поэтому приходится вначале получать сравнительно небольшую выборку, определять по ней основные параметры распределения интересующих нас величин и по ним определять необходимый объем выборки. Эти вопросы будут подробнее разобраны в следующих главах.

Часто практикующееся определение величин факторов среды на основании лишь одной повторности нельзя считать удовлетворительным, учитывая, что и признаки среды могут сильно варьировать. Данных, касающихся варьирования среды в пределах фитоценоза или ассоциации, сравнительно мало, но уже то, что известно, заставляет считаться с этим явлением. Так, например, Л. К. Поздняков (1962), исследуя температуры почв и влажность воздуха в сосновых и лиственничных лесах Центральной Якутии, нашел, что амплитуда температуры в пределах одной пробной площади составляет в сосняках 1.5–3.0°, а в лиственничниках – 2.5°–5.5°. Амплитуда влажности воздуха в пределах одной пробной площади составляет 8–10%. Л. С. Травникова (1961) обнаружила большое варьирование химических свойств подстилки и верхнего горизонта почвы в сосняках и дубняках Воронежского заповедника. В. Д. Лопатин (1960) приводит случай, когда два термометра, находящиеся на верховом болоте в торфе в 5 см друг от друга, показали разницу в температуре 10.3°. В сосняке сухотравно-лишайниковом (Медведский бор, Кировская обл.) было выкопано нами 50 прикопок в одном фитоценозе. Мощность гумусового горизонта варьировала в этом случае от 3 до 22 см, средняя мощность была около 8 см.

Даже в пределах одной микрогруппировки многие факторы среды варьируют довольно сильно. В. С. Ипатов, Т. Н. Тархова и С. Г. Заверюха (1967) исследовали несколько микрогруппировок в ельнике-черничнике I бонитета в возрасте около 45 лет. Они нашли, что в пятне с господством черники и слабообразованным моховым покровом на площади около 20 м² содержание P₂O₅ в горизонте A₁ варьирует от 32 до 57 мг на 100 г

почвы, а содержание K_2O – от 57 до 158 мг на 100 г почвы¹. Более устойчивым признаком оказалась кислотность почвы (рН от 3.0 до 3.4). Авторы приходят к выводу, что нужно не менее 10 определений, чтобы получить среднее значение фактора с достаточной точностью.

В основе подавляющего большинства геоботанических работ, которые мы имеем к настоящему времени, нет ни репрезентативных, ни достаточно больших выборок. Означает ли это, что такой материал не имеет никакой ценности? Конечно, нет. Прежде всего нужно учитывать, что в таких работах ставились и решались совершенно иные задачи. В предшествующие десятилетия геоботаники уделяли основное внимание инвентаризации обширных территорий, в связи с чем было необходимо дать хотя бы самую общую картину растительного покрова, выявить самые основные связи с условиями среды. В это время проводились в основном маршрутные и рекогносцировочные исследования, при которых трудно осуществить строгий количественный подход. Но эти работы подготовили почву для постановки количественных исследований, выявив основные черты строения и распределения растительных сообществ. В последние два десятилетия центр тяжести в геоботанике переносится на стационарные и детальные региональные исследования, в связи с чем возникает необходимость более широкого применения количественных методов.

Но одним из самых серьезных недостатков такого рода описательных качественных исследований является переоценка роли типичных участков. Обычно выбор типичного проводится очень субъективно, и к тому же разные геоботаники по разному трактуют это понятие. Я. Б. Фалински (Falinski, 1964) приводит 10 различных определений понятия типичного сообщества, и, по-видимому, это число можно было бы еще увеличить. Но даже при одинаковом понимании типичного отбор типичных объектов является весьма субъективным процессом, и возможны сильные расхождения между отдельными лицами даже в очень простых случаях выбора типичного (см., например, предисловие Перегудова к кн.: Снедекор, 1961).

В. С. Ипатов (1969) показал, что даже выбор деревьев, типичных по диаметру, и выбор типичных площадок в пределах очень небольшого участка (5×5 м) приводит к существенно разным результатам у разных лиц. Эти расхождения при выборе типичных больших пробных площадей могут быть еще больше, и величину их даже трудно представить. По мнению Дж. Хоуп-Симпсона (Hope-Simpson, 1940), типичные пробные площади не могут дать правильного представления о малообильных видах, так как критериями отбора обычно служит небольшое число аспекттивных видов. По существу такие типичные пробные площади не имеют никаких преимуществ перед другими нетипичными участками. Мы не имеем права экстраполировать данные, полученные на них, на широкую совокупность объектов, и лишь на основе случайной выборки мы получаем возможность судить о свойствах генеральной совокупности (Finney, 1947; Williams, 1954; Curtis, 1955a).

Если нет уверенности, что выборка является репрезентативной, собранный материал нельзя обрабатывать статистически. В частности, нельзя находить среднюю ошибку (Bormann, 1953; Bourdeau, 1953), которая служит для оценки величины того или иного показателя в генеральной совокупности. Нерепрезентативная выборка может характеризовать только собранный материал, а не изучаемое выборочным методом множество объектов.

Репрезентативный отбор пробных площадей дает нам то преимущество, что мы можем оценить частоту встречаемости каждого варианта в природе, провести количественную обработку материала, а затем – экстраполировать полученные

¹ Содержание доступных форм фосфора определялось по методу Чирикова, содержание доступного калия – методом Пейве.

результаты на всю генеральную совокупность. Но чисто технически он имеет ряд серьезных неудобств для геоботаников. Дело в том, что большинство площадей, которые мы описывали или будем описывать, довольно разнородны и число вариантов растительного покрова, которые нам нужно принимать во внимание, достаточно велико. В связи с этим требуются очень большие выборки, чтобы выявить все варианты и более или менее точно оценить их соотношение. Объем выборки может возрасти настолько, что работа практически окажется невыполнимой. При этом нужно иметь в виду, что довольно просто мы выявим и оценим соотношение сравнительно широко распространенных вариантов, в то время как редкие варианты окажутся выявленными лишь при большой выборке.

Мы можем, конечно, ограничиться выявлением только основных вариантов, отдавая себе отчет в том, что при любом выборочном обследовании значительная часть объектов остается нами не изученной и мы вынуждены обращать основное внимание на более типичные черты изучаемой территории. Но во многих случаях редкие варианты будут не просто случайными отклонениями от какого-то широко распространенного типа, а своеобразными типами сообществ, связанными со своеобразными условиями среды или своеобразной историей этих участков. Учет таких вариантов будет весьма интересен. Для этой цели можно отступить от принципа строгой репрезентативности отбора и описывать такие варианты вне зависимости от того, попадают они в нашу выборку или нет. Но такие описания, сделанные в нарушение наших принципов отбора, нужно отмечать каким-либо значком и при дальнейшей обработке это учитывать.

При обследовании больших площадей маршрутным методом пробные площади приходится закладывать по ходу маршрутов. Располагая пробные площади через равные или через случайные интервалы, можно и в этом случае получить репрезентативную выборку, но только тогда, когда мы уверены, что сеть маршрутов в целом действительно представляет исследуемую территорию. Так, например, если наши маршруты проходят в основном по дорогам (лесным, проселочным), очевидно, что болота будут плохо представлены в нашей выборке, так как любые дороги, естественно, избегают их. Решить вопрос о том, репрезентативна или нет та или иная сеть маршрутов, может, конечно, только сам исследователь; имея представление о принципах репрезентативного отбора, он может спланировать эту сеть так, чтобы она приближалась к идеалу.

При маршрутном обследовании обычно нет времени собрать достаточное число описаний. Репрезентативный отбор в этом случае даст слишком грубую картину, в которой могут отсутствовать многие важные детали. Но при маршрутных и рекогносцировочных работах часто и не ставятся задачи дать какую-либо количественную характеристику растительности, поэтому в таких случаях репрезентативная выборка и не нужна. Если перед исследователем стоит задача дать общую картину растительности района, наметить основные закономерности распределения растительности, такую работу он может осуществить, не применяя каких-либо объективных методик анализа. Выводы, полученные таким путем, у опытного геоботаника могут быть очень верны, но будут иметь серьезный недостаток – их трудно сравнить и невозможно проверить или опровергнуть. В основе их лежит опыт и интуиция исследователя, что само по себе и неплохо, но нередко бывает очень субъективно.

В качестве приближения, хотя и довольно грубого, к репрезентативному отбору при маршрутных работах можно рекомендовать следующий метод: взвешивание каждого описания пропорционально протяженности соответствующего фитоценоза вдоль маршрута. Так, например, если один фитоценоз имеет протяженность 20 м, а

другой – 100 м, то первому мы даем вес 1, а второму – 5. При обработке описаний мы будем считать, что первое описание встретилось 1 раз, а второе – 5 раз. Этот метод может значительно ускорить работу в том случае, когда площадь фитоценозов велика. Но он не учитывает определенной части варьирования растительности, а именно ее варьирования в пределах фитоценоза. Зато он дает сплошной, хотя и не очень точный, учет растительности по ходу маршрута..

В том случае, когда выборка нерепрезентативна, наибольшему искажению подвергаются те признаки растительности, по которым мы производим выбор пробных площадей. Обычной основой такого выбора являются доминирующие виды. Выбирая “типичные” по таким признакам участки, мы вносим большие искажения в соотношение площадок с разной степенью обилия этих видов. Вполне возможно, что набор площадок, “типичных” по двум-трем доминирующим видам, может быть репрезентативным по отношению к таким признакам сообщества, которые не принимались во внимание при отборе площадок. Так, например, обилие и распределение редких видов площадки могут отражать правильно только в том случае, когда эти виды полностью независимы от обилия доминантных видов. То же самое справедливо и для факторов среды.

Количественный подход к изучению растительности оказывается гораздо более трудоемким, чем обычная методика описания сообществ. Сбор данных с большой территории и их обработка требуют иной организации работ. Но эти затраты времени и средств окупаются большим количеством ценной и объективной информации, которую можно получить в результате таких работ.

При любой работе важно иметь четкое представление о границах той генеральной совокупности, которую характеризует выборка. Если мы получили репрезентативную выборку в пределах одного фитоценоза, то она может характеризовать только этот фитоценоз. Для характеристики ассоциации мы должны получить репрезентативную выборку из всех фитоценозов ассоциации. Если же наше исследование ограничено каким-то узким районом, мы не имеем права распространять наши выводы на ассоциацию в целом. К сожалению, методы получения репрезентативных выборок с больших площадей (область, республика) совершенно не разработаны, и мы до сих пор не имеем ни одной репрезентативной выборки по ассоциации в целом. Поэтому можно лишь предполагать, что характеристики одной ассоциации, полученные в разных районах, будут существенно отличаться друг от друга.

Часто выдвигают еще одно требование: совокупность, из которой берется выборка, должна быть качественно однородной. Необходимо, чтобы изучаемая совокупность представляла собой что-то определенное: один фитоценоз, одну ассоциацию, один массив леса и т. п. Важно иметь совокупность, границы которой не произвольны. Если это условие не выполняется, вычисленные статистические показатели имеют весьма ограниченное значение. Взяв, например, 50 описаний из сосновых боров и 50 описаний с пойменных лугов, мы не имеем права обрабатывать их вместе. Но если наша выборка будет включать все растительные группировки какого-то района, пусть даже очень небольшого, мы можем ее рассматривать как определенное целое.

Следовательно, только выборки, которые являются репрезентативными в отношении изучаемых признаков и имеют достаточно большой объем, могут быть использованы для вычисления статистических показателей. Если собранный материал не удовлетворяет этим требованиям, статистически обрабатывать его нельзя. Всякая количественная обработка недоброкачественного материала создаст лишь иллюзию объективности и строгости.

ГЛАВА II

ОСНОВНЫЕ СТАТИСТИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ

Одной из задач статистики, как пишут Юл и Кендэл (1960), является сведение большого числа исходных данных к нескольким показателям с сохранением возможно большей части информации, содержащейся в первоначальном материале.

В сообществе сухой овсецево-тырсовой степи (доминанты *Helictotrichon desertorum* и *Stipa capillata*) нами была заложена трансекта, состоящая из примыкающих друг к другу площадок по 1 м². На каждой площадке мы отмечали число генеративных побегов *Veronica incana*. Мы можем эти данные записать в том порядке, в котором они были получены, т. е. в порядке номеров площадок, и составить следующий ряд: 11, 9, 2, 2, 3, 7, 2, 10, 5, 2, 1, 1, 2, 4, 0, 0, 4, 0, 0, 1, 3, 7, 7, 13, 3, 6, 3, 6, 6, 3, 4, 5, 4, 1, 4, 1, 1, 4, 2, 5, 11, 0, 2, 5, 4, 4, 3, 9, 4, 4.

Полученный ряд очень громоздкий, неудобен для сравнения, и из него трудно получить те сведения, которые нас интересуют. Первым шагом к упорядочению этих данных может быть расположение их по величине изучаемого признака, начиная с малых значений: 0, 0, 0, 0, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 2, 2, 2, 2, 2, 2, 3, 3, 3, 3, 3, 3, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 6, 6, 6, 6, 7, 7, 7, 9, 9, 10, 11, 11, 13.

Данные, записанные в этой форме, образуют так называемый ранжированный ряд. Он уже позволяет быстро найти наибольшее и наименьшее значение признака, определить часто встречающиеся значения. Но можно сделать ряд еще более кратким и наглядным. Для этого найдем, сколько раз встречается каждое значение признака (его частоту). Наши данные можно записать следующим образом:

Значение признака (x)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Частота (f)	5	6	7	6	10	4	3	3	0	2	1	2	0	1

Такая форма записи данных обычно и используется для вычисления различных статистических показателей. На графике обычно на оси абсцисс откладываются значения признака, а на оси ординат – их частота. Существует два распространенных приема построения графиков распределения частот. Рассмотрим их на примере распределения всходов сосны на 200 площадках по 1 м², заложенных в фитоценозе сухотравно-лишайникового сосняка в Медведском бору (подзона южной тайги, среднее течение р. Вятки). Был получен следующий вариационный ряд:

Число всходов сосны (x)	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Частота (f)	126	35	17	10	4	4	1	0	3

Построим вначале так называемый полигон распределения частот всходов сосны. Для этого на графике (рис. 3, а) отложим на оси абсцисс значение признака (число всходов сосны), а на оси ординат – частоту признака (число площадок). На плоскости графика мы получим ряд точек, ординаты которых будут соответствовать числу площадок, имеющих определенное число всходов сосны. Соединив все точки, мы и получим полигон. Другой способ изображения – построение гистограммы распределения частот (рис. 3, б). Для этого на оси абсцисс точно так же откладываем значение признака, а затем строим колонки против каждого значения, высота которых соответствует числу площадок, имеющих это значение признака. Оба способа построения графиков имеют совершенно одинаковые права, но полигон чаще употребляется в случае непрерывных переменных, т. е. тех, которые могут принимать любые значения (например, покрытие, вес растений, температура и т. д., одним словом, все величины, получаемые путем измерений). Для случаев прерывной изменчивости, когда изучаемая величина может принимать лишь целые значения (число побегов и другие данные, полученные в результате подсчета), чаще используется гистограмма.

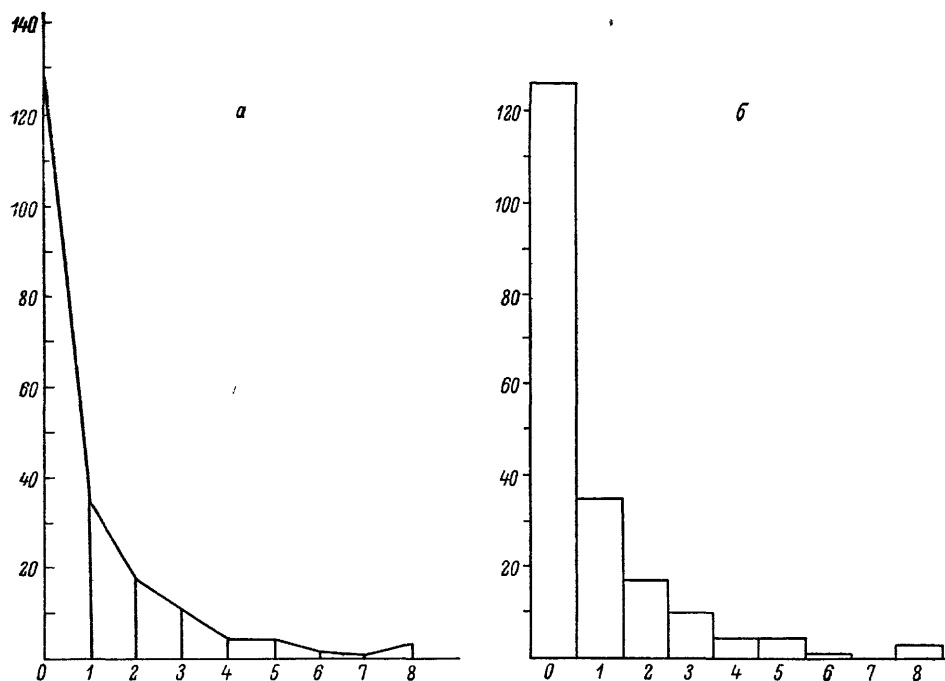


Рис. 3 Полигон (а) и гистограмма (б) распределения частот (данные в тексте).

Возьмем еще одно распределение, но в этом случае величина будет варьировать непрерывно. Рассмотрим распределение сухого веса надземных частей райграса высокого (*Arrhenatherum elatius*):

Вес куста, в г (x)	15	25	35	45	55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165	175
Частота (f)	2	1	1	14	14	28	26	27	22	9	10	4	3	4	1	1	

Вес куста варьирует от 16.5 до 173.0 г. Для того чтобы представить этот ряд в компактной и удобной для обработки форме, мы разбиваем амплитуду варьирования признака на ряд равных по величине классов. В данном случае амплитуда равна $173.0 - 16.5 = 156.5$ г. Округлим амплитуду до 160 г и разобьем ее на 16 классов по 10 г. Разбивка на классы несколько огрубляет результаты, так как все значения признака внутри класса приравниваются к середине классового интервала. В данном ряду все значения веса от 15 до 25 г приравниваются к 20 г, от 25 до 35 г – к 30 г и т. д.

Обычно рекомендуют разбивать ряд на классы с равными интервалами, что значительно облегчает вычисления, но иногда от этого правила приходится отступить.

Число классов и их размеры определяют, исходя из имеющегося материала. Оптимальное число классов должно быть 7–15. Но если мы работаем с покрытием или другими показателями обилия вида это далеко не всегда возможно. Так, например, распределение покрытия *Dicranum undulatum* в одном из сообществ на 200 площадок по 1 м² дает следующий ряд:

Покрытие	0	+ ^a	1	2	3
Частота	177	14	6	2	1

Здесь больше классов получить невозможно, так как исходные определения покрытия содержат только эти значения.

МЕРЫ УРОВНЯ ПРИЗНАКА

Очень часто перед исследователем встает задача найти значение признака, которое могло бы характеризовать совокупность объектов в целом. Для этого

^a Оценка «плюс», означающая, что вид присутствует на данной площадке с незначительным покрытием, здесь и далее условно принимается за 0.5%.

существует ряд величин, которые носят название меры уровня признака. Наиболее распространенной из них является средняя арифметическая. Она представляет то значение признака, которое имел бы каждый объект, если бы все объекты были одинаковы. Находят среднюю арифметическую суммированием всех значений признака и делением полученной суммы на число объектов (или наблюдений):

$$x = \frac{x_1 + x_2 + \dots + x_n}{n} = \frac{\sum x_i}{n} = \frac{1}{n} \sum x_i$$

где x_1, x_2, \dots, x_n – отдельные значения признака, n – общее число наблюдений, а $\sum x_i$ означает сумму всех значений признака (i принимает последовательно значения 1, 2, 3, ..., n). Часто средняя арифметическая обозначается и другим символом – M .

В вышеприведенном примере с числом побегов *Veronica incana* $x_{cp} = 4.0$ поб./м², в примере со всходами сосны $x_{cp} = 0.82$ экз./м².

Средняя арифметическая является именованной величиной и выражается в тех же единицах, что и исходные данные.

Другую меру уровня признака мы можем получить, если найдем то значение признака, которое встречается наиболее часто. Это значение признака называется модой. На графике распределения частот мода соответствует максимуму на кривой. В нашем примере с числом побегов *Veronica incana* мода равна четырем побегам, а в примере со всходами сосны – нулю. Мода имеет одно преимущество по сравнению со средней арифметической; не зависит от крайних значений признака. Эти значения подвержены большим случайным колебаниям, связанным с тем, что мы исследуем выборку, и обычно не очень большую, а не всю генеральную совокупность. Возьмем, например, распределение покрытия *Vaccinium vitis-idaea* в 25 площадках по 1 м² в фитоценозе ассоциации сосняк лишайниково-вересковый:

Покрытие	0	+	1	5	10	20
Частота	13	4	3	3	1	1

Средняя арифметическая для этого ряда равна 2%, а мода – нулю. Выборка в этом случае не очень велика, и вполне вероятно, что, повторив ее в том же фитоценозе, мы могли бы не получить квадрата с покрытием брусники в 20%. В результате средняя арифметическая приняла бы значение $\approx 1\%$, но мода осталась бы без изменения. Такая ситуация довольно часто встречается в геоботанических исследованиях, и поэтому следует обращать больше внимания на моду, чем делается до сих пор.

В большинстве случаев за моду можно принять середину модального класса, но существует формула, по которой можно найти более точное значение моды (Плохинский, 1961):

$$M_0 = w_a + k \left(\frac{f_2 - f_1}{2f_2 - f_1 - f_3} \right),$$

где M_0 – мода, w_a – нижняя граница модального класса, k – величина классового интервала, f_1 – частота класса, предшествующего модальному, f_2 – частота модального класса, f_3 – частота класса, следующего за модальным.

Следующей мерой уровня признака является медиана. Она представляет собой срединное (центральное) значение в ранжированном ряду данных, расположенных в порядке возрастания значений признака. Число элементов ряда, имеющих значение признака, меньшее, чем медиана, равно числу элементов с большим значением признака. В ранжированном ряду, состоящем из N вариантов (членов ряда), медиана будет представлена $(N/2)+1$ -й вариант, считая от начала ряда. Если число членов ряда нечетное, медиана находится по этой формуле. При четном числе членов ряда медиану находят, как среднее арифметическое из двух центральных значений. В

вышеприведенном примере с числом побегов *Veronica incana* значение медианы равно четырем. Из ранжированного ряда медиану найти довольно просто. Когда же данные представлены в виде вариационного ряда, особенно сгруппированного в классы, медиану можно найти по следующей формуле (Плохинский, 1961):

$$M_e = w_a + k \left(\frac{n2 - \sum f_i}{f} \right),$$

где M_e – медиана, w_a – начало того класса, в котором находится медиана, k – величина классового интервала, n – общее число членов ряда, $\sum f_i$ – сумма частот классов (начиная с меньшего), предшествующих классу, в котором находится медиана, f – частота класса, в котором находится медиана.

Найдем медиану для ряда покрытий *Cladonia sylvatica* в 200 площадках по 1 м² в фитоценозе сосняка сухотравно-лишайникового:

Покрытие	0	+	5	–	15	–	25	–	35	–	45	–	55	–	65	–	75	–	85
Частота	11		35		28		32		25		27		16		16		9		1
Сумма частот	11		46		74		106		131		158		174		190		199		200

В третьей строке записывается для каждого класса сумма частот этого класса и всех предыдущих. Из нее видно, что медиана, которая в данном случае лежит между 100-м и 101-м членами ряда, приходится на класс с покрытием от 15 до 25%. Подставив необходимые данные в формулу, получим:

$$M_e = 16 + 10 \left(\frac{100 - 74}{32} \right) = 24.1.$$

Медиана, как и мода, мало зависит от крайних значений признака, но недостаток обеих этих мер в том, что они трудно поддаются количественному сравнению. Поэтому основным показателем меры уровня признака остается средняя арифметическая.

Медиану широко использовал в своих работах Л. Г. Раменский (1929; Раменский и др., 1956). Его методика нахождения элективной средней основана на нахождении медиан. В современных работах медианой пользуются сравнительно редко.

В геоботанике часто приходится иметь дело с очень сильным варьированием признаков. Так, например, число побегов какого-либо вида злака на площадках в 1 м² на лугу может меняться от одного до нескольких тысяч. В таком случае обычный вариационный ряд может оказаться слишком громоздким, а при объединении в крупные классы некоторые существенные черты распределения могут быть утеряны. В таких условиях бывает полезно вместо средней арифметической пользоваться средней геометрической, которая вычисляется по формуле

$$G = \sqrt[n]{x_1 x_2 \dots x_n}$$

где G – средняя геометрическая, а x_1, x_2, \dots, x_n – члены вариационного ряда. При работе со средней геометрической удобно переходить к логарифмической шкале, т. е. заменять абсолютные значения признаков их логарифмами. В таком случае формула средней геометрической запишется так:

$$\log G = \frac{\log x_1 + \log x_2 + \dots + \log x_n}{n} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n$$

Это означает, что логарифм средней геометрической равен средней арифметической логарифмов всех членов ряда. Средняя геометрическая превращается в нуль, если хотя бы одно значение признака равно нулю. Это свойство средней геометрической сильно сокращает область ее применения. Но в геоботанических исследованиях нулевые значения признаков встречаются довольно часто, поэтому

вместо средней геометрической в случае сильной изменчивости можно воспользоваться логарифмической шкалой. Ряд таких шкал разработан А. А. Любищевым (1958). Наиболее простая из них выглядит так:

Число особей	0	1	2-3	4-7	8-15	16-31	32-63
Балл	1	2	3	4	5	6	7

В этой шкале объем каждого класса в два раза больше предыдущего. Некоторое несоответствие имеется только у низших классов. Опираясь на баллы, как на число особей, мы фактически имеем дело с логарифмами числа особей при основании 2. После проведения вычислений конечные результаты переводятся из баллов в абсолютные значения. С помощью таких шкал мы можем представить распределение в более компактной форме, а иногда таким путем удается свести распределение к одному из типов теоретических распределений, что расширяет возможность дальнейшей обработки и облегчает интерпретацию полученных результатов (см. гл. III).

Переход к балловым и логарифмическим шкалам особенно целесообразен в том случае, когда мы изучаем динамические явления. Процесс роста часто характеризуется тем, что прирост бывает пропорционален величине за предыдущий период, т. е. здесь мы имеем геометрическую прогрессию. К тому же нужно учитывать, что во многих биологических проблемах мы сталкиваемся не с арифметическим варьированием, а с геометрическим, и здесь использование арифметической шкалы может привести к заблуждению (С. В. Williams, 1954).

Л. С. Каминский (1964) отмечает, что геометрическую шкалу и среднюю геометрическую следует применять в тех случаях, когда при замене абсолютных величин чисел их логарифмами кривая распределения становится симметричной. При этом симметричны не разностные, а относительные отклонения от средней. Когда средняя геометрическая применяется при описании процессов роста, она дает средний прирост. Но для этой цели она может применяться лишь тогда, когда в самом процессе заложена длительная тенденция роста в одной и той же геометрической прогрессии.

МЕРЫ ВАРЬИРОВАНИЯ ПРИЗНАКА

После нахождения среднего значения признака следующей задачей является определение степени варьирования признака. Одним из наиболее простых показателей варьирования является квартильное отклонение. Если медиана делит вариационный ряд пополам, то нижний и верхний квартили делят вариационный ряд по тому же принципу уже на четыре части. Возьмем покрытие *Vaccinium vitis-idaea* в 25 площадках по 1 м² в фитоценозе ассоциации сосняк-беломошник с брусникой из Койгородского района Коми АССР: 0, 0, 0, 0, 0.5, 1, 1, 5, 5, 8, 10, 10, 10, 15, 15, 15, 15, 20, 20, 20, 20, 25, 25, 25, 35.

В этом ряду медиана равна 10, нижний квартиль 1 и верхний – 20%. Квартильное отклонение (Q) определяется как половина разницы между верхним и нижним квартилями:

$$Q = \frac{Q_3 - Q_1}{2}$$

В нашем примере $Q=9.5\%$. Как можно видеть, квартильное отклонение вычисляется очень просто, но, как и в случае с медианой, этот показатель трудно поддается оценке и сравнению, поэтому в современных работах им пользуются сравнительно редко.

Лучшим из показателей варьирования, и сейчас фактически единственно применяющимся, является среднее квадратическое отклонение (σ):

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n-1}}$$

Практически вычисление среднего квадратического отклонения производится так: находят разницы между средней арифметической и каждым членом ряда, возводят эти разницы в квадрат, суммируют, делят на число членов ряда без одного, а затем извлекают квадратный корень.

Сумма квадратов отклонений делится на $(n-1)$ для того, чтобы получить неискаженную (несмещенную) оценку среднего квадратического отклонения. Но если объем выборки больше 30, можно делить просто на n , что не вызовет серьезных искажений. Кроме того, В. Ю. Урбах (1960) при малом объеме выборки рекомендует делить даже на $(n-2)$. Таким образом, хотя деление на $(n-1)$ является общим правилом, им редко приходится пользоваться. При малых выборках нужно делить на $(n-2)$, а при больших – можно делить просто на n .

Когда средняя арифметическая не является целым числом, вычисления среднего

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x_i - A)^2}{n-1} - b^2}$$

квадратического отклонения по вышеприведенной формуле трудоемко. Тогда для упрощения вычислений среднее квадратическое отклонение находят от условной средней, обычно равной ближайшему целому числу, а затем вносят поправку:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x_i - A)^2}{n-1} - b^2},$$

$$b = x_i - A$$

где A – условная средняя, а $b = x - A$ – разность между средней арифметической и условной средней. Эту формулу можно записать и в несколько ином виде, когда значения признака сгруппированы в классы:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x_i - A)^2 f_i}{n-1} - b^2}$$

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x_i - A)^2 f_i}{n-1} - b^2},$$

где x_i – значение признака, а f_i – соответствующая частота.

Найдем среднее квадратическое отклонение для ряда покрытия *Agrostis vulgaris* (табл. 1). Средняя арифметическая была нами найдена ранее, она равна 11.5% покрытия.

Таблица 1 Вычисление среднего квадратического отклонения для ряда покрытия *Agrostis vulgaris*

	Покрытие <i>Agrostis vulgaris</i>								
	0	1	2	5	10	15	20	25	30
Частота	1	1	5	11	10	12	6	2	2
$(x-A)$	-10	-9	-8	-5	0	5	10	15	20
$(x-A)^2$	100	81	64	25	0	25	100	225	400
$(x-A)^2 f_i$	100	81	320	275	0	300	600	450	800

За условную среднюю (A) принимаем ближайшее к x имеющееся значение признака – 10%, и все расчеты ведем от нее. Разница между средней арифметической и

условной средней равна 1.5%. $\sum(x_i - A)^2 f_i = 2926$. Подставляя эти данные в формулу среднего квадратического отклонения, получим:

$$\sigma = \sqrt{\frac{2926}{50} - 1.5^2} = \sqrt{58.52 - 2.25} = 7.50.$$

Среднее квадратическое отклонение является именованной величиной, как и средняя арифметическая, и выражается в тех же единицах, что и исходные данные. Так, для покрытия эти величины будут выражены в процентах, для веса растений – в граммах, для обилия – в числе побегов или особей на единицу площади и т. д. Среднее квадратическое отклонение показывает, насколько в среднем удалено каждое отдельное измерение от средней арифметической.

Среднюю арифметическую в ряде случаев также удобнее находить от условной средней, и поэтому рационально находить сразу оба показателя – и среднюю арифметическую, и среднее квадратическое отклонение (табл. 2).

Таблица 2 Вычисление средней арифметической и среднего квадратического отклонения (сухой вес надземных частей кустов *Arrhenatherum elatius*, данные Н. И. Серафимович)

x_i	f_i	a	af_i	$a^2 f_i$	x_i	f_i	a	af_i	$a^2 f_i$
20	2	-6	-12	72	100	22	2	44	88
30	1	-5	-5	25	110	9	3	27	81
40	1	-4	-4	16	120	10	4	40	160
50	14	-3	-42	126	130	4	5	20	100
60	14	0	-28	56	140	3	6	18	108
70	28	-1	-28	28	150	4	7	28	196
80	26	0	0	0	160	1	8	8	64
90	27	1	27	27	170	1	9	9	81

В этом случае за условную среднюю мы взяли значение признака 80 г. Так как в данном ряду, в отличие от предыдущего, все классы имеют равный интервал (по 10 г), мы можем для облегчения вычислений находить отклонения от условной средней в числе классовых интервалов (a). Для того чтобы найти среднюю арифметическую, воспользуемся формулой

$$\bar{x} = A + k \frac{\sum af_i}{n},$$

где k – размер классового интервала, $\sum af_i$ – сумма отклонений от условной средней, выраженных в классовых интервалах, $\sum af_i/n$ равна b , выраженному в классовых интервалах. Для этого ряда $\sum af_i = 102$. Отсюда

$$\bar{x} = 80 + 10 \frac{102}{167} = 86.1, b = 0.61$$

Для вычисления среднего квадратического отклонения найдем $\sum a^2 f_i = 1228$. Среднее квадратическое отклонение для данного ряда

$$\sigma = \sqrt{\frac{1228}{167} - 0.61^2} = 2.64 \text{ классового интервала}$$

или $\sigma = 2.64, k = 26.4$ г.

С помощью средней арифметической и среднего квадратического отклонения можно в компактной форме описать распределение признака. В том случае, когда кривая распределения более или менее симметрична, т. е. в обе стороны от средней арифметической частоты признака убывают примерно одинаково, мы можем считать, что в границах $x_{cp} \pm \sigma$ находится примерно 68% всех членов генеральной совокупности,

в границах $x_{cp} \pm 2\sigma$ около 95%, а в границах $x_{cp} \pm 3\sigma$ – 99.7% всех членов генеральной совокупности. Строго говоря, такие отношения справедливы лишь для так называемого нормального распределения, но ими можно пользоваться и в случае более или менее симметричных распределений, хотя этим интервалам в действительности будут соответствовать тогда несколько иные доли совокупности.

В нашем примере с покрытием *Agrostis vulgaris* мы нашли, что средняя равна 11.5%, а среднее квадратическое отклонение – 7.5%. Отсюда область равна $x_{cp} \pm \sigma$ равна 19,0% – 4,0%, а область $x_{cp} \pm 2\sigma$ равна 0 – 26,5%. Таким образом, мы можем считать, что в данной генеральной совокупности фитоценозов в 95 случаях из 100 покрытие *Agrostis vulgaris* будет менее 26,5% и лишь в 2,5 случаях из 100 превысит 26,5% (мы предполагаем, что отклонения в обе стороны равновероятны, но покрытие ниже нуля быть не может, и нас, таким образом, интересуют лишь отклонения в одну сторону).

Имея выборку малого объема, можно определить среднее квадратическое отклонение с помощью размаха варьирования. Этот метод дает возможность быстро получить предварительную характеристику варьирования признаков, но пользоваться им для вычисления окончательных результатов не следует.

Для вычисления σ по размаху разницу между наибольшим и наименьшим значением признака умножают на специальный коэффициент, зависящий от объема выборки (Снедекор, 1961). В табл. 3 приведены эти коэффициенты до $n=10$. У Снедекора таблица составлена до $n=50$. Но, учитывая, что эффективность этого метода падает с увеличением объема выборки и очень часто нам неизвестна форма кривой распределения, при $n > 10$ лучше вычислять σ обычным способом.

Таблица 3 Коэффициенты для вычисления среднего квадратического отклонения по размаху варьирования (по: Снедекор, 1961)

n	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\sigma/\text{размах}$	0.886	0.591	0.486	0.430	0.395	0.370	0.351	0.337	0.325

Предположим, мы имеем размах варьирования, равный 35, в выборке с $n=5$. Тогда по данным табл. 3 среднее квадратическое отклонение равно $35 \cdot 0.430 = 15.05$.

Нередко перед нами встает задача сравнить варьирование двух различных вариационных рядов. Не всегда это можно сделать с помощью среднего квадратического отклонения, так как оно – величина именованная и при решении вопроса, что больше варьирует, вес вида на площадках, его покрытие или число побегов, мы не имеем возможности сравнивать средние квадратические отклонения. В таких случаях следует использовать коэффициент вариации

$$V = \frac{\sigma}{\bar{x}} 100\%.$$

В нашем примере с покрытием *Agrostis vulgaris* коэффициент вариации равен $\frac{7.50}{11.50/n} = 65\%$. Для вариационного ряда веса кустов райграса высокий коэффициент вариации равен 31%.

Если сравнивать варьирование видов в одной ассоциации, оказывается, что сильнее варьируют малообильные виды, в то время как доминанты варьируют относительно слабо (Василевич, 1960). В табл. 4 приведены средние арифметические покрытия и коэффициенты вариации ряда видов для трех ассоциаций верхового болота. Из табл. 4 ясно видно, что доминирующие виды имеют значительно меньший коэффициент вариации по сравнению с остальными. В. С. Ипатов (1962а) пришел к аналогичным результатам, изучая варьирование покрытия видов в широколиственных лесах. В отношении варьирования веса побегов к такому же выводу пришла Н. П.

Дружинина (1963), работая в степных сообществах Забайкалья. Здесь мы имеем дело с общей закономерностью, которая объясняется тем, что в местах массового развития виды становятся довольно устойчивыми и мало реагируют на небольшие изменения среды (Раменский и др., 1956). Так как все характеристики распределений (средняя арифметическая, среднее квадратическое отклонение, коэффициент вариации) мы получаем в результате анализа выборки, необходимо выяснить, насколько точно их выборочные значения совпадают с соответствующими величинами в генеральной совокупности. Используем для этой цели вышеприведенное распределение покрытия *Cladonia sylvatica*.

Таблица 4 Коэффициенты вариации покрытия видов в трех ассоциациях верхового болота (n=50 для всех случаев)

Вид	Eriophorum– Sphagnum fuscum		Carex pauciflora– Sph. fuscum		Cassandra–Sph. fuscum	
	x_{cp}	V	x_{cp}	V	x_{cp}	V
<i>Sphagnum fuscum</i>	91.0	7.2	88.4	3.9	89.9	6.5
<i>Eriophorum vaginatum</i>	19.1	21.4	2.9	76.2	1.5	96.0
<i>Oxycoccus quadripetalus</i>	8.2	46.4	6.4	43.2	5.9	65.6
<i>Cassandra calyculata</i>	0.8	115.0	0.4	167.0	14.4	40.5
<i>Carex pauciflora</i>	0.5	171.5	14.0	26.4		
<i>Andromeda polyfolia</i>	0.8	144	2.7	65.2	0.1	256
<i>Ledum palustre</i>	0.6	123	0.8	127	4.6	63.3
<i>Betula nana</i>	0.5	168	0.5	198	0.8	193
<i>Sphagnum magellanicum</i>	0.9	185	0.6	210	2.7	99
<i>Sph. angustifolium</i>	7.7	66.4	6.3	65.9	6.3	77
<i>Sph. rubellum</i>	0.2	312	4.7	123	0.1	544

Определение покрытия *Cl. sylvatica* проводилось на 200 площадках по 1 м², а общая площадь фитоценоза была около 1 га. Отсюда видно, что обследованию подверглась лишь 1/50 часть площади фитоценоза. Однако мы хотим экстраполировать полученную среднюю величину покрытия 26.5% на весь фитоценоз. В данном случае выборка была репрезентативной, и такую экстраполяцию мы можем произвести. При этом нужно иметь в виду, что, повторив выборку в этом фитоценозе по той же самой схеме, мы можем не получить тот же самый результат 26.5%. Между выборками неизбежны некоторые различия, объясняющиеся тем, что в одном случае может быть несколько больше площадок с большим покрытием *Cl. sylvatica* или наоборот. Точное значение покрытия (генеральную среднюю) мы получили бы, определив покрытие на всей площади фитоценоза, т. е. на 10 000 площадок по 1 м². Но эта работа слишком трудоемка, и мы можем удовлетвориться приближенным значением покрытия и оценкой границ, в которых находится генеральная средняя. Естественно предполагать, что эти границы будут тем уже, чем меньше вариабельность признака (σ). Увеличение числа повторностей также будет сужать границы.

Границы, в которых находится генеральная средняя, определяют с помощью средней ошибки средней арифметической по формуле

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}},$$

где m – средняя ошибка. Математическая статистика дает доказательство того, что в границах от $x_{cp}-2m$ до $x_{cp}+2m$ генеральная средняя находится с вероятностью 95%. Это означает, что в 95 случаях из 100 истинное значение средней арифметической отстоит от выборочной средней не более, чем на две ошибки средней, но в пяти случаях из 100 оно будет находиться вне этого интервала. Если же исследователь считает, что возможность ошибиться в 5% случаев слишком велика, можно расширить

доверительный интервал для средней от $x_{cp}-3m$ до $x_{cp}+3m$. В этом случае вероятность того, что генеральная средняя лежит в указанных границах, равна 99.7%.

Покровие *Cl. sylvatica* в сосняке сухотравно-лишайниковом определено вами с ошибкой около 1.5%. Следовательно, мы ошибемся лишь в пяти случаях из 100, если будем считать, что истинное среднее покрытие *Cl. sylvatica* в этом фитоценозе находится между 23.5 и 29.5%.

Можно найти границы для генеральной средней с любой интересующей так вероятностью. Для этой цели используется так называемое нормированное отклонение

$$t = \frac{x_i - \bar{x}}{m},$$

которое представляет разницу между каким-либо значением признака и средней арифметической, выраженную в долях t . Тогда доверительный интервал мы можем записать в общем виде как $x_{cp} \pm tm$. Вероятности, соответствующие определенным значениям t , находят из таблицы t , которую можно найти в любой сводке по статистике и биометрии. Например, при $n=50$ 10% вероятности соответствует $t=1.68$. Следовательно, генеральная средняя с вероятностью 10% лежит в интервале от 24 до 29%.

Рассмотрим другой пример, в котором вычислительная сторона точна такая же, как и в предыдущем, но трактовка полученных результатов требует некоторых пояснений. В сосняке-брусничнике зеленомошном в разных областях европейской части СССР было сделано 40 описаний. В каждом из них определялось покрытие брусники, и было найдено, что средняя арифметическая покрытия равна 34%, а средняя ошибка – 2.7%. Отсюда мы находим, что среднее покрытие брусники в сосняке-брусничнике зеленомошном определено нами с вероятностью 95% в границах от 28.6 до 39.4%. Но если в первом примере мы имели хорошую репрезентативную выборку и построение доверительного интервала было правомочным, то в этом случае пробные площади выбирались довольно произвольно. К тому же если в первом случае нам были ясны границы генеральной совокупности (границы фитоценоза), то во втором – у нас нет четкого представления о том, на какую совокупность распространяется наша выборка. Материал имелся лишь из небольшой части районов, где встречаются сосняки-брусничники; из-за отсутствия четких представлений о границах этой ассоциации не всегда можно было решить объективно вопрос о том, относится ли тот или иной фитоценоз к данной ассоциации. Поэтому мы не имеем права определять ошибку и устанавливать доверительный интервал средней арифметической.

Если объем генеральной совокупности невелик, правильнее вычислять ошибку средней арифметической по формуле

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \sqrt{1 - \frac{n}{N}},$$

где n – объем выборки, а N – объем генеральной совокупности. Положим, на пробной площади 5×5 м мы взяли 10 укосов при помощи площадок по 0.25 м^2 . Получив среднюю арифметическую веса *Alopecurus pratensis* ($x_{cp}=13.5$ г) и среднее квадратическое отклонение ($\sigma=8.3$ г), мы рассчитываем ошибку для $n=10$ и $N=100$:

$$m = \frac{8.3}{3.16} \sqrt{0.90} = 2.5 \text{ г}$$

Полученная ошибка характеризует доверительный интервал средней для пробной площади.

Ошибка среднего квадратического отклонения находится по формуле

$$m_{\sigma} = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}.$$

Эта ошибка показывает, в каких границах находится истинное значение среднего квадратического отклонения, которое мы получили бы, исследовав все члены генеральной совокупности. Доверительный интервал для среднего квадратического отклонения находят тем же путем, что и для средней арифметической. Точно так же в интервале ст4:2 т, истинное значение среднего квадратического отклонения будет находиться с вероятностью 95%.

Ошибка коэффициента вариации находится по формуле

$$m_v = \frac{V}{\sqrt{2n}} \sqrt{1 + \frac{2V^2}{104}}.$$

При не очень больших значениях коэффициента вариации m_v достаточно точно выражается через $V/\sqrt{2n}$, так как в этом случае второй радикал близок к единице.

В подавляющем большинстве случаев объем генеральной совокупности бывает слишком велик для того, чтобы можно было получить истинные значения средней, среднего квадратического отклонения и других величин. Эти величины носят название параметров, а их оценки, полученные по выборочным данным, – *статистик* (statistics). Так, например, средняя, полученная по выборочным данным, представляет собой статистику – оценку средней в генеральной совокупности – параметра.

В ряде случаев для сравнения нескольких рядов данных бывает полезно выразить ошибку средней арифметической в процентах от средней:

$$p = \frac{m \cdot 100\%}{x}.$$

Эта величина показывает точность, с которой определена средняя арифметическая. Когда говорят, что средняя найдена с точностью 10 или 5%, то обычно имеют в виду эту величину. Покрытие *Cladonia sylvatica* было определено нами с ошибкой 1.5% покрытия. Средняя арифметическая в этом случае равна 26.5% покрытия, и точность, с которой определена средняя арифметическая,

$$\frac{1.5\% \cdot 100\%}{26.5\%} = 5.7\%.$$

Покрытие *Agrostis vulgaris* определено нами с ошибкой в 1.07%, отсюда точность средней арифметической 9.4%. Сухой вес куста райграса высокого определен с ошибкой 2.05 г, отсюда точность, с которой определен вес куста райграса, равна 2.4%.

Часто перед исследователем встает обратная задача: определить тот или иной показатель с заданной степенью точности, скажем 5 или 10%. Из формулы ошибки видно, что ошибка средней арифметической обратно пропорциональна числу наблюдений и, стало быть, увеличивая это число, мы можем снизить ошибку. Получив какую-то выборку и найдя из нее среднее квадратическое отклонение, можно легко рассчитать требуемое число повторностей по формуле

$$n = \frac{\sigma^2}{m^2}$$

где n – необходимое число повторностей, σ^2 – найденное среднее квадратическое отклонение, а m^2 – желаемая величина ошибки.

Рассмотрим с этой точки зрения наш пример с покрытием *Vaccinium vitis-idaea*. Средняя арифметическая покрытия равна 2.0%, среднее квадратическое отклонение – 4.46%, при числе площадок 25 средняя ошибка средней арифметической равна 0.89%.

Отсюда мы находим, что точность определения средней 44%. Но предположим, что мы хотим определить покрытие с точностью в 10%. Тогда средняя ошибка

$$m = \frac{p\bar{x}}{100\%} = \frac{10\% \cdot 2\%}{100\%} = 0,2\%.$$

Отсюда необходимое число повторностей

$$n = \frac{4,46^2}{0,2^2} = \frac{19,9}{0,04} = 498.$$

Таким образом, мы выяснили, что для определения покрытия брусники в фитоценозе сосняка лишайниково-верескового с точностью 10% нужно описать около 500 площадок по 1 м².

Дж. Хортон (Horton, 1941) считает, что при определении покрытия достаточно получать средние, у которых абсолютная ошибка будет не более 2% покрытия. При среднем покрытии вида в 15–20% это и дает точность около 10%. Но для видов с низким покрытием ошибка, равная 2%, может составлять 50–100% средней и более.

Не следует рассчитывать необходимое число повторностей по очень малым выборкам, так как в этом случае среднее квадратическое отклонение имеет большую случайную ошибку и необходимое число повторностей будет найдено очень неточно.

Как было видно из предыдущего, при работе с покрытием и абсолютная, и относительная ошибка (точность) выражается в процентах. Поэтому необходима некоторая осторожность, чтобы не спутать эти две величины.

Возьмем выборку в 25 площадок по 1 м² в фитоценозе сосняка вересково-беломошного и посмотрим, какова ошибка и точность определения покрытия отдельных видов и каким количеством площадок мы можем ограничиться для получения удовлетворительных результатов (табл. 5).

Таблица 5 Среднее покрытие, абсолютные и относительные ошибки покрытия видов в сосняке вересково-беломошном

Вид	\bar{x}_{cp}	σ	m	P
<i>Calluna vulgaris</i>	14.0	6.19	1.24	8.8
<i>Cladonia sylvatica</i>	31.0	22.0	4.40	14.2
<i>Cladonia rangiferina</i>	27.8	10.1	2.02	7.3
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3.3	3.16	0.63	19.2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.96	2.02	0.40	42.7
<i>Dicranum undulatum</i>	0.56	1.07	0.21	37.5

В табл. 5 приведено только шесть видов. Остальные виды имеют малое покрытие, и поэтому фактически пришлось ограничиться лишь оценкой их встречаемости. Из табл. 5 видно, что три наиболее обильных вида имеют абсолютную ошибку более 1% и в одном случае – даже более 4%. Но точность определения средней у вереска и *Cladonia rangiferina* достигает 7–8% у *Cl. sylvatica* – 14%. Если смотреть по относительной ошибке, то нас вполне может удовлетворить такая точность и мы можем считать, что 25 квадратов достаточно для определения среднего покрытия этих видов. Три других вида имеют значительно большую относительную ошибку, но абсолютная ошибка у них мала. Нужно ли в этом случае увеличивать число квадратов?

Дело в том, что обе ошибки, и абсолютная, и относительная, представляют так называемую случайную ошибку. Случайная ошибка является следствием того, что объем выборки меньше объема генеральной совокупности, и она показывает, в каких границах находится истинное значение генеральной средней. Как видно из формул, эта ошибка уменьшается пропорционально квадратному корню из числа наблюдений, и

для того чтобы уменьшить ошибку в два раза, нужно увеличить число наблюдений в четыре раза.

Естественно, что каждое увеличение числа повторностей требует увеличения времени на сбор материала и его обработку, поэтому всегда желательно найти необходимый минимум повторностей. Кроме случайной ошибки, существует еще одна, величину которой нужно постоянно учитывать, – систематическая ошибка, вообще говоря, отражающая точность прибора, которым пользуется исследователь. Иначе, это точность отдельного наблюдения. Если, например, мы взвешиваем на весах массу растений с точностью до 1 г, то систематическая ошибка и будет равна 1 г. При этом нужно учитывать потери во время срезания растений, их сушки и т. п. Таким образом, систематическая ошибка возрастает, видимо, до 3–5 г, и от этой ошибки не избавиться никаким увеличением числа повторностей. Уменьшить ее может лишь более совершенная методика. Систематическая ошибка средней арифметической равна систематической ошибке отдельного наблюдения, и поэтому нельзя получить среднюю более точную, чем исходные данные. Поэтому нецелесообразно получать данные со случайной ошибкой, значительно меньше систематической. Это приведет к нерациональной трате времени и сил и создаст лишь иллюзию точности. Определение систематической ошибки исходных данных в ряде случаев довольно сложное дело, но исследователь должен всегда иметь представление о том, какова точность полученного им материала.

В том случае, когда мы глазомерно оцениваем какой-либо признак, например покрытие, систематическая ошибка не поддается точному учету, и к тому же она имеет разную величину у разных исследователей, для разных видов и даже для разных значений покрытия. Трудность заключается еще и в том, что нет методов, позволяющих определить покрытие с очень большой точностью. Поэтому в данном случае приходится прибегать к косвенным методам оценки систематической ошибки. Как можно судить на основе имеющихся данных, в большинстве случаев покрытие оценивается нами с ошибкой, не превышающей 5–10% покрытия. Поэтому нас вполне могут удовлетворить средние значения покрытия, приведенные в табл. 5.

Часто более точная методика получения данных бывает и более трудоемкой и снижение систематической ошибки даст эффект лишь при увеличении числа повторностей и уменьшении случайной ошибки. Но не всегда рационально получать средние с ошибкой 2–5% и менее, в связи с чем нужно стремиться не к более точным методикам во всех случаях, а к наиболее быстрому и легкому пути получения средней с точностью в 10–15%. Но все, конечно, определяется конкретными задачами работы, и иногда, когда нужно выявить тонкие различия, необходимо получать очень точные средние.

Одним из косвенных методов определения систематической ошибки может служить анализ самого вариационного ряда. Возьмем, например, распределение покрытия брусники в одном из фитоценозов сосняка-брусничника зеленомошного:

Покрытие	5	10	15	20	25	30	40	50	60	70
Частота	1	3	1	4	1	2	5	5	2	1

В данном случае на площади фитоценоза было расположено случайно 25 площадок по 1 м². На каждой из них глазомерно оценивалось покрытие брусники. Еще до проведения этой работы предполагалось, что покрытие на площадке 1 м² можно оценить с ошибкой около 5%. Поэтому была принята такая шкала покрытия: 0, +, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50% и т. д. До 30% классы имели интервал в 5%, а свыше 30% – в 10%. Но если мы посмотрим на вариационный ряд, то увидим, что классы покрытия 15 и 25% имеют очень малую частоту по сравнению с соседними. Это может быть следствием того, что в действительности мало площадок с таким покрытием брусники. Но более вероятно, что наша ошибка в этом случае больше классового интервала и,

фактически оценивая покрытие с точностью до 10%, мы чаще давали его круглые значения. Такие классы при обработке материала нужно, по возможности, объединять с соседними.

В предисловии к книге Дж. У. Снедекора (1961) В. Н. Перегудов дает метод измерения систематической ошибки на основе подсчета частоты встречаемости каждой последней цифры в результатах отдельных измерений.

Для определения систематической ошибки можно использовать повторные определения покрытия на одних и тех же площадках одним или разными исследователями. В этом случае истинные значения покрытия остаются неизвестными и оцениваются лишь отдельные компоненты систематической ошибки. Повторные определения покрытия одним работником нужно проводить через небольшой отрезок времени, не более трех-семи дней, пока не изменилось покрытие видов, а при этом на результатах может сказаться запоминание работником предыдущих оценок (Норе-Симпсон, 1940; Ипатов, 1962а). Большая работа в этом направлении была проведена А. Д. Смитом (Smith, 1944). Группа в восемь человек описывала одни и те же круглые площадки по 0.01 кв. фута трижды (в 1-й, 4-й и 7-й дни работы). Результаты обработки материалов показали, что наиболее существенны различия в оценках по разным дням. Средняя для группы к 7-му дню уменьшилась до 71.9, 64.3 и 71.4% от средних оценок первого дня трех типов сообществ. У разных лиц изменения оценок происходили по-разному. Расхождения в оценках между членами группы стали меньше к концу работы, но разница по-прежнему оставалась существенной. Если принять групповую среднюю за стандарт, то отклонения от средней более чем на 5% составляют 63.89% всех случаев, а отклонения на 10% и более – 41.67% всех случаев, причём не обязательно одни работники всегда завышают оценки, а другие всегда занижают, некоторые работники давали то завышенные, то заниженные оценки.

В. С. Ипатов (1962а), сравнивая результаты оценок покрытия у четырех наблюдателей, нашел, что средние, полученные из 100 площадок по 0.25 м², обычно существенно отличаются друг от друга. Оценки покрытия проводились и на моделях, где вместо растений использовались простые геометрические фигуры и истинное покрытие было известно. Даже в этой более простой ситуации разница в оценках для ряда видов оказалась достоверной.

Даже когда обилие вида оценивается в очень грубых баллах, соответствующих примерно шкале Друдэ, возможны расхождения между наблюдателями. Разница в оценках более чем на один класс (несоответствие) встречается примерно в 10–15% случаев (Норе-Симпсон, 1940; Ипатов и др., 1966).

Все это говорит о том, что любое увеличение точности сверх 10–15% при данной методике работы будет искусственным, причем следует уменьшать абсолютную ошибку до 1–2% покрытия, мирясь с тем, что для малообильных видов относительная ошибка будет очень велика. Пока мы не будем иметь более точных методик определения обилия, нам не удастся оценить среднее обилие редких видов более строго. Нельзя стремиться к одинаковой относительной ошибке для всех видов, как иногда предлагается (Курлюшкин, Петров, 1938; Карманова, 1960). Это приведет лишь к напрасному увеличению числа площадок, а значит, и затрат времени.

Очень часто перед нами стоит задача определить не среднее обилие, а встречаемость вида. Положим, что вид найден в 10 квадратах из 25. Следовательно, его встречаемость равна 40%. Это также своего рода средняя арифметическая. Мы даем виду значение 0 в тех площадках, где вид не встречается, и 1 – на площадках, где он присутствует. Среднюю можно выразить и в долях 1, и тогда она будет равна 0.40. Эта величина также имеет среднее квадратическое отклонение и ошибку. Когда отмечается лишь присутствие и отсутствие вида, среднее квадратическое отклонение

$$\sigma = \sqrt{pq}$$

где p – доля площадок, на которых вид встречается, а q – доля площадок, на которых вид отсутствует. Эти величины связаны между собой отношением $p+q=1$. Если мы хотим определить σ в процентах,

$$\sigma = \sqrt{p\% (100 - p\%)}$$

В нашем примере $\sigma = \sqrt{p(100-p)}$

Ошибка встречаемости вида в таком случае определяется по формуле

$$m = \sqrt{\frac{pq}{n}}$$

где n – число площадок. В нашем примере

$$\sigma = \sqrt{\frac{4060}{25}} = 9,8$$

Мы можем построить доверительный интервал для найденного нами значения встречаемости. И в этом случае генеральная средняя с вероятностью 95% будет лежать внутри границ $x_{cp} \pm 2m$. В нашем примере эти границы 20.4–59.6%. Таким образом, мы нашли, что истинная встречаемость вида находится где-то между 20 и 60%. Как видно, определение оказалось весьма грубым. Точно так же мы можем рассчитать необходимое число квадратов для оценки встречаемости с заданной степенью точности. Предположим, мы решили, что ошибка не должна превышать 5% встречаемости, тогда

$$n = \frac{(49)^2}{(5)^2} = \frac{2400}{25} = 96$$

Среднее квадратическое отклонение, а значит, и ошибка, имеют максимальную величину при $p=q$ или $q=(1-p)=1/2$, т. е. при встречаемости, равной 50%. Чем дальше встречаемость от этой величины, тем меньше ее ошибка. Если встречаемость равна 10%,

$$\sigma = \sqrt{1090} = 30$$

что при 25 площадках дает $m=6\%$.

В табл. 6 приведены встречаемости и их доверительные интервалы для видов из одного описания сосняка-брусничника зеленомошного. Доверительные интервалы взяты из таблицы, помещенной в книге Е. Вебер (Weber, 1957). Данные табл. 6 показывают, что по 25 площадкам встречаемость определяется довольно неточно, это нужно иметь в виду при сравнении данных о встречаемости, приводимых в литературе.

Очень часто перед геоботаником встает задача определить, существенно ли отличаются друг от друга средние значения обилия какого-либо вида в двух фитоценозах или ассоциациях. К сожалению, нередко такое сравнение проводится крайне субъективно. Если мы возьмем два вариационных ряда, то часто оказывается, что амплитуды варьирования их в значительной мере перекрываются. Так, например, в первом фитоценозе покрытие *Cladonia rangiferina* на площадках по 1 м² варьирует от 0 до 70%, а во втором фитоценозе соответственно от 0 до 50%.

Таблица 6 Встречаемость видов в сосняке-брусничнике зеленомошном (по данным 25 площадок по 1 м²)

Вид	p	Доверительный интервал (5%)
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	100	86.3–100

Вид	ρ	Доверительный интервал (5%)
<i>Pleurozium Schreberi</i>	92	74.0–99.0
<i>Dicranum undulatum</i>	60	38.6–78.9
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	72	50.6–87.9
<i>Calluna vulgaris</i>	48	27.8–68.7
<i>Festuca ovina</i>	52	31.3–72.2
<i>Cladonia rangiferina</i>	64	42.5–82.0
<i>Cladonia sylvatica</i>	24	9.4–45.1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	36	18.0–57.5
<i>Maianthemum bifolium</i>	4	0.1–20.3
<i>Juniperus communis</i>	16	4.6–36.1
<i>Hieracium umbellatum</i>	4	0.1–20.3
<i>Carex ericitorum</i>	12	2.6–31.2
<i>Pulsatilla patens</i>	4	0.1–20.3
<i>Solidago virgaurea</i>	24	9.4–45.1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	8	1.0–26.0
<i>Polytrichum juniperinum</i>	12	2.5–31.2
<i>Viola canina</i>	4	0.1–20.3
<i>Polygonatum officinalis</i>	4	0.1–20.3
<i>Thymus serpyllum</i>	8	1.0–26.0

То же самое сохраняет значение и для сравнения ассоциаций: предположим, что мы сделали одно описание в дубняке осоковом и нашли, что в пересчете на гектар там встречается 500 экз. подроста дуба. В описании из дубняка снытевого мы нашли, что в пересчете на гектар там встречается 1500 экз. подроста дуба. Можем ли мы на основании подобных данных считать, что во второй ассоциации значительно больше подроста дуба, что в ней существуют более благоприятные условия для возобновления этой породы? Если нас интересуют не только данные фитоценозы, а ассоциации в целом {такую задачу чаще всего и ставят перед собой исследователи}, то нужно сказать, что сколько-нибудь объективной основы для таких выводов у нас еще нет. Может оказаться, что амплитуды варьирования численности подроста дуба в этих ассоциациях перекрываются почти полностью, и если мы сделали по 20–30 описаний в каждой из них, то средние могут мало отличаться друг от друга.

Возьмем две выборки со средними 45 и 52 и ошибками 1 и 0.5 соответственно. Установить, существенна или нет разница между этими средними, можно с помощью следующей формулы:

$$t = \frac{d}{m_d},$$

где $d = x_{cp1} - x_{cp2}$ – разница между средними арифметическими, а m_d – ошибка этой разницы.

$$m_d = \sqrt{m_1^2 + m_2^2},$$

где m_1^2 и m_2^2 – ошибки сравниваемых средних. t в данном случае также является нормированным отклонением и показывает вероятность того, что разница между средними отличается от нуля. В нашем примере

$$t = \frac{52 - 45}{\sqrt{1 + 0.25}} = 6.25.$$

По таблице значений t мы определяем, какова вероятность того, что при найденном значении t разница между средними может объясняться случайными

различиями. Иначе говоря, мы находим вероятность того, что обе наши выборки относятся к одной генеральной совокупности. При достаточно большом объеме выборки (n_1+n_2-2 не менее 60) и $t=2.00$ вероятность того, что различия между средними несущественны, равна 5%. При больших значениях t мы будем считать, что между средними есть достоверно установленная разница, и при этом мы ошибемся в одном случае из 20. Если вам кажется, что такая вероятность ошибиться еще очень велика, можно считать незначимыми различия между средними при $t < 3.00$. При этом вероятность неправильных выводов снизится примерно до 0.3%. Но в большинстве случаев достаточно удовлетвориться 5%-м уровнем достоверности. В нашем примере при $t=6.25$ нет никаких сомнений в достоверности разницы.

Возьмем другой пример:

$$\begin{array}{lll} x_{cp1}=25.0 & m_1=2.0 & n_1=50 \\ x_{cp2}=30.0 & m_2=2.5 & n_2=50 \end{array}$$

Отсюда

$$t = \frac{30.0 - 25.0}{\sqrt{4.00 + 6.25}} = \frac{5.00}{3.20} = 1.56.$$

При таком значении t разница считается несущественной, но разница в 5.00 может показаться нам достаточно большой. В этом случае нужно уменьшить ошибки средних, увеличив число повторностей. Имея под руками более обширный материал, мы можем уловить более тонкие различия в средних.

Если мы нашли, что средние несущественно отличаются друг от друга, то это еще не значит, что распределения признаков не отличаются по другим показателям. При равенстве средних ряды могут отличаться характером варьирования, и наоборот. Для того чтобы установить, отличаются или нет ряды по степени варьирования, мы можем сравнить их средние квадратические отклонения.

Возьмем два ряда:

$$\begin{array}{lll} x_{cp1}=18.60 & \sigma_1=8.37 & n_1=25 \\ x_{cp2}=17.45 & \sigma_2=11.59 & n_2=25 \end{array}$$

Существует простая формула, по которой можно сравнить квадраты средних квадратических отклонений – дисперсии:

$$F = \frac{\sigma_2^2}{\sigma_1^2}.$$

В этой формуле в знаменателе всегда стоит меньшая дисперсия. Дело в том, что таблицы величины F составлены для отношения дисперсий больше единицы. В нашем примере

$$F = \frac{134.20}{76.24} = 1.76$$

Для того чтобы по таблице F найти вероятность существенности различий данных дисперсий, нужно знать число степеней свободы каждой из них. Оно равно $n-1$, т. е. в нашем случае для обеих дисперсий 24. Отсюда находим, что при $F=1.98$ с вероятностью 95% мы можем утверждать, что наши дисперсии различны. В нашем случае $F < 1.98$, и поэтому у нас нет веских оснований считать, что они различны.

В том случае, когда приходится сравнивать два ряда данных, полученных в разное время с одних и тех же площадок, следует пользоваться методом парного сравнения (Снедекор, 1961). Обозначим через D разницу в значениях признака на i -той площадке. Тогда средняя разница

$$\bar{D} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n D_i.$$

Затем находим, существенно ли отличается эта разница от нуля, с помощью ошибки этой разницы:

$$m_d = \frac{\sigma_d}{\sqrt{n}} = \sqrt{\frac{\sum (D_i - \bar{D})^2}{(n-1)n}}.$$

Этот метод дает лучшие результаты, чем обычное сравнение средних, так как в ошибку разницы не включается варьирование между площадками, что дает возможность выявить более тонкие различия.

Сравнение коэффициентов вариации (V) проводится таким же путем, т. е. разница между коэффициентами, деленная на ее ошибку, оценивается по таблице t . При этом нужно отметить, что коэффициент вариации является частным случаем (при $t=1$) более общего показателя относительного вероятностного разнообразия:

$$V_p = \frac{100 t \sigma}{\bar{x}}$$

Индекс p показывает ту вероятность, для которой он вычислен, но $t=1$ в зависимости от объема выборки соответствует разным вероятностям, от $p=0.3186$ при $n \rightarrow \infty$ до $p=0.5000$ при $n=2$. Поэтому неправильно сравнивать V при разном n . Следует вычислять V для одной вероятности, беря разную величину t в зависимости от n (Дмитриев, 1963).

Удобнее всего вычислять V для той вероятности, для которой $t=1$ при большом n , т. е. для вероятности 0.3186. В этом случае не нужно вводить поправки при вычислении V для больших выборок ($n > 30$). Поправки для малых выборок даны в табл. 7.

Таблица 7 Поправки для вычисления коэффициента вариации по малым выборкам

n	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	15	20	30	∞
t	1.853	1.327	1.200	1.144	1.111	1.091	1.078	1.067	1.059	1.054	1.035	1.027	1.018	1.000

В 10 площадках по 1 м² в ассоциации *Empetrum nigrum*–*Sph. fuscum* среднее покрытие *Empetrum nigrum* равно 12.4%, а $\sigma=6.8\%$. Отсюда коэффициент вариации равен 55%, но, умножив его на поправку 1.059, получим примерно 58%. Разница между этими двумя оценками V при $n=10$ невелика.

ГЛАВА III

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ПО ПЛОЩАДИ ФИТОЦЕНОЗА

Наблюдая растительность любого участка, мы можем легко обнаружить, что особи одного вида распределены более или менее равномерно по площади, особи другого вида образуют скопления в определенных местах, а третий вид образует более или менее плотные пятна, разделенные промежутками, где особи этого вида почти полностью отсутствуют. Геоботаников давно интересовал вопрос о том, каким путем можно описать характер распределения того или иного вида по площади и какими показателями можно выразить степень равномерности его распределения.

Неравномерное распределение особей по площади фитоценоза может быть вызвано рядом причин:

- 1) образование пятен, зарослей или скоплений особей может быть связано с вегетативным размножением данного вида, а также с распространением семян на небольшое расстояние от материнских растений;
- 2) вследствие неоднородности среды фитоценоза, существенной для данного вида, его особи будут встречаться преимущественно в одних микроразностях среды и отсутствовать в других, эта неоднородность среды может определяться как абиотическими, так и биотическими факторами;
- 3) сами растения могут делать среду более или менее благоприятной для других растений, в связи с чем распределения видов также становятся неравномерными. ,

В связи с этим выяснение характера распределения вида по площади фитоценоза дает важные указания в отношении биологии вида, условий среды в фитоценозе и характера взаимовлияний растений.

Но связь между характером размножения вида и равномерностью его распределения не является абсолютной. Так, Г. Блэкман (Blackman, 1935) показал, что ряд видов, размножающихся семенами, действительно распределен равномерно (*Arnica montana*, *Primula farinosa*, *Gentiana acaulis*). У *Primula auricula*, размножающейся короткими корневищами, распределение неравномерное. Напротив, *Eringium maritimum* в ряде фитоценозов с господством *Festuca rubra* и *Elymus arenarius* имеет равномерное распределение, хотя размножается корневищами. Блэкман объясняет это тем, что у *Eringium maritimum* корневища значительно длиннее, чем у *Primula auricula*, и поэтому неравномерность распределения гораздо слабее выражена.

Обычно считают, что чем обильнее вид, тем в общем более равномерно он распределен. Но В. Н. Сингх и К. Дас (Singh a. Das, 1939) нашли, что способ распределения не связан с обилием и все виды распределены слегка неравномерно. Правда, нужно учесть, что эти авторы работали с сорняками, среди которых не было видов с очень высоким обилием.

Для того чтобы можно было установить, равномерно или неравномерно распределен вид по площади фитоценоза, нужно сравнить фактически найденное распределение с какой-либо теоретической моделью равномерного распределения. Естественно, что для этого нужно вначале условиться, что мы будем понимать под равномерным распределением. В настоящее время принято выделять три основных типа распределений.

1. Регулярное распределение выражается в том, что вид показывает очень слабое варьирование. Особи вида находятся друг от друга примерно на равном расстоянии (рис. 4, а). Этот тип распределения в природе встречается довольно редко.

2. Случайное, или равномерное, распределение. Основной предпосылкой для его осуществления служит однородность среды фитоценоза. Разумеется, среда, однородная для одного вида, может быть неоднородной для другого. Со статистической точки зрения однородность проявляется в том случае, когда каждая особь вида имеет равную вероятность встретиться в любой точке фитоценоза, не меняющуюся от присутствия вблизи этой точки других особей данного вида. Такой тип распределения также встречается не очень часто (рис. 4, б).

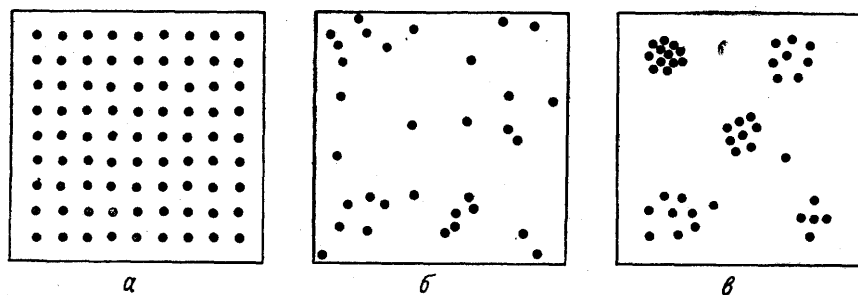


Рис. 4. Основные типы распределений особей вида: а – регулярное, б случайное, в – контагиозное.

3. Пятнистое, или контагиозное, распределение. В этом случае особи вида образуют скопления, пятна или латки в одних участках фитоценоза и почти полностью отсутствуют в других участках (рис. 4, в). Контагиозное распределение – наиболее часто встречающийся тип распределения, связанный с тем, что условия среды обычно неодинаковы на всей площади фитоценоза.

В работах 30-х годов можно найти другие названия для этих типов распределений. Так, регулярное распределение носило название недорассеяния, а контагиозное – сверхрассеяния, что приводило к частой путанице, так как люди, не знакомые с математической основой этих распределений, обычно принимали за недорассеяние групповое произрастание особей, а за сверхрассеяние – регулярное распределение (рис. 4, в).

Термин “контагиозный” (contagious) означает в переводе с английского “заразный”. Он пришел в научную литературу из эпидемиологии, где такого типа распределения встречаются очень часто. Этот тип распределения впервые был назван контагиозным Пойя в 1931 г. (цит. по: Cole, 1946).

В 1952 г. Д. Гудол (Goodall, 1952a) предложил для пятнистых распределений термин “агрегированное распределение” (aggregated). Этот термин сейчас довольно широко употребляется в западной литературе.

Рассмотрим несколько моделей равномерного распределения, с которыми можно сравнивать конкретные распределения видов.

Простейшей и наиболее общей моделью равномерного распределения является биномиальное распределение². Рассмотрим простой пример: подбрасывание монеты. Очевидно, что монета может упасть на стол или гербом, или цифрой, причем если монета имеет правильную форму, вероятности упасть той или иной стороной одинаковы и мы можем записать распределение этих событий в виде $1/2+1/2$. Если мы

² Распределение признаков растений, таких, как вес, высота, число семян на растении и т. п., может изучаться многими из методов, описываемых в гл. III. Но на этом мы специально не останавливаемся.

будем подбрасывать одновременно две монеты, то возможны четыре различных случая: гг, гц, цг, цц, где г означает, что монета упала гербом вверх, а ц – монета упала вверх цифрой. Очевидно, что вероятности каждого из этих событий одинаковы и равны $1/4$. Но если нас интересует лишь число выпадений герба и цифры, второе событие для нас равносильно третьему и все распределение событий мы можем записать в виде $1/4+1/2+1/4$ или $(1/2+1/2)^2$. Предположим теперь, что мы бросаем n монет, тогда распределение вероятностей запишется в виде $(1/2+1/2)^n$. Это всем хорошо известная формула бинома Ньютона, из которой можно легко найти вероятность выпадения n гербов, любого числа r (при $r < n$) гербов или цифр. Вероятности в этой формуле не обязательно должны быть равны, и ее можно записать в более общей форме: $(p+q)^n$. Здесь ставится лишь одно условие: $p+q=1$, причем p – вероятность наступления какого-то события, а q – вероятность противоположного события, причем одно из этих двух событий должно обязательно осуществиться. Так, например, если мы бросаем игральную кость, вероятность выпадения единицы равна $1/6$ (p), тогда противоположная вероятность, равная $5/6$, определяет вероятность выпадения любой другой цифры: 2, 3, 4, 5 или 6.

В том случае, когда произведено n бросаний, по формуле бинома Ньютона мы находим, что вероятность наступления события p во всех n случаях равна p^n , или для бросания монеты – $(1/2)^n$. В общем случае наступление r раз события p и $(n-r)$ раз события q имеет вероятность $C_n^r p^r q^{n-r}$, где C_n^r – число сочетаний из n элементов по r . Биномиальное распределение – распределение дискретных событий или, иначе говоря, прерывно варьирующих величин. Им удобно пользоваться, когда n не очень велико (скажем, 10–15).

Перейдем теперь к рассмотрению биномиального распределения в приложении к геоботанике. Предположим, что мы исследуем фитоценоз с помощью прямоугольной площадки, разделенной на некоторое число равных по площади частей, скажем на 10, и в каждом из квадратиков мы отмечаем присутствие вида. Обследовав определенное число таких площадок, мы находим, что интересующий нас вид найден несколько раз во всех 10 квадратиках, несколько раз в девяти квадратиках и т. д. Очевидно, что эти данные мы можем анализировать с помощью биномиального распределения. В этом случае n равно числу квадратиков, на которое разделена площадка, т. е. 10, а p – вероятность найти вид в каком-либо квадратике, определяется как отношение числа квадратиков, занятых данным видом, к их общему числу.

Рассмотрим распределение *Potentilla acaulis* на трансекте, состоящей из 500 примыкающих друг к другу площадок по 1 м^2 . Эта трансекта была заложена в сообществе типчаково-тырсовой сухой степи в западной части Семипалатинской области. Разделив ее на 100 частей по пять площадок в каждой, мы можем оценить равномерность распределения *Potentilla acaulis*, сравнивая число отрезков трансекты, на которых этот вид найден в 0, 1, 2, 3, 4 или 5 квадратах, с биномиальным распределением. В табл. 8 приведены найденные и ожидаемые частоты распределения.

Для нахождения ожидаемых частот прежде всего необходимо найти p – вероятность присутствия *Potentilla acaulis* на какой-либо площадке.

$p=181/500=0.362$, где 181 – число площадок, на которых встречается *Potentilla acaulis*, а 500 – общее число площадок. Отсюда $q=1-p=0.638$. Так как в данном случае мы рассматриваем отрезки по пять площадок, нам нужно найти вероятности, соответствующие разложению бинома $(q+p)^5$

Таблица 8 Распределение *Potentilla acaulis* на 100 отрезках трансекты по пять площадок и сравнение его с биномиальным распределением

Число площадок с <i>Potentilla acaulis</i>	0	1	2	3	4	5
Число отрезков трансекты	23	26	22	12	10	7
Ожидаемые частоты	10.6	29.9	34.0	19.3	5.5	0.6
Разница между найденными и ожидаемыми частотами	+12.4	-3.9	-12.0	-7.3	+4.5	+6.4
Величина χ^2	14.47	0.51	4.24	2.75		19.50

Помножив найденные вероятности на общее число отрезков трансекты (100), мы найдем ожидаемое число отрезков с 0, 1, 2, 3, 4 и 5 квадратами, занятыми *Potentilla acaulis*. Обозначим через p_r вероятность того, что отрезок трансекты будет содержать r площадок с *Potentilla acaulis*. Тогда по формуле бинома Ньютона $p_0=q^5$, $p_1=C^1_5pq^4=5pq^4$, $p_2=10p^2q^3$, $p_3=10p^3q^2$, $p_4=5p^4q$, $p_5=p^5$.

Сравнение ряда найденных частот с рядом, вычисленным по условиям биномиального распределения, обнаруживает довольно сильные расхождения между ними. Нам нужно определить, насколько существенны эти расхождения, можем ли мы считать, что наблюдаемое распределение является выборкой из биномиального. Для сравнения эмпирического распределения с теоретическим используется чаще всего метод χ^2 (хи-квадрат). Сравнение заключается в том, что вычисляют величину χ^2 по формуле

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(y_i - y'_i)^2}{y'_i},$$

где y – частоты эмпирического распределения, а y' – частоты теоретического распределения. Суммирование проводится по всем классам, число которых равно n . Для вычисления χ^2 данные четвертой строки табл. 8 возводятся в квадрат и делятся на ожидаемые частоты (третья строка табл. 8). При вычислении χ^2 нужно, чтобы ожидаемая частота в каждом классе была не менее пяти. В связи с этим приходится объединять два последних класса в табл. 8. Суммарная величина χ^2 по всем классам равна 41.47. Для определения вероятности того, что при данном значении χ^2 наше распределение является выборкой из биномиального, необходимо найти число степеней свободы данного распределения. Оно равно числу классов минус число ограничений, наложенных на теоретическое распределение. В данном случае после объединения двух последних классов число их равно пяти. И на теоретическое распределение наложены два ограничения: $p=0.362$ и общее число отрезков трансекты равно 100. Отсюда число степеней свободы равно трем. Из таблицы вероятностей χ^2 находим, что вероятность получить такое значение χ^2 при выборке из биномиального распределения менее 0.1%. Следовательно, наше распределение очень существенно отличается от биномиального.

Из данных табл. 8 видно, что больше ожидаемого число отрезков трансекты с малым и большим числом площадок, занятых *Potentilla acaulis*. Число отрезков со средним числом занятых площадок, наоборот, меньше ожидаемого. Это говорит о том, что в данных условиях распределение *Potentilla acaulis* является контагиозным. Участки с высокой встречаемостью ее чередуются с участками низкой встречаемости.

Р. Брей (Bray, 1962) сравнивал с биномиальным распределение ряда древесных видов в лесах Канады. Он получал данные с помощью метода квадрантов, который заключается в том, что по трансекте через случайный интервал берутся точки, вокруг которых площадь делится на четыре квадранта (угла в 90°), и в каждом квадранте отмечается дерево, ближайшее к этой точке. Какой-либо вид может быть отмечен у каждой точки 0, 1, 2, 3 или 4 раза. Отсюда мы можем сравнить его распределение с

биномиальным: $(p+q)^4$. В табл. 9 приведены распределения трех древесных видов по данным Брея. Из них ясно, что распределение *Acer saccharum* является регулярным, так как число точек со средним числом деревьев этого вида больше ожидаемого. Распределение *Abies balsamea* контагиозное, так как превышение над ожидаемым наблюдается в крайних классах. *Populus tremuloides* распределен в соответствии с биномиальным распределением, отклонения наблюдаемых частот от ожидаемых незначительные.

Таблица 9 Распределения трех видов, полученные методом квадрантов, и сравнение их с биномиальным распределением (по: Gray, 1962)

число деревьев у точки	<i>Acer saccharum</i>		<i>Abies balsamea</i>		<i>Populus tremuloidev</i>	
	ожидаемое	наблюдаемое	ожидаемое	наблюдаемое	ожидаемое	наблюдаемое
0	1.5	1	3.6	11	12.2	13
1	5.5	4	16.0	11	16.8	15
2	7.5	12	26.5	20	8.6	10
3	4.5	2	19.5	18	2.0	2
4	1.0	1	5.4	11	0.2	0

В приведенном выше примере отмечалось наличие лишь четырех деревьев около случайно выбранной точки, но можно, конечно, выбрать и большее число, скажем шесть или восемь. В том случае, когда мы выбираем шесть особей, распределение примет вид $(p+q)^6$. Но если мы описываем растительность с помощью площадок, на которых отмечаем число особей каждого вида, это равносильно тому, как если бы мы у каждой случайно выбранной точки регистрировали очень большое число особей. Распределение принимает вид $(p+q)^\infty$. Такой частный случай биномиального распределения носит название нормального распределения. Оно играет очень большую роль в биологических задачах. При возрастании степени бинома распределение величин все более приближается к непрерывному, поэтому оно находит широкое применение при изучении непрерывно варьирующих величин, таких, как покрытие, вес и т. д.

В случае нормального распределения ожидаемое число площадок с тем или иным значением признака (x) находится по формуле

$$G(x) = \frac{N}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{(x-\bar{x})^2}{2\sigma^2}},$$

где N – общее число площадок, σ – среднее квадратическое отклонение, x_{cp} – средняя арифметическая, e – основание натуральных логарифмов, π – константа, равная 3.1415. Таким образом, чтобы найти ожидаемое число площадок с данной величиной признака, нужно знать среднюю арифметическую и среднее квадратическое отклонение данного ряда. Пользоваться вышеприведенной формулой обычно не требуется, так как в большинстве руководств по биометрии имеются подробные таблицы, облегчающие расчеты.

Возьмем распределение покрытия *Cladonia rangiferina* в 250 площадках по 1 м² в сосняке лишайниковом с вереском (табл. 10) и найдем, соответствует ли это распределение нормальному.

В первых двух столбцах табл. 10 приведены средние значения классов покрытия и их соответствующие частоты. Средняя арифметическая этого ряда распределения равна 27.3% и среднее квадратическое отклонение 15.3%. Для того чтобы найти соответствующие частоты нормального распределения с данной средней арифметической и средним квадратическим отклонением, найдем разницу между средней и значением каждого класса ($x-x_{cp}$) – третий столбец табл. 10. Затем выразим ее

в долях от среднего квадратического отклонения. После этого по таблице ординат нормальной кривой, которую можно найти в любой книге по статистике, найдем для каждого класса величину u , показывающую относительные частоты классов нормальной кривой. Затем, умножая полученную величину на общее число площадок и деля на среднее квадратическое отклонение, получаем соответствующие теоретические частоты.

Таблица 10 Сравнение распределения покрытия *Cladonia rangiferina* с нормальным распределением

x	y	$x - x_{\text{ср}}$	$(x - x_{\text{ср}})/\sigma$	u	y'	$y - y'$	$(y - y')^2$	$(y - y')^2/y'$
-5	-	-32.3	-2.11	0.043	7.1	}	0.25	0.01
5	29	-22.3	-1.46	0.137	22.4			
15	55	-12.3	-0.81	0.287	46.9	8.1	65.6	1.40
25	75	-2.3	-0.15	0.394	64.4	10.6	112.4	1.75
35	46	7.7	0.50	0.352	57.5	11.5	132.3	2.31
45	21	17.7	1.15	0.206	33.7	12.7	161.3	4.79
55	15	27.7	1.81	0.077	12.6	}	60.8	3.76
66	7	37.7	2.46	0.019	3.1			
75	2	47.7	3.12	0.003	0.5			

При обработке этого ряда выявился один интересный момент. Сумма теоретических частот всех классов, очевидно, должна быть примерно равна общему числу наблюдений, т. е. в данном случае 250. Но сложив частоты всех наших классов покрытия, мы получили лишь 241. Не хватает девяти площадок. По-видимому, теоретическая кривая продолжается в стороны от нашего эмпирического ряда, т. е. должны быть в случае нормального распределения квадраты с покрытием более 75% и менее 5%. Но мы видим, что уже класс с покрытием 75% имеет теоретическую частоту 0.5, следовательно, очень мала вероятность найти квадраты, относящиеся к классу покрытия 85%. Нам остается лишь продолжить нашу кривую в другую сторону, а именно найти теоретическую частоту класса с покрытием – 5%, так как классовый интервал у нас равен 10. Мы получаем для этого класса ожидаемую частоту 7.1, что в сумме с остальными классами дает 248.2 площадки, что уже ненамного отличается от требуемой суммы 250. Вначале может показаться, что вычисление частот для класса, имеющего отрицательное покрытие, – проявление крайнего формализма, не учитывающего особенности материала. Но это не так. Дело в том, что отсутствие вида (покрытие, равное нулю) дает нам очень неопределенные указания на возможности произрастания вида в данном месте, на биологические потенции местообитания. В данном случае имелось несколько площадок, на которых отсутствовала *Cladonia rangiferina*. Мы их все отнесли к классу покрытия от 0 до 10%, т. е. со средним значением 5%. Предполагая наличие нормального распределения, мы считаем, что на этот вид действует большое число сравнительно независимых факторов среды. В зависимости от их комбинации вид то более, то менее обилен. Менее благоприятные комбинации дают покрытие, равное нулю. Но нормальный закон распределения при данных $x_{\text{ср}}$ и σ таков, что должны быть еще менее благоприятные комбинации, и если даже сделать их несколько более благоприятными, покрытие *Cl. rangiferina* все равно будет равно нулю.

После того как мы нашли теоретические частоты, остается лишь сравнить их с действительно наблюдаемыми методом χ^2 . При сравнении двух рядов методом χ^2 следует объединять классы, теоретические частоты которых менее пяти. Поэтому объединяем классы с покрытием 55, 65 и 75% в один, а также классы с покрытием +5% и –5%, так как для последнего класса мы не можем дать наблюдаемое число площадок.

Остается шесть классов. При данном сравнении мы наложили на теоретический ряд три ограничения: мы строили его в предположении, что средняя арифметическая, среднее квадратическое отклонение и общее число повторностей у него равны соответствующим величинам полученного в действительности ряда. Отсюда число степеней свободы в данном случае равно числу классов минус три, т. е. трем. Величина χ^2 у нас оказалась равной 14.02, это при трех степенях свободы дает вероятность того, что различия между рядами случайны, менее 0.01. Следовательно, мы должны признать, что наше распределение весьма существенно отличается от нормального.

Если теперь мы сравним теоретические частоты с найденными из наблюдений, то увидим, что больше, чем должно быть на основании условий нормального распределения, площадок с покрытием *Cl. rangiferina* 15 и 25, а также 55% и более, в то время как число площадок со средним покрытием (35 и 45%) меньше ожидаемого. Вид распределен неравномерно, есть участки, где его значительно больше, чем в других местах, и это нельзя объяснить лишь случайными колебаниями покрытия.

Другим частным случаем биномиального распределения является распределение Пуассона. Биномиальное распределение $(p+q)^n$ сводится к распределению Пуассона при $p \ll q$, это означает, что вероятность найти особь вида на какой-то площадке очень мала. Такое распределение приложимо в принципе лишь к случаям дискретной (прерывной) изменчивости, когда средняя арифметическая значительно меньше максимально возможного значения. Так, например, если мы нашли, что в среднем на 1 м² приходится две-три особи какого-то вида, а размеры их таковы, что на 1 м² может расти до 100 особей, то при такой малой плотности популяции мы можем ожидать соответствия распределению Пуассона. В том случае, когда выполняется распределение Пуассона, число площадок, содержащих нуль особей, равно $e^{-m}N$, одну особь – $e^{-m}mN$, две особи – $e^{-m}(m^2/2)N$ и в общем случае число площадок, содержащих r особей, равно

$$\frac{e^{-m} m^r}{r!} N ,$$

где N – общее число площадок, m – средняя арифметическая числа особей в одном квадрате, e – основание натуральных логарифмов, равное 2.7183, r – число особей в одном квадрате, а $r!$ – (читается r -факториал) означает произведение всех целых чисел от 1 до r , например $5! = 1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5 = 120$.

Рассмотрим конкретное распределение. В табл. 11 приведено распределение числа кустов *Cytisus ruthenicus* на 200 площадках по 1 м² в фитоценозе сосняка сухотравно-лишайникового. Для того чтобы найти теоретические частоты, нам нужно знать лишь среднюю арифметическую. Для этого ряда $m=0.98$. Отсюда $e^{-m}=2.7183^{-0.98}=0.3758$, и $e^{-m}N=75.2$.

Таблица 11 Распределение числа кустов *Cytisus ruthenicus* и сравнение его с распределением Пуассона

Число кустов	0	1	2	3	4
Найденное число площадок	79	70	31	16	4
Ожидаемое число площадок	75.2	73.6	36.1	11.7	3.0
χ^2	0.19	0.18	1.03	1.90	

Доля площадок с одним кустом *Cytisus ruthenicus* равна $e^{-m}m=0.3683$, и ожидаемое число их равно 73.6. Таким же путем находим и остальные ожидаемые частоты.

Теперь нам нужно сравнить полученные частоты с вычисленными и установить, существенно ли отличается наше распределение от распределения Пуассона. Для этой цели можно снова использовать критерий Р. В данном случае теоретическая частота

класса с четырьмя экземплярами раkitника менее пяти, поэтому объединяем классы с тремя и четырьмя экземплярами. Получаем $\chi^2=3.30$. Число степеней свободы³ после объединения двух классов равно двум. Полученная величина χ^2 гораздо меньше ее величины, соответствующей 5%-му уровню достоверности, и мы можем считать, что наше распределение несущественно отличается от распределения Пуассона.

Значит, мы можем сделать вывод, что в данном фитоценозе *Cytisus ruthenicus* распределен равномерно по площади и никаких скоплений особей в отдельных местах не образует.

Так как и нормальное распределение, и распределение Пуассона являются частными случаями биномиального, условия, при которых они осуществляются, одни и те же. Соответствие эмпирического распределения какому-нибудь из этих трех говорит о том, что особь данного вида имеет равную вероятность встретиться в любой точке исследуемой площади. Кроме того, присутствие особи в какой-либо точке не влияет на вероятность найти другие особи вблизи этой точки. Иными словами, особи распределены не только равномерно, но и независимо друг от друга.

К сожалению, нет достаточно простой единой модели, с которой можно было бы сравнивать эмпирические распределения во всех случаях. С биномиальным распределением приходится сравнивать тогда, когда варьирование признака прерывно и когда число возможных классов невелико. Распределение Пуассона используется также в случаях прерывного варьирования, когда средняя арифметическая значительно ниже возможного максимума. Во всех остальных случаях производят сравнение с нормальным распределением.

Распределение Пуассона обладает одним важным свойством: у него $\sigma^2=m$ т. е. дисперсия равна средней арифметической. На основе этого мы можем сравнивать наши распределения с распределением Пуассона, зная лишь среднюю арифметическую и дисперсию. Распределение *Cytisus ruthenicus* имеет $\sigma^2=1.05$ и $m=0.98$. Отсюда $\sigma^2/m=1.05/0.98=1.07$. Это отношение впервые было использовано Сведбергом (Svedberg, 1922) как мера неравномерности распределения вида по площади фитоценоза. В случае распределения Пуассона это отношение равно единице. Мы получили 1.07. Но эта величина сама по себе еще ни о чем не говорит. Нам нужно иметь критерий, который показывал бы, существенно ли отличается полученное отношение от единицы. Такой критерий был предложен Г. Блэкманом (Blackman, 1942):

$$s = \sqrt{\frac{2N}{(N-1)^2}},$$

где N – число площадок. Распределение *Cytisus ruthenicus* исследовалось нами на 200 площадках, поэтому

$$s = \sqrt{\frac{400}{199^2}} \approx 0.1.$$

При достаточно большом N можно пользоваться более простой формулой:

$$s = \sqrt{\frac{2}{N-1}}.$$

³ Число степеней свободы характеризует свободу варьирования ядра и равно числу классов минус число ограничений, наложенных на теоретический ряд. В данном случае на теоретический ряд наложено два ограничения: средняя арифметическая и общее число площадок должны быть равны соответствующим величинам эмпирического распределения.

Так как S уменьшается с увеличением N , при больших выборках границы случайного распределения сужаются и число площадок может оказать существенное влияние на результаты (Precsenyi, 1964).

Таким образом, если отношение дисперсии к средней арифметической отличается от единицы не более чем на $\pm 2S$, мы можем считать, что оно не существенно отличается от единицы. В нашем примере доверительные границы этого отношения 0.8–1.2. Мы получили для *Cytisus ruthenicus* отношение 1.07 и можем считать, что и по этому критерию распределение ракитника несущественно отличается от распределения Пуассона.

Распределение Пуассона – распределение дискретных событий, которые могут принимать лишь определенные значения, выражающиеся обычно целыми числами, поэтому теоретические частоты можно находить лишь в случае измерения обилия посредством пересчета особей или побегов. В тех случаях, когда мы работаем с непрерывными переменными (например, с покрытием или весом растений), мы, строго говоря, не можем использовать распределение Пуассона, но отношение дисперсии к средней арифметической сохраняет и здесь свою роль.

Отношение дисперсии к средней арифметической (относительная дисперсия) – не единственный показатель, который использовался для оценки равномерности распределения вида. Несколько иной метод был предложен Ф. Девидом и П. Муром (David a. Moore, 1954). Ими было использовано отношение

$$I = \frac{\sigma^2 n}{m},$$

где n – число наблюдений. Полученное отношение сравнивается с величиной F при числе степеней свободы, равном $n - 1$. Но этот показатель не имеет серьезных преимуществ по сравнению с относительной дисперсией, и пользуются им довольно редко.

Ф. Девид и П. Мур разработали метод сравнения степени неравномерности распределений двух видов. Для этого вычисляется показатель

$$w = \frac{1}{2} \log_e \frac{\sigma_1^2 m_2}{\sigma_2^2 m_1}$$

где m_1, m_2 – средние арифметические первого и второго ряда, а σ_1^2 и σ_2^2 – их дисперсии. Эта формула пригодна в том случае, когда оба вида встречаются в примерно равном количестве площадок и менее половины всех площадок попадает в первые три класса (с 0, 1 и 2 особями). Если величина w лежит вне интервала $\pm \frac{2.5}{\sqrt{N-1}}$, разница в степени пятнистости распределения видов является доказанной.

Сравним этим методом распределение двух видов в фитоценозе сосняка сухотравно-лишайникового (200 площадок по 1 м²). *Potentilla arenaria* имеет $m=0.25$ и $\sigma^2=0.137$, а у *Polygonatum officinale* $m=0.20$ и $\sigma^2=0.105$. Отсюда

$$w = \frac{1}{2} \log_e \frac{0.137 \cdot 0.20}{0.25 \cdot 0.105} = -\frac{1}{2} \log_e 1.04 = -0.0195.$$

Доверительный интервал при $N=200$ равен ± 0.1772 . Найденное значение w лежит в этих границах, и мы можем считать, что виды не отличаются по характеру распределения.

Э. Эшби (Ashby, 1935) предложил следующую формулу:

$$E = n \left(1 - \frac{1}{n}\right)^s \{1 + s(s-1)c\},$$

где E – число пустых площадок, n – общее число площадок, s – общее число особей, а c – показатель неравномерности распределения. Из данного уравнения можно найти c . Но несколько позднее Э. Эшби (Ashby, 1936) пришел к выводу, что удобнее пользоваться отношением дисперсии к средней арифметической.

Интересный и простой метод оценки равномерности распределения был предложен П. Муром (Moore, 1953). Для вычисления степени отклонения от распределения Пуассона при этом методе нужно знать лишь частоты первых трех классов.

$$\Phi = \frac{2n_0 n_2}{n_1^2}$$

где n_0 – число площадок, не занятых видом, а n_1 и n_2 – число площадок с одной и двумя особями. Для распределения Пуассона $\Phi=1$, при контагиозном распределении $\Phi>1$, и при регулярном – меньше единицы. Так как этот показатель учитывает лишь частоты первых трех классов, его можно применять лишь тогда, когда их сумма составляет значительную долю площадок. Кстати, подобное условие при изучении распределения вида выполняется довольно часто.

Для приведенного выше распределения *Cyticus ruthenicus* $n_0=79$, $n_1=70$ и $n_2=31$. Отсюда $\Phi = \frac{2 \cdot 79 \cdot 31}{70^2} = 1.00$. Относительная дисперсия и χ^2 также показали, что его распределение соответствует распределению Пуассона. В табл. 12, взятой из работы П. Мура, приведены значения Φ для определенных m и N , выше которых отклонения от единицы можно считать достоверными. Для всходов сосны в том же фитоценозе мы получили $\Phi=3.50$, а по табл. 12 мы находим, что при $m=0.82$ и $N=200$ наше значение Φ значительно превышает табличное. В этом случае, несомненно, имеется контагиозное распределение. Кстати, и $\sigma^2/n=2.75$. Оба метода дают в общем одинаковый результат.

Неудобство этого метода в том, что его нельзя использовать во всех случаях и что некоторые регулярные распределения дают $\Phi>1$ (Greig-Smith, 1964).

Из остальных показателей неравномерности распределения следует упомянуть еще отношение обилия к встречаемости (Whitford, 1949). Но этот показатель имеет малую ценность, так как при равномерном распределении его величина может быть самой разной.

Таблица 12 Величины, критерия неоднородности Φ , выше которых распределение следует считать существенно отклоняющимся от распределения Пуассона (на 95%-м доверительном уровне; по: Moore, 1953)

N	m				
	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5
50	2.70	2.40	2.46	2.66	2.98
100	2.16	1.95	1.99	2.13	2.34
200	1.80	1.66	1.68	1.77	1.92
300	1.65	1.53	1.55	1.62	1.74
400	1.55	1.46	1.47	1.54	1.63
500	1.49	1.41	1.42	1.48	1.56

Широкое применение имеют лишь два метода оценки отклонений от равномерного (случайного) распределения: относительная дисперсия и χ^2 . Обе эти меры дают не всегда одинаковый результат. Так, Сингх и Дас (Singh a. Das, 1939)

обнаружили, что целый ряд видов, показавших на основании χ^2 хорошее соответствие распределению Пуассона, показывают некоторую степень неоднородности на основе вычисления относительной дисперсии.

Приведем один пример из работы Блэкмана (Blackman, 1942). Изучая распределение экземпляров *Poterium sanguisorba* в серии мелких квадратов, он получил следующие данные (табл. 13). Вычислив из этих данных относительную дисперсию, Блэкман нашел, что отношение $\sigma^2/m=1.142$. При ошибке $S=\sqrt{\frac{2}{99}}\approx 0.14$ относительная дисперсия несущественно отличается от единицы, и на основе этого мы можем считать данное распределение случайным. Но вычисление величины χ^2 дает 9.34. Предварительно объединив три последних класса, мы имеем в этом случае две степени свободы и вероятность χ^2 менее 0.01, что говорит об очень существенном отклонении от распределения Пуассона.

Относительная дисперсия и χ^2 имеют различную чувствительность к разного типа отклонениям от распределения Пуассона. Относительная дисперсия очень чувствительна к так называемому “хвосту” распределения, когда имеется превышение числа площадок над ожидаемым в верхних классах. Р таких отклонений может не показать, так как эти классы мы вынуждены объединять из-за малого математического ожидания их. В то же время χ^2 более чувствительно к умеренно косым распределениям, когда отклонения от ожидаемых частот концентрируются в основном около средней арифметической.

Когда нам удастся установить каким-либо путем, что вид распределен не случайно, возможности математического анализа распределения на этом не кончаются. Возможны математические модели распределений, описывающие разные типы неслучайных распределений.

Регулярные распределения привлекали мало внимания со стороны геоботаников, и обычно их объясняют наличием конкуренции в популяциях с достаточно высокой плотностью (Clapham, 1936; Петров, 1942; Thompson, 1958). Контагиозные распределения возникают за счет того, что среднее обилие вида варьирует по площади, иначе говоря, вероятность найти особь вида неодинакова в каждой точке или меняется вероятность найти второе растение на площадке после того, как там найдено первое. На основе полевых данных эти две причины разделить крайне трудно.

Таблица 13 Распределение экземпляров *Poterium sanguisorba* в серии мелких квадратов (по: Blackman, 1942)

	Число экземпляров					
	0	1	2	3	4	5
Наблюдаемые частоты	51	22	21	6	0	0
Вычисленные частоты	44	36	14	4	0.84	0.14

В 1946 г. Л. Коул (Cole) разработал интересную методику анализа контагиозных распределений. Он исходил из того, что реально наблюдаемое контагиозное распределение можно объяснить наличием групп, состоящих из 1, 2, 3, 4 и большего числа особей, причем все группы распределены независимо друг от друга. Обозначим через n_1, n_2, n_3, \dots и т. д. число групп, содержащих 1, 2, 3, ... особи соответственно. Тогда общее число групп

$$n_g = n_1 + n_2 + \dots + n_x, \quad (1)$$

а среднее число групп на одной площадке

$$m_g = \frac{n_g}{N} = m_1 + m_2 + \dots + m_x, \quad (2)$$

где N – общее число площадок, а m_1, m_2, m_3, \dots – среднее число групп с 1, 2, 3, ... особями, приходящееся на одну площадку.

Вероятность того, что какая-либо площадка не будет содержать отдельных особей, равна e^{-m_1} , вероятность того, что она не будет содержать пар особей, равна e^{-m_2} и т. д. А вероятность того, что площадка не будет содержать ни одной группы любого размера, равна произведению этих вероятностей. И число таких площадок

$$N_0 = N (e^{-m_1} e^{-m_2} \dots e^{-m_x}) = N e^{-m_g}. \quad (3)$$

Из уравнения (3) можно вычислить по найденной из наблюдений величине N_0 среднее число групп на одну площадку m_g из уравнения (2) – общее число групп во всей выборке:

$$m_g = \frac{\log N - \log N_0}{\log e}, \quad (4)$$

и отсюда $n_g = N m_g$.

Аналогичным образом число площадок, содержащих одну отдельную особь и более никаких групп,

$$N_1 = N (m_1 e^{-m_1} e^{-m_2} \dots e^{-m_x}) = m_1 N e^{-m_g} = m_1 N_0. \quad (5)$$

Отсюда, разделив число площадок, содержащих одну особь (N_1), на число пустых площадок, мы получим m_1 . Продолжая эту процедуру, мы находим, что число площадок, содержащих две отдельные особи или одну группу из двух особей,

$$N_2 = N \left(\frac{m_1^2}{2} e^{-m_1} e^{-m_2} \dots e^{-m_x} \right) + N (m_2 e^{-m_1} e^{-m_2} \dots e^{-m_x}) = N_0 \left(m_2 + \frac{m_1^2}{2} \right).$$

Отсюда, зная m_1 , мы можем найти

$$m_2 = \frac{N_2}{N_0} - \frac{m_1^2}{2}.$$

Аналогично находят m_3, m_4 и т. д.:

$$m_3 = \frac{N_3}{N_0} - m_1 m_2 - \frac{m_1^3}{6}.$$

Вычисления прекращают тогда, когда найденная сумма $\sum m_x = m_1 + m_2 + \dots$ будет уже близка к m_g , найденной по вышеприведенной формуле. Если, например, оказалось достаточно найти лишь m_1 и m_2 , это значит, что в популяции практически нет групп, состоящих из более, чем двух особей. Затем можно приступить к вычислению теоретических частот. Ожидаемая частота нулевого класса

$$N'_0 = N e^{-\sum m_x}.$$

Ожидаемые частоты площадок с одной и двумя особями

$$N'_1 = N m_1 e^{-\sum m_x},$$

$$N'_2 = \left(m_2 + \frac{m_1^2}{2} \right) N e^{-\sum m_x}.$$

Этим методом Коул обработал распределение 127 особей многоножек (*Lithobius forficatus*) по 1152 площадкам. Он нашел, что $m_g=0.10325$, а $m_1+m_2=0.09721-0.00490=0.10211$. Отсюда он делает вывод, что m_1+m_2 достаточно хорошо приближается к m_g и по формулам $Nm_1=112$ и $Nm_2=6$ находит, что распределение состоит из 112 отдельных особей и шести пар. Ожидаемая частота нулевого класса

$$N'_0 = Ne^{-\sum m_x} = 1152 e^{-0.10211} = 1040.2$$

Ожидаемые частоты площадок с одной и двумя особями

$$N'_1 = 1152 \cdot 0.09721 \cdot e^{-0.10211} = 101.1 ,$$

$$N'_2 = 10.1 ,$$

а найденные частоты этих трех классов соответственно равны 1039, 101 и 10, что говорит об очень хорошем соответствии.

Но в том случае, когда группы состоят из большого числа особей и число особей в группе варьирует сильно, как часто бывает в популяциях растений, этот метод анализа применять крайне трудно. Для популяций животных его возможности несравненно шире, так как там популяция часто состоит из отдельных особей и небольших по численности семей.

Распределение Коула не предполагает какой-либо закономерности в распределении числа особей в скоплениях, соотношение между числом групп с 1, 2, 3, ... особями может быть любым. В связи с этим распределение Коула можно рассматривать как наиболее общий случай контагиозного распределения. Но имеется несколько частных случаев, представляющих значительный интерес для фитоценологии.

Одним из таких частных случаев является распределение М. Томас (Thomas, 1949). Она исходила из предположения, что скопления особей распределены по площади случайно, т. е. число их на площадке подчиняется распределению Пуассона. Каждое скопление состоит из одной особи плюс случайное число их, т. е. число особей в группах распределено также по Пуассону плюс еще одна особь в каждой группе. Возможность такой ситуации возникает тогда, когда вокруг первоначально случайно распределенных растений вторично возникают группы дочерних особей (или побегов) за счет вегетативного размножения или разноса семян на небольшое удаление от материнского растения. Обозначим среднее число скоплений на площадке через m , а среднее число особей в каждом скоплении – через $1+\lambda$. Вероятность того, что какая-либо площадка не будет содержать ни одного экземпляра данного вида (ни одного скопления),

$$p_0 = e^{-m} ,$$

а вероятность того, что площадка будет содержать одно скопление, состоящее из одной особи,

$$p_1 = m e^{-m} e^{-\lambda} .$$

Аналогично вероятность найти на площадке два растения (одно скопление из двух растений или два скопления по одному растению)

$$p_2 = m e^{-m} \lambda e^{-\lambda} + \frac{m_2 e^{-\lambda}}{2!} (e^{-\lambda})^2 = \frac{m e^{-(m+\lambda)}}{2!} (2\lambda + m e^{-\lambda}) .$$

В общем случае вероятность найти k растений на площадке

$$p_k = \sum_{r=1}^k \frac{m^r e^{-m}}{r!} \frac{(r\lambda)^{k-r} e^{-\lambda r}}{(k-r)!}.$$

k особей могут образовывать одно скопление, k скоплений по одной особи, а также любой набор из скоплений, размер которых равен α_i и $\alpha_1 + \alpha_2 + \dots + \alpha_r = k$.

Средняя арифметическая этого распределения

$$\mu_1 = m(1 + \lambda),$$

а дисперсия (σ^2)

$$\mu_2 = m(1 + 3\lambda + \lambda^2).$$

Эти два основных параметра распределения Томас можно получить очень простым путем из следующих уравнений:

$$e^{-m} = \frac{n_0}{N} \quad \text{и} \quad me^{-\lambda} = \frac{n_1}{n_0}.$$

Отсюда

$$m = -\log_e \frac{n_0}{N}, \quad \lambda = -\log_e \frac{n_1}{mn_0},$$

где n_0 – число пустых площадок, n_1 – число площадок с одним растением, а N – общее число площадок. В том случае, когда $\lambda=0$, мы имеем дело с обычным распределением Пуассона.

Ожидаемые частоты для распределения Томас находятся по следующим формулам:

$$\begin{aligned} n'_0 &= Ne^{-m}, \\ n'_1 &= Ne^{-m} e^{-\lambda}, \\ n'_2 &= N \frac{me^{-(m+\lambda)}}{2!} (2\lambda + m^{-\lambda}), \\ n'_k &= N \sum_{r=1}^k \frac{m^r e^{-m}}{r!} \frac{(r\lambda)^{k-r} e^{-r\lambda}}{(k-r)!}. \end{aligned}$$

Рассмотрим пример, приведенный в статье Томас (табл. 14). Для этого распределения найдено хорошее соответствие распределению Томас. $\chi^2=4.039$, это при трех степенях свободы, остающихся после объединения классов с теоретическими частотами менее пяти, дает вероятность того, что различия могут быть случайными более 10%. Из данных табл. 14 находим m и λ .

В данном случае $m=0.56$, а $\lambda=1.67$. Это означает, что в среднем на площадку приходится около половины скопления и среднее число особей в скоплении равно $(1+\lambda)=2.67$. М. Томас также приводит формулы, по которым можно вычислить ошибки m и λ :

$$\sigma_m^2 = \frac{1}{N} \left(\frac{N}{n_0} - 1 \right) \quad \text{и} \quad \sigma_\lambda^2 = \frac{1}{N} \left[\frac{N}{n_0} - \frac{1}{m^2} + \frac{(1-m)^2 N}{m^2 n_0} \right].$$

Таблица 14 Распределение *Armeria maritima* (сравнение с распределением Томас, по: Thomas, 1949; сравнение с распределением Неймана, по: Archibald, 1948)

Число особей на площадку	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Наблюдаемое число площадок	57	6	12	5	5	5	7	1	–	1	1	

Ожидаемое по Пуассону	20.61	32.54	25.70	13.54	5.35	1.69	0.45	0.10	0.02			
Ожидаемое по Томас	57.07	5.99	10.12	9.46	6.51	4.09	2.56	1.61	0.99	0.59	0.35	
Ожидаемое по Нейману	54.9	7.9	10.1	9.0	6.5	4.3	2.8	1.8	1.1	0.9	0.4	0.3

Для данного ряда средняя арифметическая равна 1.58, а найденная по формуле $m(1+\lambda)=1.50$.

Исследовав распределение 16 видов растений, Е. Арчибальд (Archibald, 1950) нашла, что когда распределение вида не случайное, во многих случаях удается найти хорошее соответствие распределению Томас.

Из несколько иных предпосылок исходил Нейман (Neuman, 1939), создавая свою модель контагиозного распределения: он полагал, что группы особей распределены по площади случайно и что число особей в группах варьирует в соответствии с распределением Пуассона.

В результате мы получаем двойное распределение Пуассона. Оно определяется двумя параметрами: m_1 – среднее число групп особей на площадке и m_2 – среднее число особей в скоплении,

$$m_2 = \frac{\mu_2 - \mu_1}{\mu_1} \quad \text{и} \quad m_1 = \frac{\mu_1}{m_2},$$

где μ_1, μ_2 – первый и второй центральные моменты распределения, т. е. x_{cp} и σ^2 .

Вероятность найти площадку, содержащую x особей

$$p\{x = k + 1\} = \frac{m_1 m_2 e^{-m_2}}{k + 1} \sum_{t=0}^{k} \frac{m_2^t}{t!} p\{x = k - t\}.$$

Придавая k последовательно значения 0, 1, 2, 3, ..., можно найти ожидаемое число площадок с 0, 1, 2, 3, ... особями:

$$p\{x=0\} = e^{-m_1(1-e^{-m_2})},$$

$$p\{x=1\} = \frac{m_1 m_2 e^{-m_2}}{1} p_0,$$

$$p\{x=2\} = \frac{m_1 m_2 e^{-m_2}}{2} (p_1 + m_2 p_0)$$

и т. д.

Рассмотрим конкретный пример распределения Неймана. Е. Арчибальд (Archibald, 1948) приводит распределение побегов *Armeria maritima* в серки квадратов (табл. 14) – те же данные, что были использованы Томас. Вначале найдем для этого ряда среднюю арифметическую и среднее квадратическое отклонение:

$$x_{cp}=1.58 \quad \text{и} \quad \sigma^2=5.3636.$$

На основе этого можно найти параметры распределения m_1 и m_2 . Все дальнейшие вычисления по этому примеру взяты из книги Вебер (Weber, 1957).

$$m_2 = \frac{5.3636 - 1.5800}{1.5800} = 2.3946, \quad m_1 = \frac{1.5800}{2.3946} = 0.6598.$$

Затем можно найти ожидаемое число квадратов, не содержащих ни одной особи (или побега):

$$H_0 = N p_0 = 100 e^{-0.6598(1-e^{-2.3946})},$$

$$e^{-2.3946}=0.09072, 0.6598(1-e^{-2.3946})=0.59994,$$

$$H_0 = 100 e^{-0.59994} = 54.9$$

Аналогично находится ожидаемое число квадратов, содержащих 1, 2, 3, ... особей:

$$H_1 = 0.6598 \cdot 2.3946 \cdot 0.09072 \cdot 54.881 = 7.865,$$

$$H_2 = \frac{0.14332}{2} (7.865 \cdot 2.3946 \cdot 54.881) = 9.987,$$

$$H_3 = \frac{0.14332}{3} \left(9.987 + 2.3946 \cdot 7.865 + \frac{2.3946^2}{2} \cdot 54.881 \right) = 8.90.$$

Теоретические частоты (H_0, H_1, H_2, \dots), вычисленные у Вебер, несколько отличаются от приведенных в табл. 14. Но разница очень незначительна. На величине χ^2 она практически не отражается. Из табл. 14 видно, что распределение *Armeria maritima* гораздо больше соответствует распределению Неймана, чем распределению Пуассона: $P(\chi^2)=0.000$ для распределения Пуассона и $P(\chi^2)=0.53$ для распределения Неймана.

Одно и то же распределение оказалось существенно не отличающимся от распределений Томас и Неймана, так как все различия между распределениями Томас и Неймана сводятся к тому, что в первом случае число особей в скоплении распределено по Пуассону плюс единица, а во втором – просто по Пуассону. Поэтому оба типа распределений часто оказываются практически неразличимыми и какое-либо конкретное распределение особей может показывать хорошее соответствие обоим этим типам (Barnes a. Stanbury, 1951; Pielou, 1957). Видимо, обнаружить существенную разницу между этими распределениями можно лишь с помощью очень больших выборок (порядка 1000). Так как для распределения *Armeria maritima* величина χ^2 меньше при сравнении с распределением Неймана, то можно считать, что это распределение более соответствует распределению Неймана, чем распределению Томас.

При вычислении χ^2 для этих распределений нужно вычитать три степени свободы, т. е. $f=n-3$ (Archibald, 1948; Thomas, 1949).

Размер площадок сильно влияет на величину параметров этих распределений (Pielou, 1957), в связи с чем рекомендуется изучать распределение вида, используя квадраты нескольких размеров (Evans, 1952).

Если среднее обилие вида не остается постоянным на всей изучаемой площади, а варьирует по III типу кривых Пирсона, можно ожидать соответствия отрицательному биномиальному распределению. Варьирование средней плотности вида, по-видимому, встречается достаточно часто, когда условия для вида не остаются совершенно однородными по всей площади. Но, разумеется, далеко не всегда средняя плотность будет варьировать по III типу кривых (David a. Moore, 1954). В случае отрицательного биномиального распределения вероятность найти квадрат, не содержащий ни одной особи,

$$p_0 = \left(1 - \frac{m}{k}\right)^{-k}$$

и вероятность найти r особей в квадрате

$$p_r = p_0 \binom{k+r-1}{r} \left(\frac{m}{m+k}\right)^r,$$

где $\binom{k+r-1}{r} = C_{k+r-1}^r$ – число сочетаний из $(k+r-1)$ элементов по r .

Следовательно, чтобы вычислить теоретические частоты отрицательного биномиального распределения, необходимо знать два параметра, m и k . m в данном случае – средняя арифметическая, и она вычисляется обычным путем по выборочным данным; k находится по следующей формуле (Weber, 1957):

$$k = \frac{m^2}{\sigma^2 - m}$$

Отрицательное биномиальное распределение может иметь место и тогда, когда число особей в группе распределено в соответствии с логарифмическим распределением Фишера, а число групп в квадрате – по Пуассону (Quehouille, 1949). При $k \rightarrow \infty$ мы имеем простое распределение Пуассона, а при $k \rightarrow 0$ – логарифмическое распределение (Anscombe, 1949). Интересным свойством этого распределения является то, что m (средняя плотность вида) варьирует в зависимости от местообитания, что совершенно естественно, но k сохраняется примерно постоянной для данного вида. На основе этого считают, что k зависит от свойственной виду энергии размножения (Anscombe, 1949; Robinson, 1954). Этот тип распределения нередко достаточно полно описывает характер распределения видов по площади.

Г. Томсон (Thomson, 1952) вычислял для распределений трех видов растений целый ряд показателей: 1) относительную дисперсию; 2) соответствие распределению Томаса; 3) отношение наблюдаемого среднего обилия (m) к обилию, вычисленному по формуле $F=100(1-e^{-m})$, где F – встречаемость (по: McGinnies, 1934); 4) отношение обилия к встречаемости (по Whitford, 1949); 5) $\frac{m-\sigma^2}{\sigma^2}$ (по: Fracker a. Brischle, 1944).

Все эти показатели, за исключением отношения обилия к встречаемости, дали одинаковый ряд видов от более случайного распределения к менее случайному.

Безусловно, все разнообразие конкретных распределений видов нельзя свести к этим сравнительно простым типам. Предпосылки, лежащие в их основе, слишком элементарны и далеко не всегда выполняются в полевых условиях, но когда удастся свести какое-либо конкретное распределение к одному из этих типов, мы получаем простую и ясную характеристику механизма распределения особей. С подобной точки зрения исследована еще очень незначительная часть видов и на очень небольшом числе местообитаний, но то, что нередко удавалось подобрать для них какое-то теоретическое распределение, говорит о том, что структура распределения многих видов далеко не так сложна, как может показаться на первый взгляд, и она может быть достаточно точно описана сравнительно простыми математическими законами. В большинстве случаев, по-видимому, конкретное распределение является результатом лишь двух распределений: 1) распределения групп по площади и 2) распределения числа особей по группам.

В связи с этим было предложено (Cottam et al., 1957) описывать характер распределения вида по площади с помощью трех показателей:

- 1) средняя площадь K , приходящаяся на одно пятно (clump), которая равна общей исследованной площади, деленной на число пятен;
- 2) средняя площадь пятна C ;
- 3) средняя площадь на особь внутри пятна W .

Максимальная агрегация наблюдается тогда, когда C мало, а K велико, но одна и та же степень агрегации может быть достигнута при различных комбинациях K , C и W . Проверка этого положения на моделях, состоящих из листа бумаги, на который

нанесены точки по заранее обусловленным правилам, показала, что модель с мелкими плотными пятнами и модель с большими диффузными пятнами дали одинаковые показатели агрегации, определенные самыми разными методами.

В литературе можно встретить высказывания о том, что не только случайно распределенная популяция может показать соответствие распределению Пуассона. Это может иметь место и в том случае, когда растения распределены регулярно, но плотность особей в разных частях площади различная (Cottam et al., 1953). Но если в результате мы имеем распределение Пуассона, это значит, что плотность варьирует случайно, и такая популяция может рассматриваться в целом как случайная. Гораздо более серьезен другой случай, когда вид на части площади распределен случайно, а на других участках полностью отсутствует. Объединив такие площади, мы получим контагиозное распределение (Cottam et al., 1957). Здесь исследуемая площадь не является топографически однородной (подробнее см. в гл. VIII), а поэтому распределение вида нельзя сравнивать с моделями случайного распределения для гомогенной площади, хотя формально и этот случай представляет контагиозное распределение, когда размер пятен соразмерим с размерами всей исследуемой площади.

Таким образом, неслучайное распределение особей вида может определяться двумя различными обстоятельствами.

1. Имеется более или менее сильно выраженная тенденция к групповому произрастанию особей. В связи с этим имеется больше, чем ожидается при случайном распределении, площадок с высоким обилием вида и также больше площадок с низким обилием или полным отсутствием вида. Соответственно меньше площадок с обилием вида, близким к среднему. Эта ситуация соответствует контагиозному распределению.

2. На части площади вид распределен случайно, а на другой – отсутствует в силу каких-то причин. В связи с этим число пустых площадок больше, чем ожидается при случайном распределении, но соотношение между остальными классами остается соответствующим случайному распределению. Этот случай можно назвать ложноконтагиозным распределением.

Желательно иметь метод, который позволял бы различать ложноконтагиозное и настоящее контагиозное распределение. Здесь мы сталкиваемся с очень серьезной проблемой количественной геоботаники, которую можно назвать проблемой нулевых значений обилия. Дело в том, что присутствие вида и его обилие на площадке дают более или менее определенные указания на эколого-фитоценотическую обстановку данного места. Но отсутствие вида в каком-либо месте – значительно менее определенный показатель. Вид отсутствует на некоторых площадках и при равномерном распределении его по участку в целом. В этом случае нет никаких принципиальных различий между площадками, на которых вид встречается и на которых он отсутствует. Более того, если вид полностью отсутствует в фитоценозе, это еще не дает никаких указаний на непригодность местообитания для данного вида, так как имеются флористически неполночленные фитоценозы (Раменский, 1938; Работнов, 1960). Участки, на которых полностью отсутствует растительность, формально одинаковы (все они имеют нулевое обилие доля всех видов) но, это может быть свежая пашня, разбитые развеваемые пески или песчаный пляж, каменистые россыпи или скалы. Их потенциальные возможности для развития растительности совершенно различны. Если в каком-либо фитоценозе лишайникового сосняка мы не нашли ни одного экземпляра *Carex ericetorum* или *Hieracium umbellatum* var. *linearifolium*, то вполне вероятно, что мы найдем их в следующем аналогичном фитоценозе. Но, разумеется у нас нет никаких оснований предполагать, что мы когда-либо найдем в лишайниковом сосняке экземпляр *Eutotia ceratoides* или *Potamogeton natans*. Первые

два вида имеют экологию, позволяющую им расти в лишайниковых сосняках, чего никак не скажешь про вторые два. Если первые два вида действительно имеют обилие, равное нулю, то вторым в данном случае правильнее было бы приписать отрицательные значения обилия. Эти примеры достаточно ясно показывают, что отсутствие вида в фитоценозе – весьма неопределенная величина. Нулевые значения обилия доставляют немало неприятностей при количественной обработке описаний растительности.

В недавно вышедшей работе Дж. Ламберт и М. Дейл (Lambert a. Dale, 1965) развивают близкую к нашей точку зрения по этому вопросу. Они прямо пишут, что все количественные показатели обилия усечены в том отношении, что для отсутствия вида нет других оценок, кроме нуля, и что нет соответствующей меры для степени, в которой вид отсутствует.

Если исходить из того, что обилие вида служит показателем условий местообитания, его потенциал для развития вида, существование отрицательных значений обилия становится вполне допустимым с теоретической точки зрения.

В связи с такой многозначностью нулей мы будем исследовать соответствие распределений видов контагиозному или ложноконтагиозному распределению, не принимая во внимание частоту нулевого класса.

Когда вид на части площади распределен по Пуассону, а на остальной части отсутствует, соотношение числа площадок с одной, двумя, тремя и т. д. особями такое же, как и в распределении Пуассона, и лишь значительно больше площадок, на которых вид отсутствует. Основываясь на этом, мы можем ввести критерий, аналогичный показателю Мура (Moore, 1953), но не зависящий от величины n_0 . Если распределение ложноконтагиозное или пуассоновое,

$$k = \frac{n_1 n_3^3}{n_2^2 2} = 1,$$

где n_1, n_2, n_3 , – число площадок, содержащих одну, две и три особи вида соответственно:

$$\begin{aligned} n_1 &= e^{-m} m, \\ n_2 &= \frac{e^{-m} m^2}{2} \text{ и} \\ n_3 &= \frac{e^{-m} m^3}{6}. \end{aligned}$$

Если k близко к единице и $\Phi = \frac{2n_0 n_2}{n_1^2}$, то мы имеем распределение Пуассона. При ложноконтагиозном распределении k близко к единице, но Φ существенно отличается от единицы за счет непропорционально большого числа пустых площадок.

Но этот метод часто дает неудовлетворительные результаты из-за того, что $(n_1 + n_2 + n_3)$ составляет небольшую долю общего числа площадок, в связи с чем велика ошибка в определении k . Поэтому был разработан другой метод, позволяющий отличить ложноконтагиозное распределение от контагиозных и случайных.

Для того чтобы определить, что наблюдаемое распределение состоит из распределения Пуассона плюс некоторое число пустых площадок, нам нужно найти среднюю арифметическую (x_{cp}) и число площадок, на которых вид распределен по Пуассону (N). Но непосредственно сделать это мы не можем, так как нам неизвестна

частота нулевого класса. Для определения этих величин используем равенство $\sigma^2 = \bar{x}$. Дисперсия же распределения

$$\sigma^2 = \frac{\sum x^2 - \frac{1}{N} \left(\sum x \right)^2}{N}.$$

Предполагая, что в непустой части, вид распределен по Пуассону, получаем:

$$\sum x^2 - \frac{1}{N} \left(\sum x \right)^2 = \bar{x}N = \sum x.$$

Из этого уравнения можно найти N :

$$N = \frac{\left(\sum x \right)^2}{\sum x^2 - \sum x},$$

$\sum x$ – сумма всех членов ряда, а $\sum x^2$ – сумма их квадратов. Обе величины не зависят от численности нулевого класса, которая нам неизвестна. Найдя N из этой формулы и зная численность всех остальных классов распределения, мы можем найти n_0 . Таким путем производится расчленение наблюдаемого распределения на две составляющие. Обозначим общее число площадок через

$$N_g = N + N_0,$$

где N – число площадок с той части площади, где вид присутствует, а N_0 – число площадок с пустой части. $N_0 + n_0$ – общее число площадок, где отсутствует данный вид.

Теперь остается проверить, действительно ли распределение вида соответствует распределению Пуассона на той части площади, где он встречается. В данном случае мы не можем использовать отношение дисперсии к средней арифметической, так как число площадок (N) определено нами, исходя из этого отношения. Поэтому остается лишь метод χ^2 .

Рассмотрим несколько примеров. Распределение *Phlomis tuberosa* было получено нами с 250 площадок по 1 м² в сообществе остепненного луга, расположенном в плоской долине хребта Чингизтау (восточная часть Казахского мелкосопочника). Этот вид относится к полурозеточным длиннокорневищным растениям, особи которых состоят из многочисленных небольших парциальных кустов, имеющих один-два вегетативных укороченных побега и один-два цветonoсных (Борисова, 1961). В этом случае трудно определить, где кончается одна особь и начинается другая, поэтому в качестве учетной единицы были взяты парциальные кусты, которые в большинстве случаев хорошо различимы. Было получено следующее распределение:

x	0	1	2	3	4	5
f	189	37	13	8	2	1

Отношение дисперсии к средней арифметической для данного распределения равно $\sigma^2/m=1.80$. Его ошибка, вычисленная по Блэкману $\left(S = \sqrt{\frac{2}{N-1}} \right)$, равна 0.028, и, следовательно, на основании этого критерия распределение *Phlomis tuberosa* весьма существенно отличается от распределения Пуассона. Такой же результат дает применение метода хи-квадрат. Мы получили $\chi^2=55.76$ при числе степеней свободы, равном трем.

Но попробуем разделить это распределение на две части и посмотрим, соответствует ли непустая часть его распределению Пуассона. В данном случае $\sum x=100$ и $\sum x^2=218$, отсюда $N=(100 \cdot 100)/(218-100)=85$. Таким образом, мы можем предположить, что распределение состоит из двух частей, одна из которых

представлена лишь пустыми площадками. Всего *Phlomis tuberosa* найден в 61 площадке. Отсюда находим, что численность нулевого класса непустой части распределения равна 24. Остается лишь сравнить полученное распределение с распределением Пуассона, имеющего ту же самую среднюю арифметическую:

$$\bar{x} = \frac{\sum x}{N} = \frac{100}{85} = 1.18.$$

По данным табл. 15 $\chi^2=3.04$. Число степеней свободы здесь равно единице, так как численность нулевого класса была нами подобрана заранее и ее не следует принимать во внимание. Таким образом, непустая часть распределения соответствует распределению Пуассона и мы можем считать, что *Phlomis tuberosa*, полностью отсутствует в 165 площадках, а на остальных 85 распределен случайно.

Таблица 15 Сравнение непустой части распределения *Phlomis tuberosa* с распределением Пуассона

Число парциальных кустов на площадке	0	1	2	3	4	5
Найденное число площадок	24	37	13	8	2	1
Число площадок, ожидаемое по Пуассону	26.6	30.8	18.2		9.6	

Но значительно чаще наблюдаемое распределение не сводится таким способом к ложноконтагиозному. В том же сообществе исследовалось распределение *Achillea nobilis* (табл. 16): средняя арифметическая этого ряда равна 1.18, а дисперсия – 1.86, их отношение существенно отличается от единицы.

Таблица 16 Распределение *Achillea nobilis*

x	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
f	125	55	35	13	8	6	2	2	1	0	1	0	2

Величина χ^2 также показывает на очень существенные отклонения от распределения Пуассона. Однако если мы попытаемся разложить данное распределение на распределение Пуассона и группу пустых площадок, мы не получим желаемых результатов. Вычисляя N непустой части распределения, мы получаем 94. Это означает, что если бы непустая часть распределения соответствовала распределению Пуассона, то ее численность должна быть равна 94. Но *Achillea nobilis* встречается в 125 площадках из 250. Отсюда численность нулевого класса распределения Пуассона должна быть $94-125=-31$, что ясно показывает нереальность предположения о ложноконтагиозном характере данного распределения. Такая ситуация встречается довольно часто, что служит подтверждением положения о преобладании в природе контагиозных распределений.

Можно определить, соответствует ли найденное распределение ложноконтагиозному, и исходя из того, что распределение составлено из биномиального распределения и некоторого числа пустых квадратов. Как и в предыдущем случае, нам нужно найти численность нулевого класса биномиального распределения. Для этого снова используем отношение дисперсии к средней арифметической. Для биномиального распределения $x_{cp}=np$ и $\sigma^2=npq$. Отсюда

$$\frac{\sigma^2}{\bar{x}} = q = 1 - p.$$

Подставляя в это равенство значение $p = \frac{x_{cp}}{n} = \frac{\sum x}{nN}$ и соответствующие выражения для дисперсии и средней арифметической, получаем:

$$\frac{N \sum x^2 - (\sum x)^2}{N \sum x} = 1 - \frac{\sum x}{nN}.$$

Решаем это уравнение относительно N :

$$N = \frac{(n-1)(\sum x)^2}{n(\sum x^2 - \sum x)}.$$

Данное уравнение является более общей формой уравнения, полученного нами для распределения Пуассона. При достаточно большом n , что имеет место в случае распределения Пуассона, числитель и знаменатель можно сократить на $n-1$ и n соответственно.

По существу ложноконтагиозное распределение свидетельствует о том, что полученная выборка взята из неоднородной совокупности. В случае исследования растительных сообществ речь идет о неоднородности площади, существенной для одного или ряда видов. Если в процессе работы положение каждой площадки отмечается на схеме, то в дальнейшем, разделив число пустых площадок на две принципиально разные части, мы можем более объективно провести границу между однородными для растительности участками местообитаний.

Для нормальных распределений этот метод расчленения числа пустых квадратов использовать нельзя, так как здесь отсутствует определенное соотношение между дисперсией и средней арифметической. Но если для наблюдаемого распределения принять, что средняя арифметическая совпадает с модой, то можно вычислить среднее квадратическое отклонение лишь по правой ветви распределения, исходя из того, что нормальная кривая симметрична, а затем найти ожидаемую численность нулевого класса.

Но, по-видимому, ложноконтагиозное распределение с нормальной кривой в качестве его составляющей будет встречаться весьма редко, так как трудно предположить расчлененность среды на два настолько разных класса, что в одном из них вид будет полностью отсутствовать, а в другом будет встречаться с довольно высоким обилием. В этом случае более оправданной будет гипотеза о постепенном изменении среднего обилия вида по площади.

В связи с тем что параметры распределения вида сильно зависят от размера площадок, с которыми мы работаем, был предложен целый ряд методов исследования распределений, основывающихся на измерении расстояния между особями растений, которые дают в общем более правильные оценки характера распределения, хотя при этом работа в поле становится более трудоемкой.

В 1952 г. Л. Дайс (Dice, 1952), исходя из того, что вероятность найти экземпляр какого-либо вида на круглой площадке, центром которой является другой экземпляр, увеличивается пропорционально площади (квадрату расстояния), предложил измерять расстояния от случайно выбранных особей до их ближайших соседей. Затем из величины каждого расстояния извлекается квадратный корень и строится распределение корней из расстояний. Если полученное распределение окажется нормальным, мы можем считать распределение особей данного вида случайным. Это было проверено Дайсом на моделях. В случае регулярного распределения кривая будет скошена вправо, а в случае контактиозного – влево.

П. Кларк и Ф. Эванс (Clark a. Evans, 1954) ввели следующий показатель неравномерности распределения вида:

$$R = \frac{r_{cpA}}{r_{cpE}}$$

где $r_{cpA} = \frac{\sum r}{N}$ – среднее расстояние между случайно выбранной особью и ближайшим к ней растением, $r_{cpE} = \frac{1}{2\sqrt{\rho}}$ – ожидаемое среднее расстояние при условии случайного распределения (ρ – плотность популяции, т. е. число экземпляров на единицу площади). В условиях максимально агрегированного распределения $R=0$, в случае регулярного распределения $R=2.1491$. Можно измерять расстояние до ближайшего соседа в k секторах вокруг особи (подробнее об этом см. в гл. VI), тогда

$$r_{cpE} = \frac{\sqrt{k}}{2\sqrt{\rho}} \text{ и}$$

$$R_{\max} = \frac{2.1491}{\sqrt{k}}$$

В этом же году Б. Хопкинс (Hopkins, 1954) предложил по существу близкий к предыдущему показатель характера распределения:

$$A = \frac{\sum (P^2)}{\sum (I^2)},$$

где P – расстояние от случайно выбранной точки до ближайшей особи, а I – расстояние от случайно выбранной особи до ближайшей к ней. При случайном распределении вида средние I и P равны и $A=1$.

Метод Кларка и Эванса и метод Хопкинса не получили широкого распространения из-за относительно высокой трудоемкости полевых работ. Оба метода предполагают фактически двойное обследование площади. При работе по методу Кларка и Эванса мы вначале должны определить каким-то путем плотность популяции (ρ), а затем найти независимо среднее расстояние между случайно выбранной особью и ближайшим соседом. Метод Хопкинса требует двойного определения расстояний: вначале от случайных точек, затем – от случайных особей.

Этот же недостаток характерен и для метода Э. Пило (Pielou, 1959). Ее показатель неслучайного распределения $\alpha = \pi D \omega_{cp}$, где $\omega_{cp} = \frac{1}{m} \sum \omega_i$ – среднее расстояние от точки до ближайшего растения (n – число измеренных расстояний). $D = \frac{1}{mA} \sum_{j=1}^m x_j$ – число растений на единицу площади (m – число квадратов, A – площадь квадрата). В случайно распределенной популяции $\alpha=1$ и $\sigma_\alpha^2 = \frac{1}{n} \left[1 + \frac{n+1}{mA} \left(\frac{mA + \pi n \omega_{cp}}{mAD + n} \right) \right]$ (Mountford, 1961). Если величина $\frac{\alpha-1}{\sqrt{\sigma_\alpha^2}}$ лежит вне интервала ± 1.96 , распределение вида неслучайное, с доверительным уровнем в 95%.

Таким образом, все критерии характера распределения видов, основанные на измерении расстояний, исходят из отношения двух оценок, определенных независимо (Holgate, 1965a). Но можно получать исходные данные для вычисления обеих оценок при помощи одной и той же выборки, что значительно облегчает работу.

Такой метод был недавно предложен П. Холгейтом (Holgate, 1965b).. Он рекомендует вычислять следующие две величины:

1) $z_{st} = \frac{x_{cpS}^2}{x_{cpt}^2}$, где x_s – расстояние от случайно выбранной точки до s -го ближайшего

к ней растения данного вида, а x_t – то же самое для t -го ближайшего растения ($s < t$);

2) r_{st} – коэффициент корреляции между квадратами расстояний от точки до s -го и t -го ближайших растений. При случайном распределении

$$z_{st} = \frac{s}{t} \quad \text{и} \quad \sigma_z = \left\{ \frac{s(t-s)}{t^2(t+1)} \right\}^{1/2}.$$

Если мы измеряем расстояние от точки до первого и второго ближайших к ней растений ($s=1, t=2$), то $z_{12}=0.500$, а $\sigma_{(z_{12})}=0.289$. В том случае, когда найденное отношение z_{st} отличается от ожидаемого больше, чем на две ошибки, т. е. на $\frac{2\sigma_z}{\sqrt{n}}$, распределение можно считать существенно отличающимся от случайного.

Ожидаемая величина коэффициента корреляции при случайном распределении

$$r_{st} = \sqrt{\frac{s}{t}}.$$

Видимо, трудно будет пользоваться большими величинами s и t при работе в поле, поэтому целесообразно ограничиться лишь измерением расстояний до первого и второго растения. В этом случае ожидаемое значение r_{12} при случайном распределении равно 0.707 и $\sigma_{r_{12}}=0.7906$.

В случае контагиозного распределения z и r возрастают, а при регулярном распределении их значения меньше ожидаемых.

Метод Холгейта является сейчас самым простым, и его можно рекомендовать для самого широкого использования.

Ф. Дэвид и П. Мур (David a. Moore, 1957) ввели интересный показатель отклонений от случайного распределения, который, однако, трудно использовать в полевых условиях. Предположим, что N растений распределены на квадратной площадке со стороной A (A принимаем равной единице). Обозначим через $(x_1, y_1), (x_2, y_2), \dots, (x_N, y_N)$ координаты отдельных растений на этой площади, причем $0 < x, y < 1$. Разделим эту площадь на k равных полос, параллельных оси Y . Будем считать, что i -я полоса содержит n_i растений ($i=1, 2, \dots, k$). Обозначим через y_{ij} координату j -го растения в полосе i и через $y_{cp i}$ – среднюю координату Y в полосе i . Отсюда получим:

$$\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_i} \left(y_{ij} - \frac{1}{2} \right)^2 = \underbrace{\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_i} (y_{ij} - \bar{y}_i)^2}_{\alpha} + \underbrace{\sum_{i=1}^k n_i \left(\bar{y}_i - \frac{1}{2} \right)^2}_{\beta}.$$

$\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_i}$ означает двойное суммирование. Вначале суммируются все квадраты отклонений внутри полос ($j=1, 2, \dots, n_i$), а затем проводится суммирование по всем полосам ($i=1, 2, \dots, k$). Это уравнение равносильно $N\sigma_y^2 = (N-k)\sigma_y^2 + k\sigma_y^2$. Если распределение особей случайно, то $\frac{\beta}{\alpha} = \frac{k}{N-k}$. При агрегированном распределении отношение $\frac{\beta}{\alpha}$ возрастает. Вместо отношения $\frac{\beta}{\alpha}$ можно вычислять величину

$$z = 1.1513 \log_{10} \left\{ \frac{N(N-k)}{k^2} \frac{\beta}{\alpha} \right\}.$$

Таблица значимости полученных величин z приведена в статье Дэвида и Мура (David a. Moor, 1957). Нужно отметить, что их метод оценивает равномерность распределения лишь в одном направлении (в данном случае по оси Y). Иногда это более удобно, так как дает возможность, сравнивая с распределением по координате X , определить изотропность распределения.

Использование этого метода тормозится определением координат растений, что трудно сделать на достаточно большой площади. Поэтому данный метод представляет в основном теоретический интерес.

Если особи какого-либо вида не распределены равномерно по площади фитоценоза, а образуют в отдельных местах скопления или латки, то естественно встает задача определения размеров этих скоплений. Метод анализа этой стороны распределений видов был предложен в 1952 г. П. Грейг-Смитом (Greig-Smith, 1952a). В данном случае случайное расположение квадратов по площади фитоценоза хотя и остается теоретически безупречным, не является самым удобным. Размер скоплений особей нельзя выявить, используя площадки какого-либо одного определенного размера, а в связи с этим удобнее использовать регулярно расположенные площадки, которые можно объединять в блоки по две, четыре, восемь и т. д. Первоначально Грейг-Смит и другие исследователи использовали решетку примыкающих друг к другу квадратов. Внутри каждого квадрата подсчитывается число особей или побегов какого-то вида, а затем обычным путем находят среднюю арифметическую и дисперсия (σ^2). Затем соседние квадраты объединяют по два и снова находят среднюю арифметическую и дисперсию. Потом составляют блоки из четырех квадратов и т. д. В результате такой работы получают ряд размеров блока и соответствующий ему ряд дисперсий. Затем составляется график, по оси абсцисс которого откладывается величина блока, а по оси ординат – величина дисперсии. Соединив точки, соответствующие величинам дисперсии при определенной величине блока, мы получаем кривую, пики на которой соответствуют размерам блоков, равных средней площади скопления особей. Грейг-Смит вывел эту зависимость эмпирическим путем, исследуя ряд моделей с известным распределением.

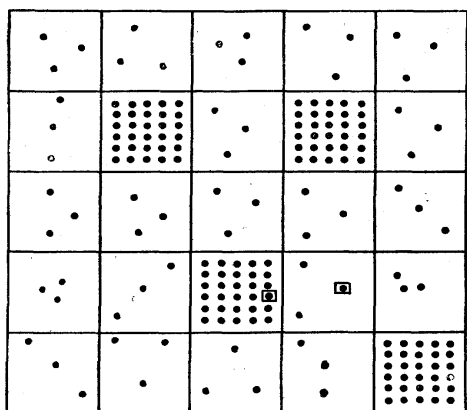


Рис. 5. Схема, иллюстрирующая зависимость дисперсии обилия от размеров площадок.

Для того чтобы убедиться в правильности этого положения, рассмотрим один крайне простой гипотетический случай (рис. 5). Предположим, что исследуемая нами площадь разбита на равные по величине квадраты, причем в одних квадратах плотность вида (число особей или побегов на единицу площади) в 10 раз выше, чем в других. Заложим ряд мелких квадратов в пределах каждого большого квадрата. Предположим, что среднее число особей в таких квадратиках равно a , в квадратиках, попавших в зоны высокой плотности, – соответственно $10a$. Далее, если мы увеличим площадь квадратиков в два раза, соответственно среднее число особей в квадратиках

будет $2a$ и $20a$. Пропорция квадратиков с высокой и низкой плотностью здесь сохраняется, а так как разница между средними арифметическими увеличилась, увеличится и общая дисперсия распределения. С дальнейшим ростом размеров квадратиков разница в величине средних плотностей зон будет возрастать, а в связи с этим будет продолжаться рост общей дисперсии распределения. Максимальной величины дисперсия достигнет тогда, когда размер квадратика станет равен размеру большого квадрата.

Что же произойдет при дальнейшем увеличении площади квадратов? Грейг-Смит (Greig-Smith, 1952a), ссылаясь на устное сообщение известного английского статистика М. С. Бартлета, говорит, что когда размер площадки превысит средний размер скоплений особей (или зон плотности), 1) в случае регулярного распределения пятен дисперсия будет уменьшаться, 2) в случае случайного или контагиозного распределения самих пятен (скоплений особей) величина дисперсии будет оставаться примерно на одном и том же уровне.

В том же 1952 г. Грейг-Смит (Greig-Smith, 1952b, 1952c) опубликовал работу по структуре вторичных лесов Тринидада, в которой даются примеры применения этого метода. В настоящее время этот метод довольно широко используется английскими и американскими геоботаниками.

В работе М. Филипс (Phillips, 1954) приводятся данные по распределению побегов *Eriophorum angustifolium* в различных сообществах. Она использовала решетку (16×16) квадратов, каждый из которых имел площадь 100 см². Внутри каждого квадрата подсчитывалось число побегов *E. angustifolium*. Эти данные были использованы для вычисления дисперсии числа побегов в блоках, состоящих из 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64 и 128 квадратов. Результаты приведены в табл. 17.

Таблица 17 Зависимость дисперсии числа побегов *Eriophorum angustifolium* от размеров площадок (по: Phillips, 1954)

Размер блока (число элементарных квадратов в блоке)	Число блоков	Дисперсия	Отношение дисперсий (F)	P
128	2	2.727	2.25	>0.05
64	4	6.926	5.72	<0.01
32	8	1.945	1.61	>0.05
16	16	2.414	1.99	<0.05
8	32	2.418	2.00	<0.01
4	64	1.875	1.55	<0.05
2	128	1.855	1.53	<0.01
1	256	1.211		

В этой работе (Phillips, 1954) дисперсия в блоках каждого размера сравнивалась с дисперсией единичного блока, т. е. блока, состоящего лишь из одной площадки, обычным методом, с использованием отношения дисперсий F . Затем определялась вероятность того, что эти дисперсии действительно отличаются друг от друга. Результаты можно представить в виде графика (рис. 6), из которого видно, что имеется два ясно выраженных пика на кривой дисперсии. Первый пик соответствует блоку размером в 8–16 единиц, а второй – блоку размером в 64 единицы. М. Филипс объясняет наличие этих пиков, а значит, и размеров скоплений побегов, морфологией *E. angustifolium*. Первый пик связан с длиной корневища, вырастающего за один сезон, и с дальнейшей концентрацией побегов на его конце, второй пик объясняется общей длиной живого корневища в 80–100 см. Достигнув этой длины за четыре-пять лет, корневище начинает отмирать с заднего конца. Провалы на кривой дисперсии за

пиками говорят о том, что эти скопления побегов расположены более или менее регулярно. Кривую, приведенную на рис. 6, М. Филипс считает типичной для *E. angustifolium*. В зависимости от условий среды характер кривой, а значит, и характер распределения побегов, может меняться. Так, например, с уменьшением влажности и богатства субстрата уменьшается размер корневищ, в связи с чем пик на кривой сдвигается на меньший размер блока.

Несколько позднее Кершо (Kershaw, 1957) начал использовать для этих целей не только данные о числе побегов, но и о покрытии, что более удобно при работе в травянистых сообществах. Он также пришел к выводу, что обычно существует несколько шкал мозаичности, причем элементы мозаики низшего порядка включены в более крупные пятна:

- 1) наиболее мелкая шкала мозаичности соответствует размеру особей данного вида,
- 2) более крупная шкала мозаичности является следствием морфологии вида, в основном особенностей его вегетативного размножения,
- 3) наиболее крупная мозаика пятен определяется неоднородностью среды, а также характером взаимоотношений с другими видами.

Анализируя этим методом распределение *Agrostis tenuis*, *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne* и *Trifolium repens*, Кершо (Kershaw, 1958, 1959a, 1959b) показал, что у всех видов имеется мозаичность нескольких (двух-трех) размеров, из которых больший объясняется неоднородностью почв (различной глубиной почвенного слоя) и конкурентными отношениями полевицы с остальными видами. Он также отметил, что в ходе сукцессионных изменений характер мозаичности довольно сильно меняется. По этому поводу Грейг-Смит (Greig-Smith, 1961b) писал, что когда вид только появляется в ходе сукцессии, у него сначала имеется лишь довольно мелкая шкала мозаичности, обусловленная средой. Мозаичность наибольшего размера проявляется на оптимальной для вида стадии.

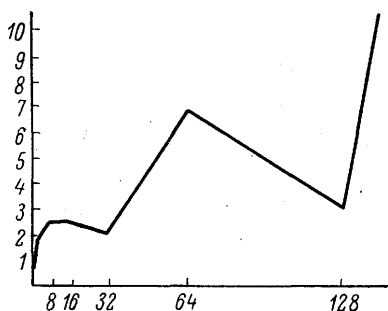


Рис. 6. Связь дисперсии обилия *Eriophorum angustifolium* с размером площадок (по: Philips, 1954).

По оси абсцисс – размер блока, по оси ординат – дисперсия.

Для того чтобы исследовать большую площадь с помощью меньшего числа квадратов, было предложено располагать квадраты вдоль трансекты, а не решеткой (Greig-Smith, 1961a).

Д. Андерсен (Anderson, 1961a) исследовал совместно распределение *Pteridium aquilinum* и ряда факторов среды: pH, мощности почвенных горизонтов, общей суммы обменных оснований и скорости диффузии кислорода. Он нашел, что лишь последний фактор значимо положительно коррелирует с обилием орляка. График, показывающий изменение дисперсии скорости диффузии кислорода в связи с изменением размера блока, точно соответствует такому графику распределения орляка. Автор делает вывод,

что этот фактор определяется распределением орляка. Мозаичность же орляка определяется его морфологией.

В другой работе Д. Андерсон (Anderson, 1965a) исследовал распределение ряда видов сообщества с господством *Festuca ovina*, расположенного на известняках в графстве Дербишир (Англия). Оказалось, что все исследованные виды дают пик на графике дисперсии при размере блока в 3.2 м. Пики нельзя связать с морфологией видов, так как только *F. ovina* образует заметные клоны такого размера. Кроме того, межвидовые корреляции при этом размере площадок довольно слабые, и, следовательно, *F. ovina* не контролирует распределение остальных видов, по крайней мере на шкале такого порядка. Д. Андерсон делает предположение, что пятнистость на этом уровне связана с пятнистостью каких-то факторов среды. Действительно, распределение рН дает заметный пик при данном размере площадок. Была вычислена регрессия покрытия каждого вида на рН почвы, но лишь в двух случаях регрессия оказалась статистически значимой. Далее автор составил график интенсивности пятнистости (отношение наблюдаемой дисперсии к ожидаемой⁴) по отношению к коэффициенту регрессии. Обнаружилась тесная корреляция этих величин ($r=0.8652$, $P=0.01-0.02$). *Carex flacca*, *Briza media* и *Helianthemum chamaecistus* увеличивают покрытие с увеличением кислотности, *Helictotrichon pratense*, *Koeleria gracilis* и *Festuca ovina* увеличивают покрытие с уменьшением кислотности. Отсюда Андерсон сделал вывод, что пятнистость в распределении видов на этой шкале достаточно хорошо объясняется пятнистостью почв. Конечно, дело здесь не только в кислотности; влияние на растения оказывает весь комплекс факторов, связанных с рН.

Этот метод применялся в довольно разнообразных типах растительных сообществ, и всегда обнаруживалось наличие пятен. двух-трех порядков (Anderson, 1961b; McDonough, 1961; Kershaw, 1962, 1963; Greig-Smith a. Chadwick, 1965; Okali, 1966). В большинстве случаев крупная шкала мозаичности определяется неоднородностью среды, а не конкурентными отношениями между видами (Greig-Smith a. Kershaw, 1958). Этот метод способен вскрывать мозаичность, незаметную на глаз (Greig-Smith, 1961 a), в чем и заключается его основное достоинство. Когда мозаичность ясно выражена, средние размеры ее элементов можно определить и прямым измерением, не прибегая к сложной статистической обработке.

Величины многих показателей неравномерности распределения вида, как мы уже говорили, сильно меняются при изменении величины площадок. Это является следствием изменения среднего обилия и объединения или деления одного скопления растений по площадкам. Идеальный индекс распределения должен быть независим от среднего обилия, его изменения должны показывать лишь изменения в структуре распределения вида (Morisita, 1959a). М. Морисита предложил следующий показатель характера распределения:

$$I_{\delta} = q \frac{\sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)},$$

где q – общее число площадок, n_i – число особей в i -площадке, а N – общее число особей в q -площадках. Этот индекс равен единице, когда вид распределен по Пуассону, $I_{\delta} < 1$ при регулярном распределении и $I_{\delta} > 1$ при контагиозном распределении. Максимально возможное значение $I_{\delta} = q$, когда все особи находятся на одной площадке. Величина I_{δ} не зависит от среднего числа особей, приходящегося на площадку. Она не будет меняться с изменением величины площадки, если скопления особей по площади гораздо больше площадок и распределение особей внутри скоплений случайное. Но так

⁴ К сожалению, Андерсон не объясняет, как он находил ожидаемую величину дисперсии.

как это условие часто не выполняется, I_δ будет меняться с изменением размера площадок, и анализ этих изменений поможет вскрыть структуру распределения вида. Теоретический ход изменений величины I_δ для разных модельных распределений показан на рис. 7.

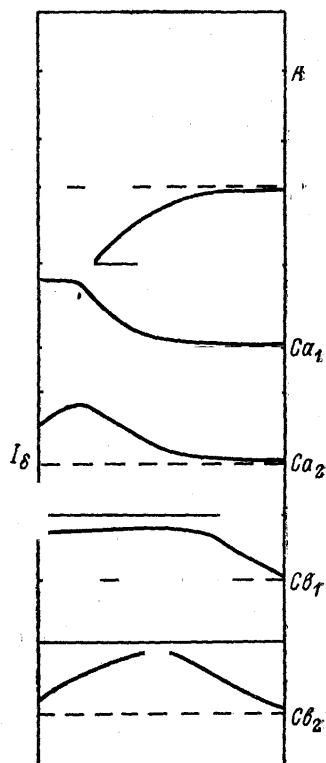


Рис. 7. Зависимость индекса I_δ от размера площадок при разных типах распределений (по: Morisita, 1959a).

A – случайное; *B* – регулярное; *Ca* – контагиозное распределение с мелкими пятнами: *Ca*₁ – внутри пятен случайное распределение, *Ca*₂ – внутри пятен регулярное распределение; *Cb* – контагиозное распределение с крупными пятнами: *Cb*₁ – внутри пятен случайное распределение, *Cb*₂ – внутри пятен регулярное распределение. По оси абсцисс – размер площадок; по оси ординат. – значения I_δ .

Морисита сравнивал изменение многих показателей характера распределения при изменении размеров площадок для модельных распределений.

В случае больших пятен со случайным распределением особей внутри них его индекс меняется очень мало, а все остальные показатели – очень сильно.

Морисита предлагает вычислять отношение $\frac{I_{\delta(s)}}{I_{\delta(2s)}}$ т. е. отношение величин I_δ для площадок размером s и $2s$. Если построить график изменений этой величины при изменении размера площадки, пики на кривой покажут размер пятен (скоплений). Этот метод в общем аналогичен методу анализа кривой “дисперсия–величина площадки”, предложенному Грейг-Смитом.

От индекса I_δ можно легко перейти к другим показателям характера распределения (Morisita, 1962):

$$\frac{\sigma^2}{m} = (I_\delta - 1) m + 1.$$

Так как I_δ не зависит от средней арифметической, относительная дисперсия будет сильно изменяться при изменении размера площадок.

Для биномиального распределения ожидаемая величина этого индекса

$$E(I_{\delta}) = 1 - \frac{1}{n},$$

где n – показатель степени бинома.

Для того чтобы определить, существенно ли распределение вида отличается от распределения Пуассона, Морисита (Morisita, 1959a) предлагает вычислять величину

$$F_0 = \frac{I_{\delta}(N-1) + q - N}{q-1}.$$

Если эта величина больше $F_{\infty}^{q-1}(\alpha)$ отклонения от распределения Пуассона можно считать существенными. $F_{\infty}^{q-1}(\alpha)$ представляет собой величину отношения дисперсии при числе степеней свободы $q - 1$ и ∞ и находится по таблицам при заданном уровне достоверности α .

Кроме того, Морисита (1962) был предложен интересный индекс

$$I_B = I_{\delta} \frac{N - \frac{1}{q}}{N - 1}.$$

Он представляет собой меру дисперсии величин x_1, x_2, \dots, x_q в отношении варьирования вероятности появления события. При регулярной вероятности ($p_1 = p_2 = \dots = p_q = p$) $I_B < 1$, при нормальном распределении вероятностей $I_B = 1$ и при неравномерном распределении вероятностей $I_B > 1$.

Существует еще один интересный метод выявления “пятнистости” в распределении видов, до сих пор почти не применявшийся в геоботанике. Это так называемый метод итерации, использованный в ряде работ по изучению распределения видов животных. К нашему материалу этот метод можно применить в том случае, когда растительность исследуется с помощью трансект. Предположим, что вдоль такой трансекты мы отмечаем наличие особей какого-то одного вида, например *Stipa lessingiana*. Разбив трансекту на определенные небольшие участки, скажем, по 0.5 м, отметим те из них, на которых встречается ковылек, знаком “плюс”, а остальные – знаком “минус”. Получим последовательность такого вида:

+++ -+- +++- - - - -+- - - -++++-+- -+++ - -

Из этой последовательности мы можем определить, случайно или нет распределены отрезки трансекты, на которых встречается ковылек. Обозначим через r число итераций, т. е. число однородных участков трансекты типа +++ или ---, через n_1 – число отрезков по 0.5 м, на которых встречен интересующий нас вид, а через n_2 – число таких отрезков, на которых вид не встречен. В данном случае $r=14$, $n_1=17$, $n_2=16$. Затем по формуле

$$t = \frac{r - \left(\frac{2n_1n_2}{n_1 + n_2} + 1 \right)}{\sqrt{\frac{2n_1n_2(2n_1n_2 - n_1 - n_2)}{(n_1 + n_2)^2 (n_1 + n_2 - 1)}}}$$

найдем, существенно ли отличается найденное r от его значения, при котором чередование занятых и пустых отрезков трансекты случайно. В данном примере

$$t = \frac{14 - \left(\frac{2 \cdot 17 \cdot 16}{17 + 16} + 1 \right)}{\sqrt{\frac{2 \cdot 17 \cdot 16 (2 \cdot 17 \cdot 16 - 17 - 16)}{(17 + 16)^2 (17 + 16 - 1)}}} = -1.24.$$

Вероятность t находится по таблице. В данном случае величина $t = -1.24$ показывает, что отклонение от случайного распределения недостоверно, и у нас нет оснований считать, что *S. lessingiana* имеет тенденцию образовывать пятна диаметром более 0.5 м.

Более того, с помощью метода итерации можно определить и характер распределения. П. В. Терентьев (1964) дает следующую шкалу:

$t < -2$	наблюдается скученность (контагиозное распределение)
t от 0 до ± 2	случайное распределение
$t > +2$	регулярное распределение

Недавно этот метод использовал А. Дж. Кетэна (Catana, 1964) для определения гомогенности в распределении вида по данным расстояний между особями. Измерения расстояний проводились им вдоль трансект с помощью метода подвижного квадранта (Catana, 1963; подробнее об этом методе см. в гл. VI). При сравнении двух серий данных расстояния в каждой серии располагаются от меньшего к большему, а затем из обеих серий составляется общий ранжированный ряд. В этом ряду расстояния из первой серии обозначаются значком a , а из второй – b . Если имеется несколько одинаковых величин расстояния, они располагаются на основе случайного выбора. Группы последовательных величин из одной серии в ранжированном ряду образуют итерацию (run). Затем найденное число итераций (r) сравнивается с ожидаемым по вышеприведенной формуле. В данном случае n_1 – число расстояний из первой серии, а n_2 – число расстояний из второй серии. Если в разных трансектах различное среднее обилие, вида или его дисперсия, величина t покажет, что материал не гомогенен.

Большой интерес представляет вопрос о том, как меняется распределение видов в ходе сукцессии. Эти данные могут помочь при выяснении механизма смен и характера взаимоотношения между видами и между ними и средой на различных стадиях. В ряде работ было показано, что в сериальной растительности большинство видов распределено контагиозно, а затем по мере приближения к стабильному состоянию распределение видов становится более равномерным (Whitford, 1949; Greig-Smith, 1952b). Изучая первые стадии заселения обнаженной поверхности, Берне и Стенбери (Barnes a. Stanbury, 1951) нашли, что вначале особи большинства видов распределены случайно, а затем их распределение приближается к распределению Томаса или Неймана. Далее с увеличением обилия видов степень контагиозности повышается. Но авторы ничего не говорят о том, долго ли длится эта стадия. Случайное распределение в самом начале легко понять, учитывая, что семена многих видов легко переносятся на большие расстояния. Такое распределение является результатом совместного действия двух факторов: 1) одинаковой обеспеченности семенами всех участков площади, 2) одинаковых условий для приживания растений в любом участке площади. Далее вокруг первоначально возникших растений появляются дочерние особи, и таким путем распределение вида становится контагиозным. Последующее уменьшение контагиозности связано с разрастанием и постепенным смыканием таких первоначальных очагов заселения.

В недавно вышедшей работе Х. Тагава (Tagawa, 1965) приводит обширные данные по этому вопросу, собранные им на одном из вулканических островов Японии. Он подтверждает точку зрения, что в пионерных сообществах многие виды распределены контагиозно, а затем условия среды выравниваются, что сказывается и на распределении видов. Неравномерность распределения видов уменьшается с увеличением общей сомкнутости сообщества. Но он приходит к выводу, что пропорция видов с регулярным, случайным и контагиозным распределением не может служить критерием стабильности сообщества. Эта пропорция и во вторичных, и в первичных

сообществах меняется непараллельно степени стабильности сообщества. Тагава дает схему изменения характера распределения видов в ходе сукцессии (табл. 18).

Таблица 18 Типы изменения распределений видов в ходе сукцессии (по: Tagawa, 1965)

Тип	Фазы сукцессии		
	увеличение обилия	максимум	уменьшение плотности
I	Контагиозное →		
II	Контагиозное	→ Случайное	
III		→ Регулярное	
IV	Контагиозное	→ Случайное	
V		→ Регулярное	
		→ Контагиозное	

ГЛАВА IV КОРРЕЛЯЦИИ

Растительные сообщества относятся к числу систем, характеризующихся довольно слабой целостностью. Каждая из частей этой системы (ценотические популяции) значительно меньше зависит от других ее частей, чем клетки в организме или особи в популяции друг от друга. Но все же каждый вид в сообществе испытывает влияния со стороны других видов, отдельные группы видов сходно реагируют на изменения факторов среды, что вносит определенную организацию в строение сообществ.

Состояние растительности на каком-либо участке может быть охарактеризовано с помощью большого числа величин. Это прежде всего величины, показывающие количественное участие отдельных видов в сложении фитоценоза (покрытия видов, их численность, вес и т. д.), их распределение по площади, характеристики отдельных факторов среды. Между всеми этими величинами существуют определенные зависимости, о методах изучения которых и пойдет речь в данной главе.

Существует два типа зависимостей.

а. Функциональная зависимость, существо которой заключается в том, что значения какой-либо величины полностью определяются значениями одной или нескольких величин. Так, например, площадь круга есть функция лишь одной величины – диаметра круга. Действительно, $S = \pi R^2$. В то же время площадь треугольника является функцией двух величин – его основания и высоты: $S = \frac{hb}{2}$. Нередко встречаются величины, которые являются функцией многих переменных, что в общем виде записывается так: $y = f(x, z, \dots, u)$.

б. Стохастическая (вероятностная) зависимость, проявляющаяся в том, что при изменении одной величины другая принимает целый ряд случайных значений. Эта зависимость вызывается тем, что имеются общие случайные факторы, влияющие на обе величины (Смирнов, Дунин-Барковский, 1959). Такого рода зависимости исследуются методом корреляций.

В растительном сообществе мы, как правило, встречаемся не с функциональными зависимостями, а со стохастическими (корреляционными). Растительное сообщество – очень сложная статистическая система, каждая популяция в нем находится под контролем всех других популяций и факторов среды, а также под контролем ряда случайных факторов, практически не поддающихся учету.

Зависимости между видами можно изучать на трех различных пространственных уровнях (Bray, 1956):

- 1) на географическом уровне исследуется совместное нахождение видов в одной и той же географической местности и оценивается степень совпадения их географических ареалов;
- 2) на уровне сообществ рассматривается зависимость между видами, определяемая способностью видов входить в одни и те же сообщества и переживать в нем совокупность условий, представляющих результат взаимодействия между сообществом и средой; на этом уровне исследуется в основном степень совпадения экологических амплитуд видов, учетной единицей является пробная площадь, обычно 100 или 400 м², представляющая собой фитоценоз;

3) на межвидовом уровне исследуются взаимоотношения между видами в пределах одного фитоценоза, за учетную единицу здесь принимаются мелкие площадки (например 1 м^2 или 0.25 м^2), конечно, и здесь взаимное распределение видов по площади фитоценоза частично определяется экологией видов, но существенную роль на этом уровне начинают играть и взаимоотношения между видами.

Между вторым и третьим уровнем четкую границу провести довольно трудно, так как, постепенно увеличивая размеры площадок, мы в какой-то момент переходим от межвидового уровня к уровню сообществ. Вообще говоря, граница должна соответствовать размерам площадок, равных площади выявления соответствующих фитоценозов. И хотя не всегда ясно, каковы размеры площади выявления, необходимо помнить о принципиальных различиях между этими двумя уровнями. Чем меньше размеры площадок, тем большую роль в определении корреляций будут играть взаимоотношения между видами.

На межвидовом уровне мы фактически выясняем, входят сравниваемые виды в одну синусию или в разные, приурочены они к одним микроразностям среды или нет. На уровне сообществ мы исследуем, приурочены ли эти виды к одним сообществам, сходны ли их фитоценотические позиции.

С помощью корреляционного анализа мы устанавливаем, как изменяются значения одного признака при изменении другого признака. В том случае, если эта связь действительно имеет место, устанавливается ее форма, а также степень прочности.

Мы можем сравнивать самые различные величины. Так, мы можем находить корреляцию между покрытиями двух видов или между их обилиями, весом и т. п., мы можем найти зависимость между обилием вида и каким-либо фактором среды, а также взаимосвязь между факторами среды. Немалое значение имеет нахождение корреляции между отдельными показателями обилия вида в фитоценозе. Дело в том, что одни показатели, например покрытие и встречаемость, определить быстрее и проще, чем вес или число особей (побегов) на единицу площади. Поэтому целесообразно определять в поле менее трудоемкие показатели, а затем при наличии между ними достаточно тесной связи вычислять при камеральной обработке другие.

Для установления корреляций вовсе не обязательно, чтобы сравниваемые величины были выражены количественно. Можно просто выделить две градации величины: «много» и «мало» или «отсутствует» и «присутствует». Таким путем мы можем, например, оценить связь между пожарами и каким-либо типом леса, деля все исследованные участки по одному признаку на горелые и не горелые, и по другому – на относящиеся к данному типу леса и не относящиеся к нему.

В ряде случаев мы легко можем расположить наши объекты в порядке возрастания или убывания какого-либо признака и получить так называемый ранжированный ряд. Так, например, мы можем расположить серию пробных площадок в ряд по величине урожайности. Место каждой площадки в ряду мы можем определить довольно точно, и иногда бывает нецелесообразно находить корреляцию между величиной урожайности и какой-либо другой величиной из-за большого разброса значений. В этом случае вычисляется так называемая ранговая корреляция.

Таким образом, можно найти зависимость между величинами, выраженными количественно, между величинами, определенными местом в ранжированном ряду, между качественными признаками, а также между качественными и количественными признаками.

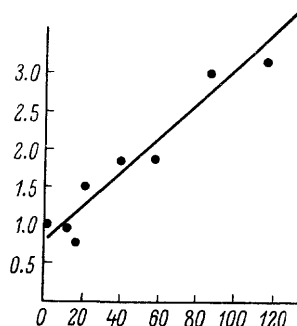
Наиболее простой и наглядный способ изучения зависимостей – составление таблицы, в которой определенные значения одной переменной сопоставляют со средними значениями другой переменной. Для составления такой таблицы значения одной переменной (аргумента) в случае непрерывного варьирования разбиваются на классы и для объектов (площадок), относящихся к каждому классу, находят среднее значение другого признака.

Таблица 19 Зависимость встречаемости *Lithospermum purpureo-coeruleum* от кислотности почвы (по: Zolyomi, 1968)

pH	7.9–7.0	6.9–6.0	5.9–5.0	4.9–4.0
Встречаемость, %	83	63	39	0

Рассмотрим один простой пример. Изучая зависимость между распространением *Lithospermum purpureo-coeruleum* и кислотностью почвы, Зойоми (Zolyomi, 1963) получил следующие данные (табл. 19). При кислотности почвы от 7.9 до 7.0 этот вид встречается в 83% площадок, но среди площадок, имеющих pH от 5.9 до 5.0, он встречается лишь в 39% случаев, а на площадках, имеющих pH 4.9–4.0 – вообще не встречается. К сожалению, Зойоми не указывает число наблюдений в каждом классе кислотности, в связи с чем нельзя определить, насколько достоверны различия во встречаемости. Но разница во встречаемости между крайними классами достаточно велика, с изменением кислотности величина встречаемости меняется вполне закономерно, и этих данных вполне достаточно, чтобы считать *L. purpureo-coeruleum* видом, приуроченным к слабокислым и даже щелочным почвам.

Рис. 8. Зависимость содержания органического вещества в почве от возраста насаждения *Pinus echinata* (по: Billings, 1941).



По оси абсцисс – возраст насаждения, в г; по оси ординат – содержание органического вещества, в % к сухому весу почвы.

Такого рода данные можно представить в виде графика, откладывая на оси абсцисс значения независимой переменной, а на оси ординат – величину зависимой переменной. Так, например, Биллингс (Billings, 1941), изучая связь содержания органического вещества в почве с возрастом насаждений веймутовой сосны, построил график (рис. 8), который ясно показывает, что с увеличением возраста насаждения возрастает содержание органического вещества в горизонте A_1 . В насаждениях 10–15 лет органическое вещество составляет около 1% сухого веса почвы, а к 100–120 годам содержание его увеличивается до 3%. Из графика (рис. 8) видно, что точки не лежат строго на прямой. Это объясняется тем, что на накопление органического вещества в почве влияет не только возраст насаждения, но и какие-то другие факторы, в данном случае не учтенные. На данном графике (рис. 8) зависимость между содержанием органического вещества и возрастом насаждений веймутовой сосны выражается прямой линией, что означает равное увеличение гумуса при равном увеличении возраста. Но в биологии чаще встречаются зависимости такого рода, когда увеличение фактора вызывает увеличение зависимого признака лишь до тех пор, пока фактор не

достигнет определенной величины, а затем дальнейшее увеличение его может вызвать падение величины зависимого признака.

Рис. 9 показывает зависимость удельной площади проективного покрытия подроста ели от освещенности в ельнике-черничнике (Злобин, 1960а). Удельной площадью проективного покрытия Ю. А. Злобин называет отношение проективного покрытия вида к его численности на данной площади. Эта величина может служить критерием жизненности вида. Из рис. 9 видно, что с увеличением освещенности от 0 до 20 000 лк жизненность елового подроста улучшается, но затем, при дальнейшем увеличении освещенности, начинается снижение мощности молодых елей. Следовательно, освещенность в 20 000 лк в этих условиях является наиболее благоприятной для развития подроста ели. В другой работе Ю. А. Злобина (1960б) показан сложный характер зависимости обилия подроста ели от проективного покрытия кукушкина льна. Из рис. 10 видно, что с увеличением покрытия кукушкина льна обилие ели сначала уменьшается, а затем вновь начинает возрастать, не достигая, однако, исходной величины.

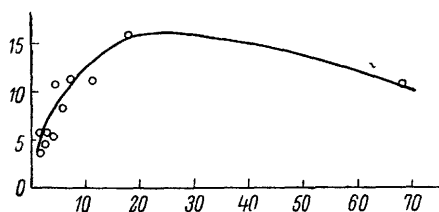


Рис. 9. Зависимость удельной площади проективного обилия подроста ели от освещенности в *Piceetum myrtillosum* (по: Злобин, 1960а).

По оси абсцисс – освещенность, в тыс. лк; по оси ординат – удельное проективное покрытие подроста ели.

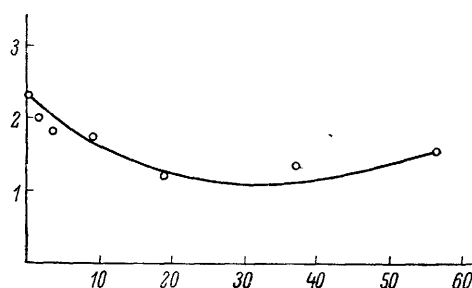


Рис. 10. Зависимость численного обилия подроста ели от проективного покрытия *Polytrichum commune* (по: Злобин, 1960б).

По оси абсцисс – проективное покрытие *Polytrichum commune*, в %; по оси ординат – число особей подроста ели.

Для предварительной оценки зависимости вполне достаточно построить таблицу или график, но в большинстве случаев необходимо идти дальше, так как эти методы не дают возможности объективно судить о характере зависимости. Форма графика сильно зависит от соотношения масштабов осей, в связи с чем мы можем получить для одной и той же зависимости линию, параллельную оси абсцисс, или линию, круто поднимающуюся вверх. Лишь статистическая оценка зависимости может окончательно решить, действительно ли данная зависимость реальна и какова ее форма.

Коэффициент корреляции. Когда оба сравниваемых признака выражены количественно, наиболее общепотребительной мерой тесноты связи между ними является коэффициент корреляции. Коэффициент корреляции вычисляется по формуле

$$r_{xy} = \frac{\sum (x - \bar{x})(y - \bar{y})}{\sqrt{\sum (x - \bar{x})^2 \sum (y - \bar{y})^2}} = \frac{\sum (x - \bar{x})(y - \bar{y})}{N\sigma_x\sigma_y}.$$

В знаменателе формулы N – число наблюдений, т. е. число площадок или каких-то других единиц, у которых измерены оба признака, X и Y . σ_x и σ_y – средние квадратические отклонения этих признаков. В числителе формулы стоит величина $\sum (x - \bar{x})(y - \bar{y})$. Разделив ее на N , мы получаем так называемую ковариацию, т. е. совместную вариацию признаков X и Y . Если два признака в своем варьировании тесно связаны между собой, очевидно, большим отклонением от средней одного признака

будут соответствовать большие отклонения другого признака и величина ковариации будет высокой. Таким образом, она может служить мерой тесноты связи двух величин. Коэффициент корреляции может принимать значения от +1 до -1. При $r > 0$ говорят о положительной корреляции. В этом случае большим значениям одного признака соответствуют большие значения второго признака. При $r < 0$ говорят об отрицательной корреляции. В этом случае большим значением одного признака соответствуют меньшие значения другого признака. При $r = 0$ корреляция отсутствует, в этом случае признаки являются полностью независимыми друг от друга.

Хотя коэффициент корреляции обладает многими положительными свойствами, он не нашел широкого применения в геоботанических работах. Дело в том, что для его использования необходимо нормальное или хотя бы близкое к нормальному распределение обеих сравниваемых переменных. Геоботаников чаще всего интересуют корреляции между отдельными видами или между ними и какими-либо факторами среды. Но, как говорилось выше, распределение большинства видов в сообществах далеко от нормального и пятнистое (контагиозное) распределение можно считать законом (Ashby, 1948). В отношении распределения факторов среды по площади фитоценоза или по ряду фитоценозов одной ассоциации данные почти совершенно отсутствуют, но и в этом случае у нас очень мало оснований предполагать нормальное распределение. Кроме того, для вычисления коэффициента корреляции необходимо разбить амплитуду значений каждого из сравниваемых признаков на достаточно большое число классов (не менее семи), а это условие далеко не всегда можно выполнить на тех материалах, которыми мы обычно располагаем.

Рассмотрим конкретный пример. В лесах в окрестностях ст. Отрадное на Карельском перешейке было сделано 100 описаний, располагавшихся по параллельным трансектам через случайный интервал. На каждой пробной площади было описано 15 квадратов размером 1×1 м. На этих квадратах отмечалось покрытие каждого вида, а затем вычислялось среднее покрытие для пробной площади. Распределение покрытий *Oxalis acetosella* и *Vaccinium myrtillus* приведено в табл. 20.

Таблица 20 Распределение покрытий кислицы и черники в 100 описаниях лесов окрестностей ст. Отрадное

Вид	покрытие													
	0	+	5	1	1	2	2	3	3	4	4	5	5	5
	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		5	1	0	5	0	5	0	5	0	5	0	5	5
<i>Oxalis acetosella</i>	4	27	27	17	9	5	6	0	1	0	3	1	0	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	16	27	13	13	8	7	4	5	3	3	0	0	2	

Мы видим, что оба распределения далеки от нормального, в обоих случаях имеется довольно сильная асимметрия. Попробуем избавиться от нее, изменив шкалу покрытий этих видов таким образом, чтобы сделать распределение более симметричным. В данном случае слишком велики частоты в нижних классах, и малы – в верхних. Чтобы превратить это распределение в симметричное, очевидно, нужно сделать более широкими верхние классы и более узкими нижние классы. Попробуем для этой цели применить трансформацию такого рода: заменим абсолютную величину покрытия квадратным корнем из значения покрытия. Полученные распределения приведены в табл. 21. Для *Oxalis acetosella* мы получили довольно симметричное распределение, но зато распределение *Vaccinium myrtillus* теперь стало явно бимодальным.

Таблица 21 Распределение покрытий черники и кислицы, после трансформации

	Покрытие								
	0	0.1–0.9	1.0–3.9	4.0–8.9	9.0–15.9	16.0–24.9	25.0–35.9	36.0–48.9	49.0–63.9
Средний корень из значений покрытия	0	0.5	1.5	2.5	3.5	4.5	5.5	6.5	7.5
<i>Oxalis acetosella</i>	4	5	15	28	27	10	6	3	2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	16	13	10	13	17	15	9	5	2

Вряд ли его удастся исправить какой-либо другой трансформацией, так как здесь слишком велика частота нулевого класса и ее никаким образом не удастся уменьшить. Но все же и в данном случае распределение частот черники стало более равномерным, поэтому удовлетворимся полученными результатами и будем считать, что эти данные вполне пригодны для вычисления коэффициента корреляции.

Теперь составим таблицу совместного распределения черники и кислицы (табл. 22). Для нахождения коэффициента корреляции прежде всего нужно найти средние квадратические отклонения для каждого распределения, используя для этой цели данные табл. 21.

Таблица 22 Совместное распределение покрытий черники и кислицы

		<i>Oxalis acetosella</i>								
		0	0.5	1.0	2.5	3.5	4.5	0.5	6.5	7.5
Vaccinium myrtillus	7.5	1			1					
	6.5			2	2	1				
	5.5	1	2		4	1	1			
	4.5	1		3	7	2	1	1		
	3.5		1	3	5	6	2			
	2.5			3	2	6	2			
	1.5	1		2			2	2	2	1
	0.5				1	7	2	3		
	0		2	2	6	4			1	1

Применяя обычную методику, находим для кислицы $\sigma=1.58$, а для черники $\sigma=2.11$. Для вычисления коэффициента корреляции мы используем не вышеприведенную основную формулу, а формулу так называемого метода сумм (Каминский, 1960; Плохинский, 1961):

$$r_{xy} = \frac{\sigma_{x+y}^2 - \sigma_x^2 - \sigma_y^2}{2\sigma_x\sigma_y}.$$

Нам остается найти лишь σ_{x+y} , а для этого просуммируем частоты по диагоналям слева направо и вверх в табл. 22. Получаем:

$$f(x+y) \dots 2, 3, 6, 7, 12, 8, 22, 19, 12, 5, 4. \sum f(x+y) = 100 = N.$$

$$f(x+y)' \dots 2, 5, 11, 18, 30, 38, 60, 79, 91, 96, 100. \sum f(x+y)' = 530.$$

$$f(y+y)'' \dots 2, 7, 18, 36, 66, 104, 164, 243, 334, 430, 530. \sum f(x+y)'' = 1934.$$

Члены второй и третьей строчек мы получаем, суммируя все числа предыдущей строки, стоящие выше и слева от данного числа:

$$\sigma_{x+y} = \frac{2 \sum f(x+y)''}{N} - \frac{\sum f(x+y)'}{N} - \left[\frac{\sum f(x+y)'}{N} \right]^2 = 5.40.$$

Отсюда

$$r_{xy} = \frac{5,40 - 2,52 - 4,45}{2 \cdot 1,59 \cdot 2,11} = \frac{-1,57}{6,72} = -0,23.$$

Таким образом, мы нашли, что между кислицей и черникой существует довольно слабая отрицательная корреляция. Теперь остается лишь оценить, насколько достоверна найденная нами зависимость, т. е. существенно ли отличается найденный коэффициент корреляции от нуля. Ошибка коэффициента корреляции находится по формуле

$$m_r = \frac{1 - r^2}{\sqrt{N}}.$$

В данном случае $m_r = \frac{1 - 0,23^2}{\sqrt{100}} = 0,095$. Критерий достоверности коэффициента корреляции

$$t = \frac{r}{m_r} = \frac{0,23}{0,095} = 2,42.$$

Отсюда по таблице t находим, что найденное нами значение r отличается от нуля с вероятностью, более 95%. Следовательно, связь между покрытиями черники и кислицы действительно существует.

Этот метод оценки достоверности коэффициентов корреляции недостаточно точен, особенно при больших значениях r . Поэтому Р. Фишером было предложено находить величину

$$z = \frac{1}{2} \log_e \frac{1+r}{1-r}.$$

Эту величину можно найти по таблицам, которые есть во многих сводках по математической статистике, нужно знать лишь значение r . Ошибка z

$$s_z = \frac{1}{\sqrt{n-3}}.$$

Для найденного нами коэффициента корреляции ($r=-0,23$) $z=0,2342$ и $s_z=0,1015$. Проверка существенности проводится также с помощью критерия t . В данном случае

$$t = \frac{0,2342}{0,1015} = 2,307,$$

что приводит к тому же выводу, что и оценка r с помощью t .

Коэффициент корреляции пригоден для оценки тесноты связи лишь в случае прямолинейных зависимостей между переменными. Прямолинейная зависимость характеризуется тем, что равным изменениям первого признака соответствуют равные изменения второго. На графике такая зависимость выражается прямой линией (рис. 8). Криволинейная связь между признаками – такая связь, при которой равномерным изменениям первого признака соответствуют неравномерные изменения второго, причем эта неравномерность имеет закономерный характер (Плохинский, 1961).

Если связь между признаками нелинейная, коэффициент корреляции может быть близок к нулю и при довольно тесной связи. Нелинейные зависимости между переменными исследуются с помощью корреляционного отношения. Оно вычисляется по формуле

$$\eta_{xy} = \frac{\sigma_{mx}}{\sigma_x},$$

где σ_{mx} – среднее квадратическое отклонение средних значений признака X , соответствующих каждому значению признака Y .

Для нахождения корреляционного отношения черники к кислице находим среднее покрытие черники в каждой группе описаний с одинаковым покрытием кислицы (табл. 23). Затем определяем отклонения средних от общего среднего покрытия черники (2.82) и возводим эти отклонения в квадрат, умножаем на соответственные численности классов и результаты суммируем. Эта сумма делится на число описаний

$$\sigma_{mx}^2 = \frac{84.37}{100} = 0.844.$$

Таблица 23 Вычисление корреляционного отношения покрытия черники к покрытию кислицы

Покрытие кислицы	Среднее покрытие черники	Отклонение от среднего покрытия черники	Квадрат отклонения	Численность класса	Взвешенный квадрат отклонения
0	4.75	1.93	3.725	1	14.90
0.5	2.90	0.08	0.006	5	0.03
1.5	3.17	0.35	0.112	15	18.30
2.5	3.50	0.68	0.462	28	12.90
3.5	2.24	-0.58	0.336	27	9.08
4.5	2.60	-0.22	0.484	10	4.84
5.5	1.50	-1.32	1.742	6	10.90
6.5	1.00	-1.82	3.312	3	9.93
7.5	1.50	-1.32	1.742	2	3.49

Остается извлечь из этой величины квадратный корень и разделить σ_{mx} на σ_x . Среднее квадратическое отклонение черники мы нашли при вычислении коэффициента корреляции. $\sigma_x=2.11$. Отсюда

$$r_{xy} = \frac{0.918}{2.11} = 0.44.$$

В отличие от коэффициента корреляции корреляционное отношение не имеет знака и принимает значения от нуля до единицы. Чем больше σ_{mx} , тем больше корреляционное отношение, а величина σ_{mx} определяется тем, насколько сильно изменяется покрытие одного вида при изменении покрытия другого. Если бы эти виды не были связаны, при любом покрытии кислицы покрытие черники было бы одинаковым и σ_{mx} равнялось нулю. Кроме того, корреляционное отношение X к Y в принципе не равно корреляционному отношению Y к X . В данном случае корреляционное отношение покрытия кислицы к покрытию черники равно 0.46.

Разница между корреляционным отношением и коэффициентом корреляции показывает степень криволинейности зависимости. Для того чтобы оценить, существенна ли разница между коэффициентом корреляции и корреляционным отношением, можно использовать критерий t :

$$t = \frac{\eta^2 - r^2}{m_k}.$$

Здесь m_k – ошибка разности между η и r ,

$$m_k = \frac{2\sqrt{k - k^2(2 - \eta^2 - r^2)}}{\sqrt{n}},$$

где $k = \eta^2 - r^2$.

Для рассматриваемого нами примера $r=-0.23$ и $\eta=0.44$. Отсюда $k=0.194-0.053=0.141$ и

$$m_k = \frac{2\sqrt{0.141 - 0.02(2 - 0.194 - 0.053)}}{\sqrt{100}} = 0.065,$$

$$t = \frac{0.141}{0.065} = 2.17.$$

Мы получаем $t > 2.0$, что дает нам возможность считать существенной разницу между η и r . Это значит, что найденная нами зависимость действительно имеет криволинейный характер.

Более строго криволинейность связи (существенность разницы между η и r) оценивается с помощью величины z . В данном случае

$$z = \frac{1}{2} \log_e \frac{\eta^2 - r^2}{1 - \eta^2} \frac{N - p}{p - 2},$$

где N – общее число наблюдений, а p – число классов. Для нашего примера при $\eta=0.44$ и $r=-0.23$ z равно 1.56. Достоверность разницы r и η оценивается по таблицам z (Юл и Кендэл, 1960). В данном случае величина z превышает 1%-й доверительный уровень и криволинейность связи не вызывает сомнений.

Ранговая корреляция. Для установления и вычисления корреляции вовсе не обязательно, чтобы признаки были измерены количественно. Для этой цели можно также использовать любые балловые оценки, в том числе и оценки обилия по Друде, так широко распространенные в геоботанике. Для вычисления ранговой корреляции достаточно выразить значения признака в баллах и расположить их в ряд от наибольшего к наименьшему (или наоборот). В качестве примера рассмотрим корреляцию между обилием *Helictotrichon desertorum* и *Stipa rubens* в 22 описаниях группы ассоциаций разнотравно-овсецово-красноковыльных степей Северного Казахстана (Исаченко и Рачковская, 1961). Обилие по Друде этих видов приведено в табл. 24.

Метод ранговой корреляции заключается в том, что устанавливается соответствие между ранжированными рядами обоих признаков. Предположим, что мы имеем n описаний, расположенных по обилию первого вида от наименьшего обилия к наибольшему. Обозначим место в ряду каждого описания (его ранг) через x_i ($i=1, 2, 3, \dots, n$). Аналогично место описания в ряду, ранжированном по обилию второго вида, обозначим через y_i ($i=1, 2, 3, \dots, n$). Если между этими двумя видами имеется полная положительная корреляция, то очевидно, что расположение описаний по обилиям каждого вида совпадает, так как в описании, где мало обилие первого вида будет мало обилие и второго вида, и наоборот, там, где обилие первого вида велико, и второй вид будет иметь высокое обилие. Поэтому за меру тесноты соответствия между видами можно взять разницу в рангах для каждого описания d . Но так как сумма разниц в любом случае будет равна нулю, так же как при вычислении среднего квадратического отклонения, берут квадраты этих разниц.

Таблица 24 Обилие *Helictotrichon desertorum* и *Stipa rubens* в разнотравно-овсецово-красноковыльных степях (по: Исаченко и Рачковская, 1961)

Вид	№ описания										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Helictotrichon desertorum</i>	sp-cop ₁	cop ₁	sp-cop ₁	cop ₁	sp	sp	sp	sp	cop ₁	sp-cop ₁	sol-sp
<i>Stipa rubens</i>	cop ₂	cop ₂	cop ₂	cop ₁	cop ₁	cop ₂	cop ₁	cop ₂	cop ₂	cop ₂₋₃	sp

Таблица 24 (продолжение)

Вид	№ описания										
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Helictotrichon desertorum</i>	sp	sp	sp	sp	sp	sp-cop ₁	cop ₁	cop ₂	sp-cop ₁	sp	cop ₁ -sp
<i>Stipa rubens</i>	cop ₂	sp-cop ₁	cop ₂	cop ₂	cop ₂	cop ₂	cop ₁	cop ₂	cop ₁	cop ₁	cop ₂

Таблица 25 Ранги обилия *Helictotrichon desertorum* и *Stipa rubens* в разнотравно-овсецово-красноковильных степях

Вид	№ описания										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Helictotrichon desertorum</i>	14.0	19.5	14.0	19.5	6.5	6.5	6.5	6.5	19.5	14.0	1.0
<i>Stipa rubens</i>	15.5	15.5	15.5	7.0	7.0	15.5	7.0	15.5	15.5	22.0	1.0

Таблица 25 (продолжение)

Вид	№ описания										
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Helictotrichon desertorum</i>	6.5	6.5	6.5	6.5	6.5	14.0	19.5	22.0	14.0	6.5	17.0
<i>Stipa rubens</i>	15.5	2.0	15.5	15.5	15.5	7.0	7.0	15.5	7.0	7.0	15.5

Существует несколько коэффициентов ранговой корреляции. Один из них – коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Юл и Кендэл, 1960; Снедекор, 1961):

$$\rho = 1 - \frac{6 \sum d^2}{n^3 - n},$$

где n – число площадок.

Прежде всего нам необходимо построить ранжированные ряды по каждому признаку (обилию вида), т. е. приписать определенный порядковый номер каждому описанию по обилию первого и второго видов. Для *Helictotrichon desertorum* ясно, что первое место (ранг 1) получит описание 11, так как там обилие овсеца наименьшее (sol-sp) и других описаний с таким обилием его нет. Но далее оказывается, что с обилием *Helictotrichon desertorum* равным sp, имеется 10 описаний, следовательно, они делят по обилию этого вида 2–11-е места. Припишем каждому из них средний ранг, т. е. $(2+11)/2=6.5$. Таким же путем поступим и в остальных случаях.

Таким же способом находим ранг каждого описания по обилию *Stipa rubens*. Результаты этой обработки приведены в табл. 25.

В том случае, когда один и тот же балл встречается в ряду несколько раз и нам приходится находить средний ранг для нескольких описаний, пользоваться вышеприведенной формулой нельзя. Формула для объединенных баллов выглядит несколько сложнее (Юл и Кендэл, 1960):

$$\rho = \frac{\frac{n^3 - n}{6} - (T_x - T_y) - \sum d^2}{\sqrt{\left(\frac{n^3 - n}{6} - 2T_x\right)\left(\frac{n^3 - n}{6} - 2T_y\right)}},$$

где $\sum d^2$ – сумма квадратов разниц в рангах для каждого описания, n – число описаний, а T_x и T_y – поправки, являющиеся следствием объединения некоторых рангов.

$$T_x = \sum_{i=1}^l \frac{t_i^3 - t_i}{12},$$

где $i=1, 2, \dots, l$ – номер балла, а t – число объединяемых описаний по каждому баллу, или частота каждого балла. Для *Helictotrichon desertorum*

$$T_x = \frac{990}{12} + \frac{120}{12} + \frac{60}{12} = 97.5,$$

так как балл sp у нас встретился 10 раз, балл $sp-cop1$ – пять раз, а балл $cop1$ – четыре раза. Остальные баллы были встречены по одному разу, в связи с чем их доля в величине T_x равна нулю, так как $(13-1)/12=0$. Таким путем находим поправку и для *Stipa rubens*.

$$T_y = \frac{336}{12} + \frac{1716}{12} = 171.$$

После этого остается найти лишь $\sum d^2$, для чего из табл. 25 находим разницу баллов для каждого описания, возводим ее в квадрат, суммируем:

$$\sum d^2 = (14 - 15.5)^2 + (19.5 - 15.5)^2 + (14 - 15.5)^2 + \dots + (17 - 15.5)^2 = 1061.5$$

и отсюда

$$\rho = \frac{\frac{22 \cdot 483}{6} - (268.5) - 1061.5}{\sqrt{\left(\frac{22 \cdot 483}{6} - 195\right)\left(\frac{22 \cdot 483}{6} - 342\right)}} = \frac{445}{39.8 \cdot 37.9} = +0.295.$$

Юл и Кендэл дают формулу, по которой можно найти, существенно ли отличается от нуля найденное значение ρ , т. е. достоверна ли найденная нами зависимость

$$t = \rho \sqrt{\frac{n-2}{1-\rho^2}}.$$

В нашем примере $t=1.38$. Вероятность такой величины t в случае полной взаимонезависимости признаков находим по таблице t с числом степеней свободы, равным $n-2=20$. В данном случае эта вероятность значительно больше 5%, и мы приходим к выводу, что найденная нами корреляция недостоверна.

Таблица 26 Общая форма таблицы 2×2 для анализа сопряженности видов

		1-й вид		
		+	-	
2-й вид	+	a	b	(a+b)
	-	c	d	(c+d)
		(a+c)	(b-d)	N

Ранговую корреляцию следует использовать в основном для предварительной ориентировки в материале, особенно в тех случаях, когда мы имеем лишь сравнительно неполный материал, а обилие видов выражено по Друде.

С о п р я ж е н н о с т и (корреляции при качественных признаках). Когда для обоих сравниваемых признаков мы отмечаем лишь их наличие или отсутствие, говорят не о корреляции признаков, а об их сопряженности (assotiation). Геоботаникам значительно чаще приходится иметь дело именно с сопряженностями, так как большинство видов в сообществах имеют довольно малое обилие и вычислять коэффициенты корреляции между ними нерационально.

Для анализа сопряженности признаков обычно используются так называемые таблицы 2×2 (табл. 26). Числа, стоящие в клетках этой таблицы, показывают, сколько раз встретилась та или иная комбинация признаков. Если мы будем исследовать сопряженность между двумя видами по их встречаемости; то a – число площадок, на которых встречаются вместе 1-й и 2-й вид, b – число площадок, на которых встречается только 2-й вид, c – число площадок, на которых встречается только 1-й вид, d – число площадок, на которых отсутствуют оба вида, $(a+b)$ – общее число площадок, на

которых встречается 2-й вид, $(a+c)$ – общее число площадок, на которых встречается 1-й вид, N – общее число площадок.

Очевидно, что справедливы равенства

$$\begin{aligned} a+b+c+d &= N, \\ (a+c)+(b+d) &= N, \\ (a+b)+(c+d) &= N. \end{aligned}$$

Прежде всего нам нужно определить, что мы будем понимать под отсутствием сопряженности, т. е. случаем независимого распределения.

Мы можем считать, что наличие одного из видов на площадке не отражается на вероятности найти там другой вид, если доля площадок, содержащих 1-й вид, одинакова среди площадок со 2-м видом, среди площадок без 2-го вида и среди всех площадок. Это значит, что должна выполняться следующая пропорциональность:

$$\frac{a}{(a+b)} = \frac{c}{(c+d)} = \frac{(a+c)}{N}.$$

Из этой пропорции мы можем найти ожидаемое число площадок, на которых встречаются оба вида, при условии их независимого распределения

$$a' = \frac{(a+b)(a+c)}{N}.$$

Таблица сопряженности *Trollius europaeus* и *Rhinanthus minor* (числа в скобках – ожидаемые частоты)

		<i>Rhinanthus minor</i>		
		+	-	
<i>Trollius europaeus</i>	+	8 (16)	31 (23)	39
	-	140 (132)	181 (189)	321
		148	212	360

Аналогично можно найти ожидаемые частоты и для других клеток таблицы. Обычно для этого нет необходимости составлять пропорции. Существует простое правило, гласящее, что ожидаемая частота какой-либо клетки таблицы 2×2 равна произведению краевых сумм той строки и того столбца, на пересечении которых находится клетка, деленному на общее число площадок. По этому правилу

$$\begin{aligned} b' &= \frac{(a+b)(b+d)}{N}, \\ c' &= \frac{(a+c)(c+d)}{N} \\ \text{и } d' &= \frac{(b+d)(c+d)}{N}. \end{aligned}$$

После того как мы нашли ожидаемые частоты для каждой клетки, мы фактически имеем два распределения частот – эмпирическое и теоретическое. Для того чтобы оценить, насколько сильно они отличаются, можно использовать метод χ^2 .

Рассмотрим конкретный пример. В табл. 27 приведено совместное распределение по встречаемости *Trollius europaeus* и *Rhinanthus minor*. Для клетки a (число площадок, где встречаются оба вида) ожидаемая частота, или, как ее часто называют, математическое ожидание

$$a' = \frac{39 \cdot 148}{360} = 16.$$

Точно так же для клетки b

$$b' = \frac{39 \cdot 212}{360} = 23.$$

И для остальных двух клеток

$$c' = \frac{148 \cdot 321}{360} = 132 \text{ и } d' = \frac{212 \cdot 321}{360} = 189.$$

Можно убедиться, что $a'+b'=(a+b)$, $a'+c'=(a+c)$ и т. д. Действительно, мы строим теоретическое распределение частот, исходя из предположения, что встречаемость обоих видов не меняется. А раз эти равенства имеют место, нет необходимости вычислять ожидаемые частоты всех клеток по приведенным выше формулам. Достаточно найти одну ожидаемую частоту, и тогда все остальные находят из численности соответствующих краевых сумм. Положим, мы уже нашли $a'=16$, тогда

$$b'=(a+b) - a'=39 - 16=23, c'=(a+c) - a'=148 - 16=132, d'=(b+d) - b'=212 - 23=189.$$

Это ясно показывает, что таблица 2×2 имеет только одну степень свободы, т. е., зная численность одной клетки, мы можем вычислить значения численности всех остальных.

После вычисления ожидаемых частот мы можем найти χ^2 обычным путем:

$$\chi^2 = \frac{(8-16)^2}{16} + \frac{(31-23)^2}{23} + \frac{(140-132)^2}{132} + \frac{(181-189)^2}{189} = 7.61.$$

Полученное значение χ^2 превышает и 5%-й, и 1%-й доверительные уровни, а потому мы можем считать, что распределение этих двух видов не независимо друг от друга. Так как $a < a'$, следует считать сопряженность между этими видами отрицательной. Они встречаются реже вместе» чем ожидается по условиям независимого распределения.

Для таблиц 2×2 существует особая формула вычисления χ^2 :

$$\chi^2 = \frac{(ad - bc)^2 N}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)} \cdot$$

Оба метода вычисления χ^2 совершенно равноправны, выбор того или иного определяется удобством вычисления. Без вычислительной техники легче находить χ^2 обычным путем.

После того как мы установили, что между видами действительно существует сопряженность, можно переходить к вычислению коэффициентов сопряженности. Оценка существенности сопряженности производится независимо от вычисления самих коэффициентов. Это дает большие преимущества, так как мы можем не вычислять все несущественные коэффициенты сопряженности, заранее выяснив, что они не отличаются значимо от нуля, что дает возможность сильно сократить объем вычислений.

Для ряда коэффициентов сопряженностей имеются формулы, по которым можно найти их ошибку. Но ими стоит пользоваться лишь при сравнении коэффициентов между собой.

Иногда коэффициенты сопряженностей вообще не вычисляют, ограничиваясь оценкой существенности сопряженности методом χ^2 . Иногда такая обработка может быть достаточной, но для более глубокого анализа связи необходимо вычисление коэффициентов сопряженности.

Существует довольно много коэффициентов, выражающих количественно сопряженность. Они отражают различные стороны явления сопряженности.

1. Коэффициент Форбеса (Forbes, 1925)

$$F = \frac{aN}{(a+b)(a+c)}$$

показывает отношение числа площадок, на которых встречаются оба вида вместе, к математическому ожиданию этого числа площадок. Очевидно, что в случае независимого распределения $F=1$. В случае полной отрицательной сопряженности $F=0$, так как $a=0$. Но данный коэффициент не имеет фиксированной верхней границы, и в этом его большой недостаток. Им фактически пользовался Н. Я. Кац (1943), используя другую систему обозначений, отметивший, что он сильно зависит от встречаемости видов, а это также является существенным недостатком. Чем меньше встречаемость видов, тем большие значения он может принимать.

2. Другим коэффициентом сопряженности является так называемый редуцированный коэффициент корреляции, получающийся, когда число классов в корреляционной решетке уменьшается до двух:

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}}$$

Эта формула впервые была выведена К. Пирсоном (цит. по: Cole, 1949), а затем переоткрывалась рядом исследователей. Ее можно записать в более простой форме:

$$r = \sqrt{\frac{\chi^2}{N}}$$

Таким образом, мы видим, что этот коэффициент определяется величиной χ^2 . Очень существенным его недостатком является то, что он не может показывать в большинстве случаев ни совершенно положительной, ни совершенно отрицательной сопряженности. Для того чтобы этот коэффициент мог дать значения ± 1 , нужно, чтобы $(a+b)=(a+c)$. Это условие означает, что встречаемость у обоих сравниваемых видов должна быть одинаковой. При обработке материалов мы чаще всего будем иметь дело с видами, которые имеют разную встречаемость, и чем больше разница в числе квадратов, на которых встречаются сравниваемые виды, тем меньше будет предельное значение, которого может достичь этот коэффициент сопряженности. При исследовании сопряженностей для нас важнее не абсолютная величина коэффициента, а представление о том, насколько сопряженность близка к максимуму. Этому данный коэффициент не дает. К тому же фактически он показывает, достоверность зависимости, а не ее тесноту.

3. Коэффициент Юла

$$Q = \frac{ad - bc}{ad + bc}$$

в отличие от предыдущих имеет фиксированную верхнюю и нижнюю границы, т. е. он может принимать значение от -1 до $+1$ и предельные значения могут быть достигнуты при любом соотношении встречаемостей видов. Коэффициент Юла несколько занижает отрицательные связи и завышает положительные. Он сравнительно мало пригоден для измерения сопряженностей между видами, так как в нем число площадок, на которых встречаются оба вида (a), в какой-то степени равносильно числу площадок, на которых не встречаются оба вида (d). Но он удобен для сравнения признаков одного объекта (Cole, 1949).

Э. Михаел (Michael, 1920) приводит случаи, когда коэффициент Юла дает $+1$, но экологический смысл может быть очень разным:

1	0	и	500	0
998	1		0	500

В первом случае нельзя сказать о какой-либо реальной сопряженности, тогда как во втором случае имеется явная положительная сопряженность. Второй пример

$$\begin{array}{cccc} 998 & 1 & 0 & 500 \\ 1 & 0 & 500 & 0 \end{array} \text{ и}$$

дает коэффициент Юла, равный -1 , но в первом случае связь явно недостоверная.

Недавно близкий по смыслу коэффициент сопряженности был предложен К. Тарвидом (Tarwid, 1960).

Во всех этих индексах за случаи полной положительной сопряженности принимается такая ситуация, когда оба вида встречаются всегда вместе и только вместе, что возможно лишь тогда, когда оба вида имеют одинаковую встречаемость. Такой подход более правомочен, когда мы сравниваем два признака одного объекта. Положим, мы сравниваем опушенность чашечки цветка и опушенность листьев. Тогда у нас есть все основания считать, что существует полная положительная сопряженность лишь в том случае, когда имеется лишь два класса растений – с опушенными листьями и чашечкой и с неопушенными листьями и чашечкой, т. е. не встречается растений, у которых опушены либо одни листья, либо одна чашечка.

Несколько иначе нужно ставить вопрос, когда мы изучаем сопряженность видов. Чаще всего нам придется иметь дело с парами видов, которые имеют неодинаковую встречаемость, т. е. найдены не в равном числе квадратов. В таком случае достаточно, что менее частый вид всегда встречается на площадках, где присутствует более обильный вид. Большее число площадок с совместной встречаемостью эти виды просто не в состоянии дать.

4. Коэффициент Коула. Именно из таких посылок исходил Л. С. Коул (Cole, 1949) при разработке коэффициента межвидовой сопряженности (index of interspecific association). Коул рассуждал следующим образом: математическое ожидание числа совместных встреч двух видов при условии их независимого распределения равно

$$\frac{(a+b)(a+c)}{N},$$

и, так как действительно найденное число площадок, на которых встречаются вместе оба вида, равно a , отклонение от этой величины равно

$$a - \frac{(a+b)(a+c)}{N} = \frac{ad-bc}{N}.$$

Затем это отклонение выражается как часть максимально возможного отклонения. Если встречаемость второго вида меньше встречаемости первого вида, то $(a+b) < (a+c)$ и в этом случае максимально возможное число совместных встреч равно встречаемости второго вида, т. е. $(a+b)$.

Отсюда максимально возможное отклонение равно

$$(a+b) - \frac{(a+b)(a+c)}{N} = \frac{(a+b)(b+d)}{N}.$$

Разделив реально найденное отклонение на максимально возможное, получим

$$C = \frac{ad-bc}{(a+b)(b+d)}.$$

Эта формула применима лишь в случае положительной сопряженности, т. е. при $ad > bc$. В случае отрицательной сопряженности формула Коула записывается таким образом:

1) при $a \leq d$

$$C = \frac{ab - bc}{(a + b)(a + c)};$$

2) при $a > d$

$$C = \frac{ad - bc}{(b + d)(c + d)}.$$

Таким образом, при любом соотношении встречаемостей коэффициент Коула может показать как полную положительную, так и полную отрицательную сопряженность.

Коул приводит также формулы ошибок своего коэффициента, которые можно использовать для сравнения коэффициентов друг с другом:

1) при положительной сопряженности и $(a+b) \leq (a+c)$

$$\sigma_c = \sqrt{\frac{(a + c)(c + d)}{N(a + b)(b + d)}};$$

2) при отрицательной сопряженности и $a \leq d$

$$\sigma_c = \sqrt{\frac{(b + d)(c + d)}{N(a + b)(a + c)}};$$

3) при отрицательной сопряженности и $a > d$

$$\sigma_c = \sqrt{\frac{(a + b)(a + c)}{N(b + d)(c + d)}}.$$

Таблица 28 Сопряженность между *Luzula multiflora* и *Leucanthemum vulgare*

		<i>Luzula multiflora</i>		
		+	-	
<i>Leucanthemum vulgare</i>	+	66 (43)	54 (77)	120
	-	114 (137)	266 (243)	380
		180	320	500

Однако некоторые экологи считают коэффициент Коула неудобной мерой межвидовой сопряженности, так как он придает меньший вес варьированию c (встречаемости более обильного вида в отсутствие менее обильного), чем варьированию b . Кроме того, когда b или c равно нулю, варьирование другого члена никак не отражается на коэффициенте сопряженности. Эти экологи считают коэффициент r более удобной мерой взаимосвязи видов (Nash, 1950).

Рассмотрим в качестве примера сопряженность между *Luzula multiflora* и *Leucanthemum vulgare* на суходольном лугу (табл. 28). Найдем коэффициент Форбеса

$$F = \frac{66 \cdot 500}{120 \cdot 180} = \frac{66}{43} = 1.54.$$

Коэффициент Юла

$$Q = \frac{66 \cdot 266 - 54 \cdot 114}{66 \cdot 266 + 54 \cdot 114} = \frac{11400}{23712} = +0.48,$$

а редуцированный коэффициент корреляции

$$r = \frac{66 \cdot 266 - 54 \cdot 114}{\sqrt{185 \cdot 320 \cdot 380 \cdot 120}} = +0.22.$$

Максимально возможная положительная сопряженность при данной встречаемости видов будет проявляться в том случае, когда $a=120$, т. е. *Leucanthemum vulgare* будет встречаться только на тех площадках, где есть *Luzula multiflora*. Так как встречаемость *Luzula multiflora* больше, на 60 площадках будет встречаться только она одна. В этом случае

$$r = \frac{120 \cdot 320 - 0 \cdot 60}{\sqrt{180 \cdot 320 \cdot 380 \cdot 120}} = +0.74.$$

Таким образом, при данных встречаемостях этих двух видов редуцированный коэффициент корреляции не может быть больше 0.74. В том случае, когда эти виды не будут встречаться вместе ни на одной площадке, т. е. $a=0$,

$$r = \frac{0 \cdot 200 - 180 \cdot 120}{\sqrt{180 \cdot 320 \cdot 380 \cdot 120}} = -0.42.$$

Отсюда видно, что нижняя граница этого коэффициента в данном случае равна -0.42 .

Коэффициент Коула для данной пары видов

$$C = \frac{66 \cdot 266 - 54 \cdot 114}{120 \cdot 320} = +0.30.$$

5. Интересный индекс межвидовой сопряженности был разработан М. Морисита (Morisita, 1959b). Вначале вычисляется величина

$$R'_\delta = \frac{2}{(\delta_x + \delta_y)} \left(\frac{\sum_{i=1}^q n_{xi}n_{yi}}{N_x N_y} - \frac{1}{q} \right),$$

где q – число площадок ($i=1, 2, \dots, q$), n_{xi} и n_{yi} – число особей видов X и Y на i -той площадке, N_x и N_y – общее число особей видов X и Y на всех площадках.

$$\delta_x = \frac{\sum n_{xi} (n_{xi} - 1)}{N_x (N_x - 1)}, \quad \delta_y = \frac{\sum n_{yi} (n_{yi} - 1)}{N_y (N_y - 1)}.$$

Если $R'_\delta > 0$, индекс межвидовой сопряженности $R' = R_\delta$. Если $R'_\delta < 0$,

$$R_\delta = \frac{q \sum n_{xi} n_{yi}}{N_x N_y} - 1.$$

Этот индекс измеряет связь между X и Y независимо от характера распределений обоих видов, он также очень мало изменяется с увеличением размера квадрата.

6. В ряде случаев удобно иметь индекс, который принимал бы разные значения в зависимости от того, какой из сравниваемых видов взять за основу. Л. Дайс (Dice, 1945) предложил довольно простой индекс такого рода:

$$B/A = \frac{a}{(a+b)} \quad \text{и} \quad A/B = \frac{a}{(a+c)}.$$

Здесь использованы стандартные обозначения таблицы 2×2 . А.А. Уранов (1935) дал подробную классификацию основных форм корреляционных зависимостей между видами в сообществе:

- 1) отрицательная – увеличение обилия одного вида сопровождается уменьшением обилия другого вида;
- 2) положительная – с увеличением обилия одного вида увеличивается обилие и другого;

- 3) двузначная – при малых обилиях виды сопряжены положительно, а при больших – отрицательно. Уранов считает эту форму связи наиболее общей;
- 4) безразличная – изменение обилия одного вида не сопровождается изменениями обилия другого;
- 5) сложная – связь между видами выражается U-образной кривой.

При вычислении сопряженностей по любой формуле число квадратов, в которых оба вида не встречаются (d), оказывает большое влияние на коэффициент сопряженности. Поэтому предпринимались попытки построить такой коэффициент, который не включал бы этой величины. Особенно важно такое построение коэффициента сопряженности при изучении сопряженностей на уровне сообществ. Один из таких коэффициентов строит Фагер (Fager, 1957). Обозначим через n_A число площадок, на которых встречается вид A , а n_B – число площадок, на которых встречается вид B , тогда число площадок, на которых встречаются вместе оба вида, при условии независимого распределения,

$$I = \frac{n_A n_B}{n_A + n_B}.$$

Если фактически найденное число совместных встреч больше величины I (математического ожидания), мы говорим о положительной сопряженности, а если меньше – об отрицательной. Для оценки того, существенно или нет отличаются математическое ожидание и фактически найденное число совместных встреч, используется величина

$$t = \left[\frac{(n_A + n_B)(2I - 1)}{2n_A n_B} - 1 \right] \sqrt{n_A + n_B - 1}.$$

Работа с этой формулой особенно удобна при очень большой и очень малой встречаемости видов.

Индекс амплитудного соответствия Р. Брея (Bray, 1956)

$$C = \frac{2S_j}{S_a + S_b},$$

где S_j – число площадок, на которых встречаются оба вида вместе, а S_a и S_b – число площадок с видами A и B соответственно, также дает возможность избавиться от влияния числа пустых площадок, но Брей не привел критериев существенности для своего индекса. Эта формула полностью соответствует предложенной Л. Дайс (Dice, 1945).

Р. Брей (Bray, 1956) и М. Морисита (Morisita, 1959b) делят все индексы сопряженности на две группы: 1) индексы перекрывания (index of interspecific overlapping) и 2) коэффициенты межвидовой сопряженности (index of interspecific correlation). Вычисление первых основывается лишь на тех площадках, где встречается хотя бы один из сравниваемых видов, при вычислении вторых рассматриваются все площадки.

К первой группе, кроме индекса амплитудного соответствия Брея и коэффициента Фагера, можно отнести еще коэффициент И. Иверсена (Iversen, 1954), который в обычных символах таблицы 2×2 записывается так:

$$K = \frac{a \cdot 100\%}{(a + b) + (a + c) - a}.$$

Морисита (Morisita, 1959b) предлагает более сложный показатель перекрытия экологических амплитуд видов на каждой площадке:

$$C_{\delta} = \frac{2 \sum_{i=1}^q n_{xi} n_{yi}}{(\delta_x + \delta_y) N_x N_y},$$

где

$$\delta_x = \frac{\sum n_{xi} (n_{xi} - 1)}{N_x (N_x - 1)}, \quad \text{а} \quad \delta_y = \frac{\sum n_{yi} (n_{yi} - 1)}{N_y (N_y - 1)}.$$

В этих формулах q – общее количество площадок ($i=1, 2, \dots, q$), n_{xi} и n_{yi} – число особей видов X и Y в i -той площадке, а N_x и N_y общее число особей вида X и Y . $C_{\delta}=1$, когда отношения численности видов X и Y не отличаются на всех площадках, и $C_{\delta}=0$, когда оба вида не встречаются вместе.

В большинстве случаев выборка охватывает не всю экологическую амплитуду вида, что, естественно, отражается на величине коэффициентов.

При исследовании межвидовой сопряженности не обязательно делить каждый вид лишь на два класса, можно вычислять сопряженность и при большем числе классов. Рассмотрим таблицу сопряженности, в которой покрытие каждого вида разделено на три класса (табл. 29).

Таблица 29 Сопряженность между *Anthoxanthum odoratum* и *Rhinanthus minor*

		<i>Anthoxanthum odoratum</i>			
		50–10	5–+	0	
<i>Rhinanthus minor</i>	10–50	48 (35.5)	109 (97)	19 (43.3)	176
	+–5	47 (49.7)	141 (136)	58 (60.5)	246
	0	6 (15.8)	26 (42.2)	46 (19.2)	78
		101	276	123	500

позволяет нам оперировать с любым числом классов. Для получения коэффициента по этой формуле нам нужно лишь найти χ^2 , для чего найдем математические ожидания каждой клетки табл. 29. Они находятся таким же путем, как и в таблице 2×2 , т. е. перемножаются краевые суммы строки и столбца, на пересечении которых находится клетка, и полученный результат делится на общее число наблюдений. Так, например, для клетки с покрытием *Rhinanthus minor* от 10 до 50% и с таким же покрытием *Anthoxanthum odoratum* математическое ожидание равно

$$\frac{101 \cdot 176}{500} = 35.5.$$

После того как найдены математические ожидания всех клеток, вычисляем величину χ^2 . Для этого разницу между математическим ожиданием и фактически найденной величиной в каждой клетке возводим в квадрат, делим на математическое ожидание и результаты по всем клеткам складываем:

$$\chi^2 = 4.39 + 1.48 + 13.6 + 0.15 + 0.18 + 0.10 + 6.08 + 6.21 + 37.5 = 69.69.$$

В таблице такого рода число степеней свободы равно $(s-1)(t-1)$, где s – число строк, а t – число столбцов. В данном случае мы имеем четыре степени свободы. Полученная нами величина $\chi^2=69.69$ намного больше величины, соответствующей 5%-

му уровню достоверности, и мы можем считать, что наша таблица отражает весьма достоверную зависимость между этими видами:

$$r = \sqrt{\frac{69.69}{500}} = 0.37.$$

Но вместо этого коэффициента, имеющего ряд недостатков, о которых говорилось ранее, можно вычислить другой индекс – коэффициент средней квадратической сопряженности Карла Пирсона (Юл и Кендэл, 1960):

$$c = \sqrt{\frac{\chi^2}{N + \chi^2}} = \sqrt{\frac{69.69}{500 + 69.69}} = 0.35.$$

Этот коэффициент удобнее тем, что он имеет фиксированные границы при данном числе классов, но единицы он достигает лишь при бесконечно большом числе классов. В случае двух классов он не может превзойти 0.707, а при делении на три класса – 0.816. Конечно, еще удобнее иметь коэффициент, принимающий во всех случаях значение от нуля до единицы. Таким коэффициентом является коэффициент взаимной сопряженности А. А. Чупрова:

$$T^2 = \frac{r^2}{\sqrt{(s-1)(t-1)}}.$$

В нашем примере

$$T^2 = \frac{0.1393}{2} = 0.0696, \quad T = 0.26.$$

Рассмотрим теперь несколько коэффициентов, возникающих при редукции табл. 29 к виду 2×2 .

1. Для обоих видов будем рассматривать два класса: 0 и $\pm 50\%$. В этом случае коэффициент Коула

$$C = \frac{345 \cdot 46 - 32 \cdot 77}{377 \cdot 78} = +0.46.$$

2. Для обоих видов будем рассматривать два класса: 0–10% и 10–50%. В этом случае получим

$$C = \frac{48 \cdot 271 - 128 \cdot 53}{101 \cdot 324} = +0.19.$$

Первый коэффициент говорит нам о том, что *Rhinanthus minor* и *Anthoxanthum odoratum* имеют тенденцию встречаться преимущественно на одних площадках, а второй – показывает, что совпадают также и участки, где эти виды обильны. Мы знаем, что *Rhinanthus minor* является полупаразитом, поэтому у нас есть все основания считать, что он паразитирует на душистом колоске, причем увеличение обилия душистого колоска влечет за собой увеличение обилия *Rh. minor*. Но то, что эти корреляции не абсолютны, говорит о том, что погребок паразитирует не только на душистом колоске и не каждое растение душистого колоска является хозяином для погремка.

Вычисление ряда коэффициентов сопряженности при различном положении границы между классами в таблице 2×2 особенно целесообразно тогда, когда мы ставим задачей вскрыть причины, определяющие сопряженность между видами. Если при сдвиге границы в сторону более высоких покрытий сопряженность из положительной переходит в отрицательную, то есть основание предполагать наличие конкурентных отношений между изучаемыми видами, хотя одного этого и недостаточно, чтобы определенно ответить на поставленный вопрос.

Когда мы вычисляем коэффициент сопряженности между двумя малообильными видами, присутствие одного из видов на площадке не уменьшает вероятности встретить там и второй вид. В этом случае вполне правомочно пользоваться вышеприведенными формулами. Но если по крайней мере один из видов имеет достаточно высокое среднее обилие на тех площадках, где он встречается, значительная часть площадки оказывается занятой этим видом. Другие виды будут иметь значительно меньшую вероятность встретиться на них по сравнению с площадками, где нет этого обильного вида. В результате мы получаем отрицательную сопряженность, которая определяется не различиями в экологии видов и не их конкурентными отношениями, а так называемым пространственным исключением (spatial exclusion).

Для устранения влияния пространственного исключения на величину коэффициентов сопряженности обычно рекомендуют увеличивать размеры площадок (Greig-Smith, 1964). Но это дает желаемый результат только в том случае, когда особи вида имеют большие размеры, а число их сравнительно невелико. Если же вид имеет высокое покрытие за счет большого числа сравнительно мелких особей, увеличение размеров площадок не устранит полностью пространственного исключения.

Нами был разработан довольно простой метод, позволяющий вычислять сопряженности между видами с учетом того, что один или оба вида имеют высокое среднее покрытие. Мы исходили из того, что при вычислении математического ожидания числа совместных встреч видов (a') правильнее исходить не из пропорциональности числа площадок, на которых встречается и не встречается вид A , а из пропорциональности свободной площади для вида B на площадках, где есть вид A и где его нет.

Свободной площадью мы будем называть величину

$$S = 100\% - C_A,$$

где C_A – покрытие вида A , выраженное в процентах от общей величины площадки. Рассмотрим конкретную модель сопряженности видов, один из которых имеет высокое покрытие (табл. 30). Предположим, что вид A имеет среднее покрытие на тех площадках, где он встречается, равное M_A . Покрытие второго вида будем считать незначительным. Примем размер площадки, с которой мы работаем, за единицу. Теперь

$$S' = 1 - M_A$$

и общая свободная площадь для вида B на всех площадках, где встречается вид A , равна

$$(a + c) S' = (a + c) - (a + c) M_A$$

или

$$(a + c) S' = (a + c) - \sum C_A,$$

где $\sum C_A$ – сумма покрытий вида A по всем площадкам. На всех N площадках общая свободная площадь для вида B , очевидно, равна

$$N - \sum C_A = [(a + c) - \sum C_A] + (b + d).$$

Если вид B распределен независимо от вида A , то общее число площадок, на которых он встречается, равно $(a+b)$, разделится на две части между $(a+c)$ площадками с видом A и $(b+d)$ площадками без вида A пропорционально свободной площади в них. Отсюда получим:

$$\frac{a'}{(a + c) - \sum C_A} = \frac{(a + b)}{N - \sum C_A} = \frac{b'}{(b + d)}.$$

Следовательно,

$$a' = \frac{(a + b) [(a + c) - \sum C_A]}{N - \sum C_A}$$

и

$$b' = \frac{(a + b) (b + d)}{N - \sum C_A}.$$

Таблица 30 Сопряженность между видами, один из которых имеет высокое покрытие

		Вид А		
		+	-	
В и Д В	+	a	b	(a+b)
	-	c	d	(c+d)
		(a+c)- $\sum C_A$	(b+d)	N- $\sum C_A$

Легко убедиться, что $(a'+b')$ по-прежнему равно $(a+b)$. Если мы вычислим по крайевым суммам, приведенным в табл. 30, c' и d' , их сумма будет также равна $(c+d)$. Но сумма $(a'+c')$ теперь не равна $(a+c)$, так как произошло перераспределение математических ожиданий между столбцами табл. 30. Это лишает нас права вычислять χ^2 для всех четырех клеток таблицы и находить обычным путем коэффициент сопряженности. Мы можем сравнивать распределение частот лишь в пределах строк.

Рассмотрим анализ сопряженностей в таком случае на конкретном примере. В табл. 31 приведено распределение числа площадок с *Alopecurus pratensis* по классам с различным покрытием *Alchemilla vulgaris*. Математические ожидания вычислены с учетом покрытия *A. vulgaris*.

В табл. 31 первая строка показывает распределение площадок с высоким покрытием лисохвоста (80–30), вторая – распределение площадок с низким покрытием лисохвоста, а третья – представляет собой сумму первых двух строк.

Сравнение проводится лишь в пределах строк. χ^2 для первой строки равно 20.77, что значительно превышает 5%-й доверительный уровень χ^2 при числе степеней свободы, равном двум. Это говорит нам о том, что *Alopecurus* избегает площадок с высоким покрытием *Alchemilla vulgaris*, но в то же время при малом покрытии он независим от нее ($\chi^2=0.20$ для второй строки). В целом (третья строка) сохраняется отрицательная сопряженность *Alopecurus pratensis* с *Alchemilla vulgaris*.

Таблица 31 Распределение *Alopecurus pratensis* по классам покрытия *Alchemilla vulgaris*

		<i>Alchemilla vulgaris</i>				χ^2
		80–30	20–10	5–0		
<i>Alopecurus pratensis</i>	30–80	2 (8.5)	14 (23)	35 (19.5)	51	20.77
	+–20	16 (14.5)	40 (40.5)	33 (34)	89	0.20
	+–80	18 (23)	54 (63.5)	68 (53.5)	140	6.43
		(69)	(191)	(161)	(421)	

Обратный анализ приведен в табл. 32. Здесь мы рассматриваем распределение площадок с *A. vulgaris* по классам покрытия *Alopecurus pratensis*. В табл. 32 значение χ^2 ниже 5%-го доверительного уровня, и мы можем считать, что распределение *Alchemilla vulgaris* не зависит от *Alopecurus pratensis*.

Таблица 32 Распределение *Alchemilla vulgaris* по классам покрытия *Alopecurus pratensis*

		Alopecurus pratensis				χ^2
		80–30	20–+	0		
Alchemilla vulgaris	30–80	2 (6)	16 (19)	92 (95)	110	3.72
	10–20	14 (12.5)	40 (39)	171 (173.5)	225	0.24
	0–5	16 (18.5)	56 (58)	263 (268.5)	335	0.62
		(26)	(81)	(360)	(467)	

По данным табл. 31, 32 мы можем вычислить коэффициенты, аналогичные индексу Коула, взяв отношение реальной разницы между наблюдаемой частотой и математическим ожиданием к максимально возможной разнице. Из последней строки табл. 31, объединив два первых столбца, мы получим

$$K = \frac{72 - 86.5}{86.5} = -0.17.$$

Этот коэффициент является мерой отрицательного отношения *Alopecurus pratensis* к *Alchemilla vulgaris*. Второй коэффициент по данным табл. 32 не имеет смысла находить, так как в этом случае связь недостоверная.

Здесь, как и при нахождении корреляционных отношений, мы имеем два разных коэффициента для выражения связи первого вида со вторым и второго – с первым. Эти меры, как говорят статистики, являются несимметричными в отличие от симметричных мер, таких, как коэффициенты корреляции и сопряженности. В связи с этим различают иногда (Kendall, Smith, 1950) методы анализа зависимостей и анализа взаимозависимостей, понимая под последним методы, приводящие к установлению симметричных оценок.

Частные корреляции и сопряженности. Иногда допускают ошибку, трактуя полученные коэффициенты корреляций или другие меры взаимозависимости как причинные связи, что в общем неверно (Rundfeldt, 1964). Дело в том, что две величины, между которыми наблюдается такая корреляция, могут находиться под воздействием общих факторов, но не оказывать никакого воздействия друг на друга.

В связи с этим коэффициенты межвидовой сопряженности или корреляции сами по себе не дают указаний на то, что между данными видами имеются какие-либо взаимоотношения, влияющие на их распределение по площади. Для выяснения причин, вызывающих сопряженности, необходимо привлекать дополнительную информацию или сравнивать между собой ряд коэффициентов.

Одним из методов, позволяющих продвинуться вперед в исследовании факторов, обуславливающих сопряженности, является метод частных корреляций или сопряженностей. Смысл его заключается в том, что вычисляется коэффициент корреляции при выровненных значениях одного или нескольких факторов. Этим устраняется влияние данных факторов на корреляцию между изучаемыми величинами. Частный коэффициент корреляции вычисляется по формуле

$$r_{12.3} = \frac{r_{12} - r_{13}r_{23}}{\sqrt{(1 - r_{13}^2)(1 - r_{23}^2)}},$$

где $r_{12.3}$ – частный коэффициент корреляции между величинами 1 и 2 при выровненных значениях 3, r_{12} , r_{13} и r_{23} – соответствующие полные коэффициенты корреляции.

В связи с тем что коэффициенты корреляции далеко не всегда можно вычислять по геоботаническим данным, этот метод анализа редко используется геоботаниками.

Значительно больший интерес для нас представляют коэффициенты частной сопряженности. Теория этого метода была разработана Л. Коулом (Cole, 1957). Практически дело сводится к тому, что совокупность площадок, на основе которой были вычислены коэффициенты полной сопряженности, делится на две части: площадки, содержащие какой-либо вид, и площадки, где этот вид отсутствует. Затем вычисляются обычным путем сопряженности между остальными видами на каждой группе площадок. Полученные коэффициенты сопряженности являются частными, сравнение их с полными коэффициентами позволит оценить, какую роль играет вид, по которому проведено деление, в определении коэффициентов полной сопряженности.

В качестве примера рассмотрим сопряженности между некоторыми видами на участке суходольного луга. Всего на этом участке было заложено 500 площадок по 0.25 м². Полная сопряженность между *Carex pallescens* и *Ranunculus acer* равна +0.31 (табл. 33). Посмотрим, в какой мере определяет ее один из доминантов на этом лугу – *Alopecurus pratensis*. Для этого разделим площадки на две группы: без *A. pratensis* ($n=360$) и с присутствием *A. pratensis*.

Таблица 33 Анализ частных сопряженностей между *Carex pallescens* (2) и *Ranunculus acer* (1)

Полная сопряженность					Частная сопряженность на площадках без <i>Alopecurus pratensis</i>					Частная сопряженность на площадках с <i>Alopecurus pratensis</i>				
		1					1					1		
		+	-				+	-				+	-	
2	+	94 (68)	132 (158)	226	2	+	75 (58)	97 (114)	172	2	+	19 (11)	35 (43)	54
	-	57 (83)	217 (191)	274		-	47 (64)	141 (124)	188		-	10 (18)	76 (68)	86
		151	349	500			122	238	360			29	111	140

и

$$\sigma_{c-} = \sqrt{\frac{172 \cdot 238}{360 \cdot 122 \cdot 188}} = \sqrt{0.0050} = 0.071,$$

где σ_{c+} – ошибка коэффициента сопряженности на площадках с *A. pratensis*, а σ_{c-} – ошибка на площадках без этого вида. Отсюда

$$t = \frac{0.45 - 0.26}{\sqrt{0.0172 + 0.0050}} = \frac{0.19}{0.149} = 1.28.$$

$t < 2.00$, и, следовательно, разница между частными коэффициентами сопряженности недостоверна. Это говорит о том, что *A. pratensis* не оказывает заметного влияния на распределение данных видов по площади. Точно таким же методом оценивались парциальные сопряженности и по остальным доминирующим видам на этом лугу (*Anthoxanthum odoratum*, *Rhinanthus minor*, *Alchemilla vulgaris*, *Centaurea jacea*, *Agrostis vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium pratense*, *Tr. repens*, *Phleum pratense*). Оказалось, что по всем этим видам частные коэффициенты сопряженности между *Carex pallescens* и *Ranunculus acer* существенно не отличаются. Это уже серьезное указание на то, что данная сопряженность определяется не взаимоотношениями видов, а экологическим сходством их.

Эта методика была использована также для анализа структуры сообщества сухотравно-лишайникового сосняка (Василевич, 19636). В этом случае метод

парциальных сопряженностей дал ясные указания на то, что распределение видов по площади сообщества довольно сильно контролируется двумя доминирующими видами: *Pinus silvestris* и *Cladonia sylvatica*. Многие положительные сопряженности между видами травянистого яруса объясняются лишь одинаковым отрицательным отношением их к затенению сосной или к сомкнутому покрову лишайников.

Можно использовать парциальные сопряженности и более высоких порядков, выравнивая выборку не по одному, а по двум и более видам. Но использование таких методик тормозится необходимостью иметь выборку объемом в несколько тысяч площадок.

Большое значение при изучении структуры растительных сообществ имеет также исследование множественных корреляций, т. е. корреляций более чем между двумя признаками. Так, мы можем изучить зависимость обилия одного вида от обилия не одного вида, а двух, трех или большего их числа. Естественно ожидать, что множественный коэффициент корреляции данного вида с рядом других окажется выше, чем коэффициенты корреляции этого вида с каждым из остальных по отдельности, так как совокупность видов в большей мере определяет обилие вида, чем какой-либо один вид. Взяв достаточно большой набор видов, мы можем приблизить изучаемую зависимость к функциональной, т. е. получить коэффициент корреляции, близкий к единице.

Исследование множественных корреляций очень редко проводилось геоботаниками, так как, кроме большой затраты времени на вычисления, для него нужны гораздо большие выборки, чем для исследования корреляций между парами видов.

Множественную корреляцию можно вычислить по следующей формуле:

$$r_{1.23} = \sqrt{\frac{r_{12}^2 + r_{13}^2 - 2r_{12}r_{13}r_{23}}{1 - r_{23}^2}},$$

где $r_{1.23}$ – коэффициент множественной корреляции первого признака со вторым и третьим, а r_{12} , r_{13} и r_{23} – соответствующие коэффициенты корреляции между парами признаков. В этой формуле перед корнем всегда нужно брать знак «плюс», и следовательно, коэффициент множественной корреляции может принимать значения от 0 до +1.

Множественные корреляции используют для выявления связи между различными показателями обилия вида в сообществе, а также между видами и факторами среды. Так, например, В. Джонсон и Е. Рейд (Johnson a. Reid, 1964) нашли, что коэффициент корреляции между зеленой массой растений и их покрытием равняется +0.69, но коэффициент множественной корреляции между весом с покрытием и высотой равен уже +0.89. Следовательно, по двум этим признакам можно достаточно точно рассчитать зеленую массу растений.

Б. Даль (Dahl, 1963) изучал корреляцию с рядом факторов, которые могут влиять на урожайность пастбищ. Он нашел, что наиболее тесная корреляция существует между урожаем и потерей воды из почвы за сезон вместе с осадками двух предыдущих лет. Коэффициент множественной корреляции в этом случае равен 0.983. Если к этому добавить еще среднюю температуру апреля, результат почти не изменится ($r=0.984$). Эти факторы в основном и определяют варьирование урожая по годам.

Исследуя возобновление дуба, В. Биллингс (Billings, 1941) нашел, что численность подроста дуба с пятью почвенными факторами – мощностью гумусового горизонта, водоудерживающей способностью верхнего слоя почвы, объемным весом

его, содержанием органического вещества и влажностью – имеет коэффициент множественной корреляции, равный 0.922.

Точно так же мы можем исследовать вместо множественных корреляций множественные сопряженности с использованием лишь данных присутствия–отсутствия. Так, например, Д.А. Адаме (Adams, 1963), исследуя растительность засоленных побережий Атлантического океана на территории штата Северная Каролина, определял группы видов, растущих совместно. Им были найдены положительные сопряженности между парами видов: *Fimbristylis castanea*–*Borrchia frutescens* $\chi^2=37.5$; *F. castanea*–*Spartina patens* 54.7; *S. patens*–*B. frutescens* 111.2. Вероятность χ^2 во всех случаях менее 1%, и, таким образом, все связи являются достоверно установленными. Между тремя видами $\chi^2=332.0$, что показывает очень достоверную сопряженность между ними.

Покажем на примере вычисление множественной сопряженности: Сопряженность между *Carex pallescens* и *Luzula multiflora* равна +0.41, между *C. pallescens* и *Hieracium pratense* +0.16, а между *Luzula multiflora* и *Hieracium pratense* +0.24. Найдем теперь сопряженность между *Carex pallescens* и обоими остальными видами. Составим таблицу 2×2 (табл. 34), в которой первым признаком будут служить два вида (*Hieracium pratense*+*Luzula multiflora*). Если на площадке присутствуют оба эти вида, она попадает в класс «плюс» по первому признаку, а если отсутствует хотя бы один из них, площадка попадает в класс «минус». Вычисление коэффициента сопряженности в данном случае проводится обычным путем, $C=+0.35$. Такие коэффициенты множественной сопряженности показывают степень связанности экологических групп видов.

Таблица 34 Таблица множественной сопряженности *Carex pallescens* с *Hieracium pratense* и *Luzula multiflora*

		<i>Hieracium pratense</i> u <i>Luzula multiflora</i>		
		+	–	
<i>Carex pallescens</i>	+	41 (22.5)	110 (128.5)	151
	–	34 (52.5)	315 (296.5)	349
		75	425	500

При изучении корреляций между видами, а также между видами и факторами среды необходимо иметь ясное представление о том, из какой генеральной совокупности получен материал для обработки. Так, например, можно исследовать сопряженности между встречаемостью *Vaccinium vitis-idaea* и *Carex ericetorum* в фитоценозах зеленомошных сосняков (*Pineta hylocomiosa*). В этом случае нашу генеральную совокупность будут составлять все фитоценозы зеленомошных сосняков, безразлично, образуют ли они один цельный массив в пределах исследуемого района или разбросаны отдельными участками среди других сообществ. Но мы можем расширить объем генеральной совокупности, включив в нее, например, все сосновые леса. При таком расширении объема генеральной совокупности, очевидно, произойдет изменение коэффициента сопряженности между этими видами. Если мы пользуемся обычной таблицей сопряженности типа 2×2, может произойти изменение числа фитоценозов, в которых встречаются оба вида (*a*). Разумеется, что *a* не может уменьшиться, так как оно показывает степень перекрытия экологических амплитуд видов и с увеличением фитоценотического диапазона генеральной совокупности может только увеличиться, если добавятся новые участки, где эти виды встречаются вместе. По-видимому, возрастут также количества площадок, где встречается лишь один из

видов (*b* и *c*). Естественно, что с увеличением фитоценотического диапазона возрастет число участков, находящихся внутри экологической амплитуды лишь одного из этих видов. Точно так же будет возрастать число площадок, не содержащих ни одного из двух видов (*d*), что также отражается на изменении коэффициента сопряженности. В зависимости от соотношения между экологическими амплитудами этих видов и фитоценотическим диапазоном изменения числа площадок во всех четырех полях таблицы 2×2 будут проходить по-разному, и дать заранее правило, по которому будет проходить изменение коэффициента сопряженности, довольно сложно.

Продолжим обсуждение нашего примера. Мы можем далее расширить фитоценотический диапазон нашей совокупности, включив в него все хвойные леса исследованного района или все леса любого типа. Расширяя далее фитоценотический диапазон, мы можем включить в него все сообщества данного района, т. е. луговые, болотные и сорно-полевые группировки. В какой-то момент увеличения фитоценотического диапазона экологические амплитуды обоих видов будут включены в него полностью, и при дальнейшем расширении диапазона будет увеличиваться лишь число квадратов, не содержащих ни одного из сравниваемых видов. В связи с этим коэффициент сопряженности будет возрастать.

Понятие фитоценотического диапазона генеральной совокупности, хотя и не вносит ничего принципиально нового, может оказаться полезным при описании некоторых сторон растительности. Поэтому здесь будет уместным дать ему более строгое определение.

Под фитоценотическим диапазоном генеральной совокупности мы будем понимать набор таксономических единиц растительности любого ранга, который включает данная генеральная совокупность.

Расширение фитоценотического диапазона может происходить и за счет расширения географических границ исследуемого района. Здесь нет принципиально ничего нового, так как с расширением географических границ будут включаться новые ассоциации или хотя бы новые географические варианты ассоциаций.

Корреляционные плеяды. После того как проведены вычисления коэффициентов сопряженностей между всеми возможными парами исследуемых видов, мы получаем таблицу коэффициентов, или корреляционную матрицу. На основании величин, содержащихся в ней, можно попробовать разделить эти виды на группы, которые объединяли бы виды, встречающиеся преимущественно вместе. Можно предполагать у что такие группы будут объединять виды, имеющие сходную экологию или по крайней мере сходное распределение по площади.

В 1957 г. Гопкинс (Hopkins, 1957a) опубликовал методику выделения групп положительно сопряженных видов, которые он назвал «основными единицами» (basic unit), подчеркивая этим названием роль, которую они играют в структуре растительного сообщества. На основании данных о присутствии видов в серии площадок он определял сопряженности между каждой парой видов, а затем проводил следующие операции:

- а) виды, имеющие отрицательные сопряженности, записывал в порядке уменьшения числа отрицательных связей;
- б) виды, положительно сопряженные с ними, добавлял к этим видам;
- в) объединял две или несколько групп, содержащих общие виды;
- г) добавочные группы любых положительно ассоциированных видов добавлял в этот список.

Затем операция «в» в случае необходимости повторялась. Каждая оставшаяся группа и будет представлять основную единицу.

Практически такая методика объединяет в группы все виды, между которыми имеется положительная сопряженность, но это не означает, что каждая пара видов в пределах группы имеет положительную сопряженность. В больших группах часть видов связывается друг с другом лишь посредством других видов. Гопкинс отмечает, что между отдельными членами основной единицы могут быть и отрицательные сопряженности. Проведя такой анализ ряда сообществ лесов и болот, Гопкинс в каждом случае находил несколько основных единиц. Но очень часто все виды оказываются связанными в одну группу, если мы учитываем все положительные сопряженности.

Кроме того, Гопкинс относил затем каждую площадку к той основной единице, которая в ней преобладает. Для того чтобы площадка могла быть отнесена к определенной основной единице, она должна содержать не менее R видов этой основной единицы,

$$R = 1 + \frac{2A}{S},$$

где A – число сопряженностей в основной единице, а S – число видов в ней.

Если на площадке несколько основных групп имеют более R видов у то она делится между ними.

П.В. Терентьев (1959, 1960) предложил иную методику выделения коррелирующих групп признаков, которые он называет корреляционными плеядами. При изучении корреляций между признаками животных или растений его в первую очередь интересовало, как тесно взаимосвязаны отдельные признаки между собой, а поэтому его корреляционные плеяды объединяют коррелирующие признаки вне зависимости от знака. Он рассматривал, последовательно увеличивая абсолютную величину коэффициента корреляции, характер взаимосвязанности видов. Вначале им объединялись в плеяды признаки, связанные между собой коэффициентами корреляции не менее 0.8, затем критический уровень понижался, скажем, до 0.6. Естественно, что с понижением этого уровня плеяды становились крупнее и начинали сливаться друг с другом. Окончательно выбирался тот уровень, на котором большинство признаков объединены в плеяды, не сливающиеся друг с другом.

Фагер (Fager, 1957) в качестве критерия выделения плеяд видов (recurrent groups) выдвигает правило, по которому все виды внутри плеяды должны коррелировать между собой. Но величина коэффициентов сопряженности или корреляции им не принималась во внимание.

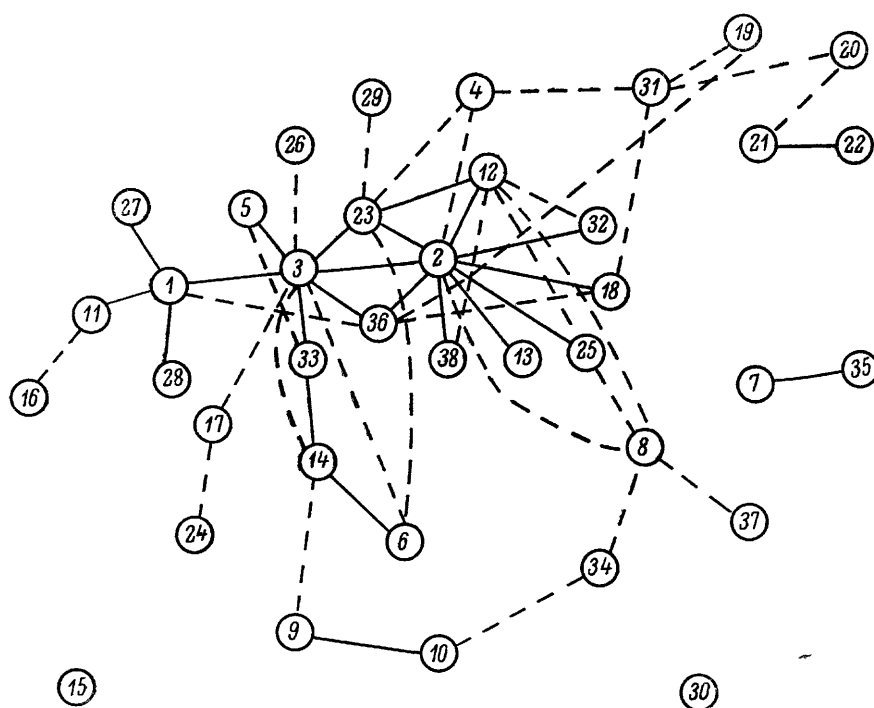


Рис. 11. Межвидовые сопряженности на лугах.

Сплошной линией соединены виды, имеющие положительную сопряженность более 0.4, прерывистой – виды, имеющие положительную сопряженность от 0.4 до 0.3. 1 – *Alchemilla vulgaris*; 2 – *Anthoxanthum odoratum*; 3 – *Rhinanthus minor*; 4 – *Centaurea jacea*; 5 – *Trifolium pratense*; 6 – *Agrostis vulgaris*; 7 – *Dactylis glomerata*; 8 – *Trifolium repens*; 9 – *Alopecurus pratensis*; 10 – *Phleum pratense*; 11 – *Trollius europaeus*; 13 – *Luzula multiflora*; 13 – *Hieracium pratense*; 14 – *Ranunculus auricomus*; 16 – *Vicia cracca*; 16 – *Lathyrus pratense*; 17 – *Achillea millefolium*; 18 – *Hypericum perforatum*; 19 – *Galium mollugo*; 20 – *Veronica chamaedrys*; 21 – *Rumex acetosa*; 22 – *Anthriscus silvestris*; 23 – *Carex pallescens*; 24 – *Campanula patula*; 25 – *Leucanthemum vulgare*; 26 – *Angelica silvestris*; 27 – *Geranium silvaticum*; 28 – *Festuca pratensis*; 29 – *Ranunculus acer*; 30 – *Taraxacum officinale*; 31 – *Plantago lanceolata*; 32 – *Prunella vulgaris*; 33 – *Poa pratensis*; 34 – *Geum rivale*; 36 – *Trifolium medium*; 36 – *Pimpinella saxifraga*; 37 – *Trifolium strepens*; 38 – *Cerastium caespitosum*.

В большом числе работ приводятся данные о сопряженностях видов внутри отдельных сообществ или в пределах более или менее широкого их набора. Нередко приводятся схемы взаимосвязей видов на основе сопряженностей между видами. Опубликованные материалы достаточно ясно показывают, что коррелирующие группы видов обычно связаны между собой. Часто выраженность корреляционных плеяд довольно слабая. Между отдельными видами разных плеяд обычно бывают положительные сопряженности, что связывает их воедино (de Vries, 1954; Huber, 1955; Hopkins, 1957a; Omura a. Hosokawa, 1959; Василевич, 1961; Agnew, 1961; McIntosh, 1962; Ramsay a. De Leeuw, 1964).

На рис. 11 приведена картина положительных сопряженностей между видами на суходольном лугу стационара Ботанического института им. Комарова АН СССР в окрестностях станции Отрадное на Карельском перешейке. Описание растительности этого участка приведено в статье В. И. Василевича (1963в). Рис. 11 показывает, что почти все виды (за исключением *Vicia cracca* и *Taraxacum officinale*) оказываются связанными воедино положительными сопряженностями 0.3 и выше. Выделить какие-то естественные группы видов, ясно отличающиеся друг от друга, в данном случае довольно трудно.

Эти работы ясно показывают на отсутствие четко разграниченных экологических групп видов, что необходимо учитывать при каждой попытке выделить такие группы.

Корреляции между видами и факторами среды изучаются в общем теми же методами, что и корреляции между видами. В этом случае нужно учитывать только еще один дополнительный момент: распределение фактора среды должно исследоваться в поле независимо от распределения вида. Впервые на это обратили внимание Г. Джоветт и Г. Скарфелд (Jowett a. Scurfield, 1949a). Предлагаемая ими методика заключается в том, что на изучаемой площади в определенных точках находят значения фактора среды вне зависимости от присутствия или обилия там вида. Это дает возможность отделить распределение частот самого фактора от частот распределения вида по градациям этого фактора. Применявшийся ранее метод, когда факторы среды изучались лишь вблизи растений исследуемого вида, дает возможность оценить его экологическую амплитуду, но не позволяет выяснить приуроченность вида к каким-либо значениям экологического фактора, так как остается неизвестным, как часто встречаются эти значения фактора в тех местах, где вид отсутствует. Положим, мы нашли, что какой-то вид в 70% случаев встречается на участках с рН менее 5.0 и в 30% – на участках с рН>5.0. Но если участки с рН<5.0 занимают 30–40% исследуемой площади, сопряженность данного вида с низкими величинами рН будет положительной, если эти участки занимают около 70% площади, какая-либо сопряженность между встречаемостью данного вида и рН отсутствует, и если участки с рН<5.0 занимают 80–90% площади, сопряженность будет отрицательной. Джоветт и Скарфелд (Jowett a. Scurfield, 1949b, 1952) дают примеры исследования связи растений со средой с учетом этих обстоятельств.

Сопряженности и размер площадок. В связи с тем, что величина коэффициента сопряженности и даже ее знак весьма сильно зависит от размера площадок, с которыми имеют дело, возникло стремление получить более объективную меру сопряженности. Один из таких методов разработала Е.С. Пило (Pielou, 1961). Вместо определения присутствия видов или их обилия на квадратах она использовала расстояние от случайно выбранного растения до ближайшего соседа его. Проведя ряд таких измерений, мы получаем четыре сорта пар: 1) основное растение (от которого измеряется расстояние) относится к виду *A* и ближайшее к нему – к виду *A*, 2) основное растение относится к виду *A*, а ближайшее к нему – к виду *B*, 3) основное растение – к виду *B*, а ближайшее к нему – к виду *A*, 4) оба растения относятся к виду *B*. В том случае, когда особи обоих видов распределены совершенно независимо друг от друга, число пар каждого сорта будет пропорционально произведению долей особей каждого вида в этой двухвидовой популяции. Составим теперь таблицу 2×2:

		Основное растение		
		Вид А	Вид В	
Ближайшее растение	Вид А	f_{AA}	f_{BA}	$N_{a'}$
	Вид В	f_{AB}	f_{BB}	$N_{b'}$
		N_a	N_b	N

В этой таблице частоты f_{AA} , f_{AB} , f_{BA} и f_{BB} означают число пар каждого сорта. Первым пишется основной вид, а вторым – ближайший сосед. N_a – число пар, где основное растение – вид *A*, $N_{a'}$ – число пар, где ближайший сосед – вид *A*. Аналогичные обозначения и для вида *B*. К этой таблице можно применить обычным путем метод χ^2 , вычислив предварительно математические ожидания. Если отклонения от математических ожиданий значимы и частоты f_{AA} и f_{BB} превышают ожидаемые величины, это означает, что особи каждого вида имеют тенденцию встречаться вместе, образовывать чистые заросли. Подобный случай Пило называет сегрегацией.

В качестве коэффициента сегрегации она предложила рассматривать следующую величину:

$$S = 1 - \frac{f_{AB} + f_{BA}}{N(a'b + b'a)}$$

В знаменателе этой формулы стоит сумма математических ожиданий числа смешанных пар. Если оба вида распределены не равномерно, а образуют отдельные скопления особей, это еще не значит, что они сегрегированы, так как оба вида могут образовывать смешанные скопления. Рассмотрим пример вычисления коэффициента сегрегации между двумя видами деревьев – *Pinus ponderosa* и *Pseudotsuga menziesii* (Pielou, 1961). Частоты пар и их математические ожидания приведены в табл. 35.

Таблица 35 Таблица сопряженности *Pinus ponderosa* и *Pseudotsuga menziesii*, построенная на основе измерения расстояний между ними

		Основной вид		
		Псевдотсуга	Сосна	
Ближайший сосед	Псевдотсуга	137 (122.8)	38 (52.2)	175
	Сосна	23 (37.2)	30 (15.8)	53
		160	68	228

$\chi^2=22.022$ (с поправкой на непрерывность), что показывает на очень существенные расхождения при числе степеней свободы, равном единице.

$$S = 1 - \frac{38 + 23}{53.2 + 37.2} = 0.318.$$

Разумеется, табл. 35 можно использовать и для вычисления других коэффициентов сопряженности.

Д. Гудол (Goodall, 1965) считает, что этот показатель зависит от характера распределения видов и предлагает иной метод оценки сопряженности по данным измерения расстояний – исходить из того, что среднее расстояние от случайной точки до ближайшей особи определенного вида дает математическое ожидание (при условии независимого распределения) для среднего расстояния от особи этого вида до другого вида. При работе в поле берется ряд случайных точек и от них измеряется расстояние до ближайшей особи каждого вида. Если среднее расстояние от точки до особи какого-либо вида больше, чем среднее расстояние от случайно выбранных особей этого вида до ближайших особей другого вида, то между ними существует положительная сопряженность. Если расстояние от случайных точек меньше, – отрицательная сопряженность.

Показатели сопряженности, основанные на измерениях расстояний, дают оценки, характеризующие взаимное распределение особей двух видов. Они не вполне сопоставимы с коэффициентами сопряженности, полученными с помощью площадок. Вряд ли они могут быть полностью независимы от характера распределения особей вида.

Зависимость сопряженностей от размера площадок. Величина и знак коэффициента корреляции или коэффициента сопряженности весьма зависят от размера площадок. П. Грейг-Смит (Greig-Smith, 1957, 1964) указал, что по характеру изменения коэффициента сопряженности можно судить о причинах, вызывающих сопряженность.

1. Если размеры площадки примерно равны размерам особи вида, отрицательная сопряженность будет означать лишь, что две особи не могут занимать одну и ту же площадь. Это пространственное исключение, о котором уже говорилось. Впервые на

этот источник отрицательных сопряженностей обратил внимание Г. Даусон (Dawson, 1951). С увеличением размера площадки такая отрицательная сопряженность будет быстро исчезать. За счет пространственного исключения видом, имеющим крупные особи, могут возникнуть положительные сопряженности между некоторыми видами с мелкими особями, так как они будут встречаться на площадках, где отсутствует крупный вид.

2. Если сопряженность между видами вызывается их сходный или различным отношением к факторам среды, то с увеличением размера площадки она будет включать все большее разнообразие условий среды и отрицательные сопряженности будут уменьшаться по абсолютной величине. Положительные сопряженности также будут падать с увеличением размера площадки, так как чем больше площадки (в пределах одной и той же исследуемой площади), тем меньше будут различия между ними и тем ближе к независимому будет распределение видов;

3. Если между видами существуют какие-то прямые взаимодействия (изменение среды одним видом, аллелопатические влияния и т. п.), положительная сопряженность будет сохраняться при любом размере площадки, достаточно большом, чтобы включать особи обоих видов. Если взаимоотношения между видами имеют отрицательный характер, с увеличением размера площадки отрицательная сопряженность будет снижаться по абсолютной величине, но медленнее, чем в случае пространственного исключения.

Таким образом, по ходу изменений коэффициента сопряженности можно судить, хотя и не всегда с достаточной определенностью, о причинах, вызывающих сопряженность. В работах К. Кершо (Kershaw, 1960, 1961) приведен ряд примеров зависимости межвидовых корреляций от размеров площадок. При проведении анализа Кершо исходил из того, что если два вида распределены независимо друг от друга, их ковариация равна нулю. В этом случае $V_{A+B} = V_A + V_B$, где V_{A+B} – дисперсия суммарного распределения видов A и B . Эту величину можно получить, сложив оценки обилия видов A и B на каждой площадке и найдя дисперсию сумм обычным путем. В случае, когда виды коррелируют друг с другом,

$$V_{A+B} = V_A + V_B + 2C_{AB},$$

где C_{AB} – ковариация между видами A и B . Отсюда

$$C_{AB} = \frac{V_{A+B} - (V_A + V_B)}{2}.$$

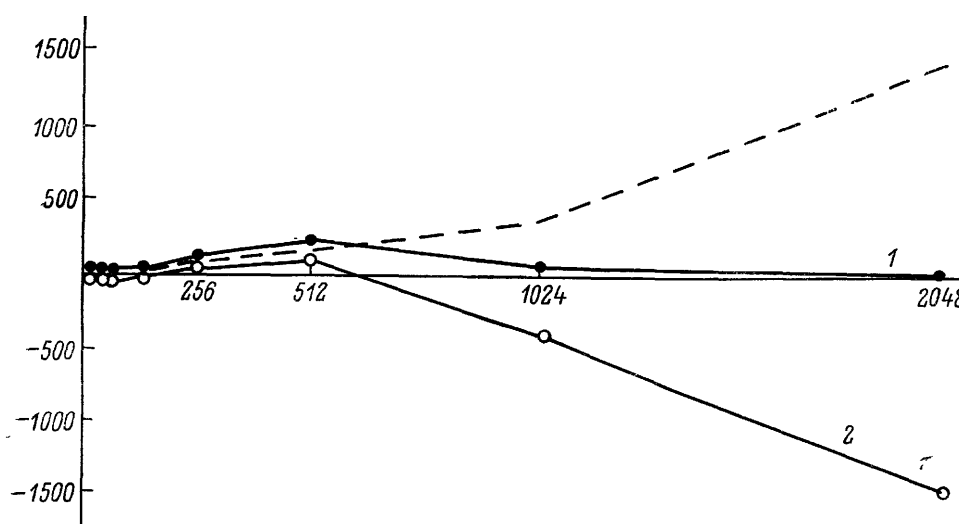


Рис. 12. Изменение дисперсии и ковариации *Festuca rubra* и *Holcus lanatus* в зависимости от размера блока площадок.

По оси абсцисс – размер блока; по оси ординат – величина дисперсии и ковариации. 1 – найденная дисперсия; 2 – ковариация. Прерывистая линия – ожидаемая дисперсия (по: Kershaw, 1961).

Найдя для каждого размера площадок величину V_{A+B} и ожидаемую величину $V_{A+B} = V_A + V_B$, можно найти величину C_{AB} , т.е. меру коррелированности видов при каждом размере площадок. На рис. 12 приведен график изменения всех этих величин в связи с изменением размера площадок. Если не стремиться к получению графиков в такой форме, метод сводится к простому вычислению коэффициентов корреляции для площадок каждого размера. Как совершенно верно указал Грейг-Смит (Greig-Smith, 1964), для площадок малого размера неудобно вычислять коэффициенты корреляции, так как в значительной части площадок виды будут отсутствовать, гораздо правильнее вычислять коэффициенты сопряженности.

Кроме того, этот метод весьма трудоемок, в связи с чем он и не получил широкого распространения. Он требует описания в поле большого числа мелких площадок и объединения их в блоки, а число крупных блоков должно быть также довольно высоким.

Иную полевую методику, позволяющую получать такого рода данные сравнительно быстро, предложил в 1963 г. В. Мак-Донау (McDonough., 1963). По его методу на исследуемой площади располагается случайно ряд точек, от которых измеряется расстояние до ближайшего растения каждого вида, если оно не превышает какой-то определенной величины. По этим данным можно определить встречаемость каждого вида на площадках любого радиуса, их центром будут служить точки, от которых измерялись расстояния. Так, например, если мы будем рассматривать площадки радиусом в 50 см, встречаемость вида будет равна числу расстояний до особей этого вида менее 50 см.

Мак-Донау, работая с кустарниковой растительностью, использовал площадки радиусом в 1, 2 и 3 м. Он отмечает, что сопряженности для всех изученных им пар видов при переходе от площадок одного размера к площадкам другого менялись очень сильно. Отсутствие стабильных сопряженностей, по его мнению, говорит об отсутствии сильных взаимовлияний между этими видами.

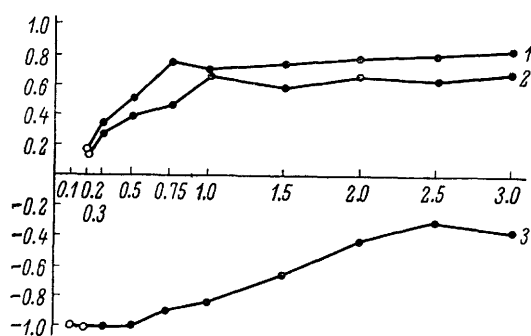


Рис. 13. Изменение межвидовых сопряженностей с увеличением радиуса площадок.

По оси абсцисс – радиус площадки, в м; по оси ординат – коэффициент сопряженности Коула. 1 – *Artemisia frigida* – *Orostachys spinosa*; 2 – *Artemisia frigida*–*Oxytropis brevicaulus*; 3 – *Thymus serpyllum*–*Allium nutans*.

Работа по аналогичной методике была проведена нами в 1964 г. в восточной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника (горы Кент). От 250 точек, располагавшихся в пределах сообщества петрофильно-разнотравной степи, измерялись расстояния до ближайших особей 12 видов растений. Максимальное измерявшееся расстояние было равно 3 м. Затем определялась встречаемость видов на площадках с

радиусом 0.10, 0.20, 0.50, 0.75, 1, 1.5, 2.0, 2.5 и 3.0 м. Коэффициенты сопряженности между видами рассчитывались по обычной методика с помощью таблиц 2×2. После вычисления коэффициентов сопряженности вычерчивались графики, показывающие их изменение с увеличением радиуса площадки (рис. 13). Из графиков рис. 13 видно, что обычно сильные изменения коэффициентов сопряженности происходят при малых размерах площадки, а затем коэффициенты относительно стабилизируются. Видимо, Мак-Донау работал с мелкими по отношению к размерам кустарников площадками, чем и можно объяснить отсутствие устойчивых сопряженностей в его материале.

Факторный анализ. В последнее время в биометрических исследованиях получил довольно широкое распространение так называемый факторный анализ (factor analysis). При проведении факторного анализа исходят из предположения, что варьирование большого числа признаков какой-либо совокупности объектов определяется небольшим числом факторов⁵. Цель его – найти эти факторы на основе корреляций между признаками. Факторный анализ имеет особенно большое значение в тех случаях, когда невозможно вскрыть эти факторы с помощью эксперимента. Вначале он был использован в психологии для оценки связи между психологическими тестами и способностями индивидуума, но в настоящее время он применяется гораздо шире.

Если у N объектов было измерено n признаков, в результате мы получаем так называемую матрицу оценок (score matrix) порядка $n \times N$. Примером такой матрицы может служить обычный сводный список геоботанических описаний, где каждая колонка представляет, описание, а каждая строка – вид. При проведении факторного анализа данные предварительно нормируют, т. е. преобразуют их так, чтобы распределение каждого признака имело среднюю арифметическую 0 и $\sigma=1$. При этом не меняются форма распределения и коэффициенты корреляции между признаками. Преобразование данных проводится по формуле

$$S_{ji} = \frac{x_{ji} - m_j}{\sigma_j},$$

где S_{ji} – нормированная оценка признака j у i -го объекта, x_{ji} – первоначальная оценка признака j у i -го объекта, m_j – средняя арифметическая признака j и σ_j – его среднее квадратическое отклонение.

Затем каждую оценку (скажем, значение обилия вида) можно записать в виде

$$S_{ji} = c_{j1}x_{1i} + c_{j2}x_{2i} + \dots + c_{jq}x_{qi},$$

где c_{jm} – вес m -го фактора (factor loading) для признака j . c_{jm}^2 представляет собой долю дисперсии признака j , вызываемую фактором m . x_{mi} – оценка для объекта i по фактору m . Каждый член в правой части уравнения представляет вклад m -го фактора ($m=1, 2, \dots, q$) в оценку S_{ji} .

Среди факторов, определяющих варьирование признаков объектов, есть факторы, общие для всех или ряда признаков (common factors), хотя на каждый признак они действуют по-разному. Кроме того, имеются специфические факторы (specific factors), каждый из которых действует лишь на один признак. Но так как мы оцениваем значение признаков с определенной систематической ошибкой, варьирование признака также будет еще обусловлено и случайными факторами (error factors). Отсюда общее варьирование какого-либо признака (j) может быть выражено следующим уравнением:

⁵ Факторы, выделяемые в результате факторного анализа, являются абстрактными математическими факторами. Не следует путать факторный анализ с изучением влияния на растительность факторов среды, которое может проводиться разными методами.

$$(a_{j1}^2 + a_{j2}^2 + \dots + a_{jr}^2) + (b_{j1}^2 + b_{j2}^2 + \dots + b_{jq}^2) + e_j^2 = 1,$$

где $\sum_{m=1}^r a_{jm}^2 = h_j^2$ – доля дисперсии признака j , вызываемая общими факторами, $\sum_{m=1}^q b_{jm}^2$ – доля дисперсии признака j , вызываемая специфическими факторами, а e_j^2 – доля дисперсии, определяемая систематической ошибкой.

Коэффициент корреляции между признаками j и k в случае нормированных оценок

$$r_{jk}^2 = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N S_{ij} S_{ki}.$$

В связи с этим произведение полной факторной матрицы на транспонированную факторную матрицу равно полной корреляционной матрице:

$$R_1 = F_1 \cdot F_1'.$$

Следовательно, задача нахождения факторов сводится к разложению корреляционной матрицы на факторную матрицу и транспонированную матрицу. Транспонированной матрицей по отношению к матрице F называется матрица F' получающаяся из F заменой строк столбцами.

Факторный анализ исследует не все факторы, а только общие. Поэтому в матрице корреляций по диагонали ставят не 1, что было бы правильно для оценки корреляции признака с самим собой, а h^2 т. е. долю дисперсии, определяемую общими факторами. Если по диагонали ставить 1, т. е. учитывать полное варьирование, мы получим так называемую закрытую модель, которая изучается с помощью анализа главных компонент (principal component analysis), что дает, естественно, большее число факторов, а потому и более трудоемко (Catell, 1965a).

Таким образом, соотношение между факторной и корреляционной матрицей можно выразить с помощью следующего матричного уравнения (Thurstone, 1947):

$$\begin{matrix} r \\ \begin{matrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \\ a_{31} & a_{32} \\ a_{41} & a_{42} \end{matrix} \\ F \end{matrix} \times r \begin{matrix} n \\ \begin{matrix} a_{11} & a_{21} & a_{31} & a_{41} \\ a_{12} & a_{22} & a_{32} & a_{42} \end{matrix} \\ F' \end{matrix} = n \begin{matrix} n \\ \begin{matrix} h_1^2 & r_{12} & r_{13} & r_{14} \\ r_{21} & h_2^2 & r_{23} & r_{24} \\ r_{31} & r_{32} & h_3^2 & r_{34} \\ r_{41} & r_{42} & r_{43} & h_4^2 \end{matrix} \\ R \end{matrix}$$

Существует довольно много способов нахождения факторной матрицы, рассматривать которые мы не можем из-за недостатка места. Приведем лишь наиболее простой метод нахождения факторов – диагональный метод (Thurstone, 1947). Прежде всего нам нужно составить корреляционную матрицу R , на главной диагонали которой стоят величины h^2 . Эти величины в данном случае мы предполагаем равными коэффициентам корреляции признака с самим собой, что можно определить, проведя повторные измерения признака на тех же объектах. В качестве примера такой матрицы возьмем матрицу табл. 36.

Таблица 36 Корреляционная матрица для нахождения факторов (по: Thurstone, 1947)

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	.58	.64	.48	.51	.35	.18	.45	.24
2	.63	.81	.36	.54	.45	.00	.27	.00
3	.46	.36	.52	.42	.20	.36	.60	.48
4	.51	.54	.42	.45	.30	.18	.42	.24
5	.35	.45	.20	.30	.25	.00	.15	.00
6	.18	.00	.36	.18	.00	.36	.48	.48

7	.45	.27	.60	.42	.15	.48	.73	.64
8	.24	.00	.48	.24	.00	.48	.64	.64

Первый признак в данном случае выбирается произвольно. Его $h^2=0.58$ и, следовательно, $a_{11}=\sqrt{0.58}$. Разделив на эту величину первую колонку корреляционной матрицы, получим первую колонку факторной матрицы F (табл. 37). Умножая эту колонку на матрицу R по правилам умножения матриц, получаем матрицу, которая показывает вклад первого фактора в корреляции между признаками. Если мы вычтем из корреляционной матрицы матрицу, показывающую роль первого фактора, получим матрицу, показывающую вклад остальных факторов в корреляции между признаками. Из этой матрицы тем же путем вычисляется следующий фактор, и работа продолжается до тех пор, пока все члены оставшейся матрицы не будут близки к нулю. В данном случае оказалось достаточно выделить два фактора, которые приведены в табл. 37.

Полученная факторная матрица не является единственно возможной для данной корреляционной матрицы. Поэтому после вычисления факторов производят так называемый поворот осей, чтобы придать факторной матрице более простую форму. Под простой формой обычно понимают такую факторную матрицу, в которой возможно большее число признаков определяется одним или немногими факторами.

Таблица 37 Факторная матрица для корреляционной матрицы, приведенной в табл. 86

	I	II
1	.762	.000
2	.827	-.355
3	.604	.394
4	.670	.039
5	.460	-.197
6	.236	.552
7	.591	.617
8	.315	.736

Применение факторного анализа для изучения растительных сообществ – чрезвычайно трудоемкое дело. Правда, факторный анализ может дать ценную информацию о причинах, вызывающих варьирование растительности, так как по существу факторы могут интерпретироваться как прямодействующие, но факторы, выделяемые с помощью этого анализа, являются довольно абстрактными и часто их бывает очень трудно интерпретировать. Видимо, исследуя корреляцию видов растений с факторами среды, поддающимися непосредственному измерению и оценивая корреляцию между факторами среды, мы можем получить достаточно полную информацию, которая к тому же легче поддается экологической интерпретации. Но для некоторых теоретических задач факторный анализ является незаменимым средством.

Для выделения факторов можно использовать не только коэффициенты корреляции, но и различные коэффициенты сопряженности (Dagnelie, 1960), что облегчает применение факторного анализа в геоботанике.

Феррари, Пийл и Венекамп (Ferrari et al., 1957) провели факторный анализ ряда признаков 50 экспериментальных площадок: признаков почв, содержания P_2O_5 , K_2O и MgO в травостое, урожайности травостоя. Они выделили четыре фактора и нашли, что урожайность зависит в основном от первого из них ($F=0.75$). Работа проводилась в течение двух лет, и между весами факторов в эти годы получено хорошее соответствие, но им не удалось дать достаточно убедительное объяснение, что же представляют собой эти факторы.

Д. Гудол (Goodall, 1954a) использовал для анализа растительности метод главных компонент. Из 57 видов, зарегистрированных им в 256 площадках по 25 м², было отобрано 14 для сокращения объема вычислений. С этой же целью площадки были объединены в группы по восемь и вычислены коэффициенты корреляции между каждой парой видов. Затем было проведено вычисление пяти факторов. Первый фактор, соответствующий оси наибольшего варьирования данной совокупности площадок, показывает тесную связь с топографией местности и может быть интерпретирован как условия дренажа. Второй фактор также оказался связанным с условиями дренажа, но в то время как высокие веса первого фактора были у видов, приуроченных к условиям хорошего или плохого дренажа, веса второго фактора наиболее высокие у видов, приуроченных к средним условиям дренажа. Для трех остальных факторов получена менее ясная картина.

П. Данели (Dagnelie, 1965) провел факторный анализ 43 описаний ландшафтов с *Calluna vulgaris* в области Пикардабракон в Бельгии. Он выяснил, что существует всего два существенных фактора, причем и виды распадаются на две отчетливые экологические группы, а дифференциальные виды этих сообществ имеют высокую долю дисперсии, определяемую общими факторами.

Регрессия. При помощи анализа сопряженностей и корреляций мы оцениваем тесноту связи между величинами, устанавливаем ее форму, исследуем причины, вызывающие тот или иной характер связи. С помощью коэффициентов регрессии мы оцениваем, как сильно меняется один признак при изменении другого на единицу. Коэффициенты регрессии находят по формуле

$$b_{\frac{x}{y}} = \frac{r_{xy}\sigma_x}{\sigma_y} \text{ и } b_{\frac{y}{x}} = \frac{r_{xy}\sigma_y}{\sigma_x}.$$

Отсюда видно, что коэффициент регрессии признака X на признак Y не равен коэффициенту регрессии признака Y на X . Следовательно, коэффициент регрессии является несимметричной мерой связи. Эти коэффициенты позволяют составить уравнения, показывающие, как меняется один признак при изменении другого.

В простейшем случае, когда связь между величинами предполагается прямолинейной, уравнение регрессии может быть записано в виде

$$y = a + bx,$$

где b – коэффициент регрессии Y на X ($b_{y/x}$). Существует ряд методов определения коэффициентов a и b в этом уравнении. Так как нужно найти две неизвестные величины, составляют систему двух уравнений. Наиболее простой метод состоит в решении следующей системы уравнений:

$$\begin{cases} na + b \sum x = \sum y, \\ a \sum x + b \sum x^2 = \sum xy. \end{cases}$$

Оба эти уравнения получают из уравнения

$$a + bx_i = y_i,$$

где x_i – какое-то значение признака X , а y_i – соответствующее ему значение Y . Первое уравнение получают суммированием исходных равенств для каждой пары значений признаков, а второе – суммированием тех же равенств, но предварительно умноженных на x .

Составим такую систему уравнений для конкретных данных. Возьмем 10 экземпляров подростка сосны ($n=10$), у которых определена высота и возраст:

Возраст, лет (x)	5	10	10	15	20	25	5	25	20	25
----------------------	---	----	----	----	----	----	---	----	----	----

Высота, дм (y). 5 5 10 10 15 20 5 15 15 30

По этим данным находим:

$$\Sigma x=150, \Sigma y=130, \Sigma x^2=2750 \text{ и } \Sigma xy=2425.$$

Затем составляем систему уравнений:

$$\begin{cases} 10a + 150b = 130, \\ 150a + 2750b = 2425, \end{cases} \quad \begin{cases} a + 15b = 13, \\ 30a + 550b = 481. \end{cases}$$

Решая ее, находим $b=0.91$; $a=-0.65$. Отсюда получаем уравнение

$$y = -0.65 + 0.91x.$$

Это уравнение дает возможность определять высоту (y) по возрасту подростка. Конечно, в данном случае предположение о прямолинейной связи является слишком грубым, и уравнение может служить лишь для иллюстрации метода регрессии.

В этом уравнении $a=-0.65$. Следовательно, при $x=0$, т. е. в начале роста, высота должна быть равна -65 см. Но это совершенно нереально. Однако такое значение a не свидетельствует о неправильности уравнения. Дело в том, что в наших данных возраст варьирует от 5 до 25 лет, и только в этих пределах применимо полученное уравнение.

Метод регрессий не нашел широкого применения в геоботанике, так как ошибки коэффициентов регрессии часто оказываются слишком большими, что не дает возможности вычислять значение одних признаков, зная другие.

ГЛАВА V ПРИЗНАКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Статистические методы в геоботанике служат прежде всего для объективного количественного описания растительности. Растительные сообщества (основной объект изучения геоботаники) характеризуются большим числом признаков, выражающих различные стороны строения и жизнедеятельности сообществ. В связи с этим в данной главе речь пойдет о том, с помощью какого набора признаков можно достаточно полно описать как отдельные фитоценозы, так и таксономические единицы растительности, как взаимосвязаны отдельные признаки растительности и каковы методы количественной оценки их.

Число признаков такого сложного природного явления, каким является растительное сообщество, бесконечно велико, в связи с чем мы не можем рассмотреть их все даже в самом общем плане. Мы ограничимся лишь теми, которые нашли более или менее широкое распространение в геоботанике. При этом следует отметить, что преобладающую роль среди них играют признаки, описывающие отдельные видовые популяции. Значительно меньше используются признаки, выражающие взаимосвязи видов в сообществе, позволяющие описывать растительное сообщество как определенную систему организмов. Сейчас все более чувствуется необходимость в таких признаках, которые позволили бы более экономно и глубоко описать структуру растительности. В данной главе мы почти не будем касаться признаков, количественное выражение которых пока затруднено.

Наиболее логически стройную систему признаков растительности дал Р. Туомикоски (Tuomikoski, 1942), которой мы и будем здесь в основном следовать, внося в нее некоторые уточнения и дополнения (табл. 38). Он выделяет прежде всего три категории признаков: 1) признаки, касающиеся отдельных пробных площадей (аналитические); 2) признаки, касающиеся классификационных единиц (синтетические); 3) признаки, выявляющиеся при сравнении типов. Это деление совершенно необходимо, так как признак пробной площади и признак таксономической единицы – вещи разные, хотя часть их и совпадает по форме. Каждую из этих категорий Туомикоски делит на признаки, относящиеся к отдельным видам и к сообществам в целом. Все группы признаков делятся на признаки флористические, количественные, качественные и признаки распределения. Деление признаков на качественные и количественные нельзя признать удачным, так как относится скорее к методам, которыми мы выражаем признаки, а не является присущим им свойством. Жизненность – качественный признак, но объективное количественное выражение ее вполне возможно и имеются отдельные попытки (Уранов, 1960) такого, выражения жизненности;

ПРИЗНАКИ, ОТНОСЯЩИЕСЯ К ОТДЕЛЬНЫМ ВИДАМ

Состояние видовой популяции в сообществе (на пробной площади) невозможно охарактеризовать одной величиной. Наиболее простой признак – присутствие вида на пробной площади. В этом случае отмечаются лишь две градации: вид отсутствует и вид присутствует. При дальнейших вычислениях отсутствие вида принимается за нуль, а присутствие – за единицу. Обилие вида при этом совершенно не учитывается. Присутствием вида широко пользуются для характеристики сообществ, особенно западноевропейские геоботаники, учитывая, что этот признак легкий и объективный. Но он все же измеряется с некоторой ошибкой, так как иногда редкий и малозаметный вид может быть пропущен. Нужно учитывать и то, что обычно пробная площадь описывается однократно, а виды развиваются в разное время года и, описывая

сообщества в июне–июле, мы можем пропустить целый ряд эфемеров и эфемероидов. На Западе нередко предпринимаются попытки классифицировать сообщества, основываясь лишь на присутствии видов. Надо сказать, что эти методы не так уж плохи, как кажется на первый взгляд, и в ряде случаев дают вполне удовлетворительные результаты, особенно для сообществ, имеющих большое число видов. Присутствие вида в сообществе говорит о том, что данное местообитание находится в пределах экологической, а точнее, фитоценотической амплитуды данного вида. Но обратное неверно, отсутствие вида в сообществе еще не говорит о том, что для него нет здесь подходящих условий. Нужно помнить, что существуют неполночленные фитоценозы (в данном случае имеются в виду флористически неполночленные фитоценозы; по: Работнов, 1960). Внутри своей экологической амплитуды вид необязательно будет встречаться на каждом участке.

Вполне понятно, что присутствие вида зависит от величины пробной площади. Чем она больше, тем больше вероятность встретить на ней тот или иной вид. В связи с этим совершенно необходимо применять пробные площади, одинаковые по форме и по размеру, когда в качестве характеристики сообществ отмечают присутствие видов.

Таблица 38 Система признаков растительности (по: Tuomikoski, 1942, с добавлениями)

Признаки	Признаки отдельных пробных площадей		Признаки классификационных единиц		Признаки, возникающие при сравнении типов	
	отдельных видов	всех видов в целом	отдельных видов	всех видов в целом	отдельных видов	всех видов в целом
Обилия (количественные признаки)	Присутствие.	Число видов.	Присутствие.	Число видов.	Верность.	Оптимум числа видов.
Флористические	Численность, покрытие, масса, встречаемость.	Общее обилие.	Численность, покрытие, масса, константность.	Общее обилие.	Экологический и фитоценотический оптимумы.	Максимальная продуктивность сообщества.
Распределения	Численности, покрытия, массы.	Общее распределение (гомогенитет).	Распределение видов по ассоциации.	Гомогенность типа.		
Качественные.	Жизненность.	Габитус, экологический спектр.	Экологический спектр ассоциации.			

Наиболее важной фитоценотической характеристикой вида является его обилие. Сам термин «обилие вида» нельзя признать очень удачным. Т. А. Работнов (1962, 1963), возражая против него, отмечает, что в русском языке слово «обилием означает большое количество чего-либо и такие выражения, как «малое обилие», бессмысленно. Но в науке много терминов, которые имеют совсем иное значение, чем в обычном литературном языке. И это не так уж важно, если значение термина строго определено. В данном случае хуже то, что термин «обилие» употребляется в двух значениях. Во-первых, обилие понимается как любая мера, характеризующая массовость вида на данном участке. Следовательно, оно может быть выражено числом особей или побегов, покрытием, весом, объемом растений. Во-вторых, обилие нередко определяется как число экземпляров данного вида, т. е. в более узком смысле. В американской литературе существует еще одно понимание термина «обилие» (abundance) – число найденных экземпляров данного вида, деленное на число площадок, в которых вид встречей (Curtis a. McIntosh, 1950). В англо-американской литературе для обозначения обилия в широком смысле слова широко используется термин «количество вида» (quantity of species). Этот термин очень хорошо передает существо дела, но несколько неудобен, так как в русском языке легко может быть спутан с «количеством видов». В. Н. Беклемишев (1961) пытался ввести его и в русскую литературу.

По-видимому, в настоящее время наиболее целесообразно употребить термин «обилие» лишь в широком смысле слова, рассматривая, его как синоним «количества вида», пока не будет найдено другого, более удачного термина.

Таким образом, обилие может быть выражено разными показателями, хотя и связанными друг с другом, но отнюдь не заменяющими один другой.

1. Численность (или обилие в узком смысле слова) – число особей вида, приходящееся на единицу площади. В англо-американской литературе для обозначения этого понятия обычно применяется термин «плотность» (density). Конечно, во многих случаях приходится определять не число особей, а число побегов или даже листьев. Как правило, численность вида определяется на небольших площадках, распределенных тем или иным способом по площади фитоценоза. В такой форме определение численности является очень трудоемкой операцией. Величина, обратная численности, называется средней площадью (mean area) и представляет среднюю площадь, приходящуюся на одну особь или побег. Понятие о средней площади было впервые введено Х. Килиным (Kyllin, 1926) и сейчас используется довольно широко. Средняя площадь, а отсюда и численность, может быть легко получена с помощью методов измерения расстояний от точки до ближайшей особи или от случайно выбранной особи до ближайшего к ней соседа (подробнее см. в гл. VI).

Кроме большой трудоемкости определения численности, широкому использованию этой меры мешает и то, что особи растений, {как бы мы их не понимали) у разных видов часто совершенно не сравнимы по размерам (см.: Фрей, 1966). Если, скажем, в лесу на какой-то площадке растет пять экземпляров сосны, несколько сот экземпляров черники и несколько тысяч экземпляров *Pleurozium schreberi*, то по этим данным трудно оценить роль каждого вида в строении сообщества. Размеры особей (или других учетных единиц) и у одного вида очень сильно варьируют в зависимости от условий местообитания. Поэтому численность сама по себе не может служить хорошей основой для количественного описания сообществ. К тому же особи у растений часто не имеют такой биологической определенности, как это имеет место у животных.

2. Покры т и е – процент площади, занятой данным видом.

Многими геоботаниками различаются два вида покрытия – истинное и проективное. Первое представляет процент площади, занятой основаниями растений, а второе – процент площади, занятой проекциями надземных частей. Хотя истинное покрытие – более стабильный показатель, проективное покрытие дает более важную фитоценотическую величину, а именно процент площади, используемой тем или иным видом. Фитоценотическая роль вида, по-видимому, наиболее тесно связана именно с проективным покрытием.

Сильное варьирование проективного покрытия по сезонам и по годам, по мнению некоторых геоботаников, снижает ценность этого признака. Но если проективное покрытие – лабильный показатель, чутко отражающий изменение в условиях среды, то это является лишь его достоинством, а отнюдь не недостатком. Мы разделяем имеющееся в литературе мнение, что покрытие – наиболее осязаемое и реальное свойство растительности (Andersen, McCormick, 1962).

Самый серьезный недостаток покрытия – отсутствие методов его определения с малой систематической ошибкой, которые могли бы служить эталонами.

3. Масса вида может быть измерена весом надземных частей растений на единицу площади или их объемом. В большинстве случаев определение веса производится с помощью площадок, травостой с которых срезается, разбирается во видам и взвешивается. Однако вес растений на единицу площади можно получить, зная

численность на единицу площади и средний вес особи. Для получения среднего веса особи необходимо взять достаточно большую случайную выборку, что не всегда легко осуществить. Гораздо удобнее в большинстве случаев использовать для этой цели покрытие. Зная вес вида, соответствующий 1% покрытия, и покрытие вида, легко рассчитать вес на любую площадь. Этот метод широко пропагандировал Л. Г. Раменский (1937, 1966), под руководством которого велась работа по определению проективного веса многих видов растений. Сходный метод используется при обследовании лугов и пастбищ Канады (Браун, 1957; Понятовская, 1964). Разумеется, и вес подземных частей – чрезвычайно важная величина, но определение ее крайне трудоемко и проводится редко. По-видимому, здесь надо отдать предпочтение косвенным методам. Так, например, было показано (Ипатов и Линдемман, 1966), что между весом корней и числом их на единицу площади почвенного разреза существует высокая положительная корреляция. Казалось бы, что вес растений наиболее точно может быть получен путем срезания растений, разбора укосов и последующего взвешивания. Но в ряде методических работ было показано, что этот путь не является самым эффективным. Дело в том, что затраты времени на разбор укосов настолько велики, что практически невозможно определить вес на значительном числе площадок. В связи с этим средний вес с единицы площади, определенный таким путем, имеет большую случайную ошибку, хотя систематическая ошибка отдельного образца невелика. В результате мы получаем среднюю с довольно малой точностью. В общем лучшие результаты можно получить, определяя вес глазомерно на небольших площадках, предварительно проведя серию контрольных определений. Так, было найдено, что при глазомерном определении весовых соотношений между видами на пастбищах с применением рамки 40×40 см, разделенной на четыре квадрата, получается хорошее соответствие с параллельно проведенным учетом веса методом разбора укосов (Naveh et al., 1963). Несколько иная методика была использована М. С. Шуп и Е. Г. Макильвэн (Shoor and McIlvain, 1963). Их метод микроединиц практически заключается в глазомерном определении объема надземных частей растений, что хорошо коррелирует с весом. Они использовали площадки около 0.2 м². Для проверки на каждой десятой площадке брались укосы. Соответствие оказалось очень хорошим, разница обычно не превышала 10%. Но в то же время найдено, что при глазомерном определении веса оценки обычно сгущаются вокруг средней. Площадки с низким весом переоцениваются в среднем на 8%, а площадки с высоким весом недооцениваются на 16%. Для получения среднего веса в фунтах на акр требуется заложить на площади 25 акров от 73 до 193 площадок в зависимости от степени однородности травостоя.

Было предложено также для определения весовых соотношений между видами в травостое использовать метод оценки порядка доминирования по Де Фризу (Mannetje and Nuydock, 1963). Для этого на мелких площадках обычно размером 4–40 дм², глазомерно определяют, какие виды занимают первое, второе и третье места по весу, а затем вычисляют пропорции площадок, в которых каждый вид занимает первое, второе и третье место. Эти пропорции умножают на 70.2, 21.1 и 8.7 соответственно, и их сумма дает процент сухого веса данного вида в травостое. Проверка показала, что различия с истинными величинами составляют не более 2–3%. Разумеется, множители необходимо подбирать для каждого типа травостоя, но в случае интенсивного обследования такая работа вполне себя оправдывает.

Все эти работы показывают в общем одно: после предварительной тренировки средний вес видов на небольших площадках (обычно не более 0.1–0.25 м²) может быть определен глазомерно с достаточной

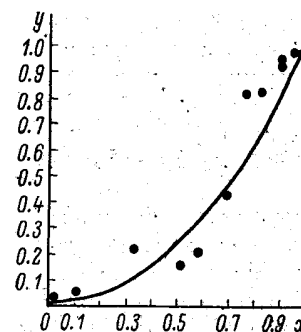


Рис. 14. Зависимость между долей злаков в травостое, определенной с помощью разбора укосов (x), и глазомерными оценками (y) (по: ...)

точностью. Срезание травостоя, последующая разборка укосов и взвешивание должны проводиться лишь для контроля глазомерных оценок.

О. Хунт (Hunt, 1964) показал, что существует высокая положительная корреляция между глазомерными оценками и весовым составом травостоя (коэффициент корреляции в среднем около 0.95). Глазомерные оценки более точно совпадают с сухим весом, чем с сырым, что объясняется опытом работников. В то же время было найдено, что связь между глазомерными оценками и весовыми соотношениями, полученными в результате разбора укосов, нелинейная. Она хорошо описывается полиномом третьей степени, причем наибольшие расхождения наблюдаются при средних значениях (Tiwari et al., 1963; см. рис. 14). Более того, Г. Мартен (Marten, 1964) приводит данные, показывающие, что точность глазомерных оценок состава травосмесей выше, чем при разборе укосов. Дело в том, что глазомерные оценки подтягиваются к средней, и поэтому у них ниже коэффициент вариации.

4. Встречаемость. Эта величина определяется как процент площадок, на которых встречен тот или иной вид вне зависимости от его обилия. По существу встречаемость выражает вероятность встретить данный вид на площадке определенного размера. Она в большей степени, чем другие показатели, зависит от величины площадок и не может быть легко пересчитана на площадки любого размера. В литературе существуют различные мнения о том, что отражает встречаемость: одни считают, что это показатель обилия вида, другие – что показатель характера распределения. В действительности встречаемость в какой-то степени отражает и то, и другое, но в то же время по величине встречаемости мы не можем судить ни о том, насколько обилен вид, ни о том, насколько он равномерно распределен.

Встречаемость обладает одним большим преимуществом, благодаря которому она привлекала внимание многих исследователей, а именно простотой и объективностью определения. Действительно, мы можем довольно быстро и с большой долей уверенности определить, встречается вид на данной площадке или нет. Неоднократно предпринимались попытки переводить данные встречаемости в численность вида. Еще в 1920 г. Г. А. Глизон (Gleason, 1920) вывел формулу для связи частоты с числом особей:

$$F = 1 - \left(1 - \frac{1}{q}\right)^n,$$

где F – встречаемость, q – число площадок, n – общее число особей на них. Позднее (Ashby, 1935; 1948; Blackman, 1935, 1942; Clapham, 1936) было показано, что связь между средним числом особей на площадке (m) и встречаемостью (F) выражается уравнением

$$m = -\log_e (1 - F).$$

Обе формулы можно получить, исходя из случайного распределения видов, но так как эта ситуация встречается крайне редко, их практическая ценность невелика. Правда, и при неслучайном распределении сохраняется прямолинейная зависимость между средней численностью на площадку и логарифмом процентного отсутствия $[-\log_e (1 - F)]$ (Blackman, 1942). Но наклон линии регрессии у каждого вида свой (Clapham, 1936), в связи с чем встречаемость не может быть удобной мерой численности вида. Вычисленная на основе встречаемостей численность довольно точно совпадает с действительной у видов с низкой встречаемостью, но плохо – у видов с высокой встречаемостью (Кеноуг, 1927).

Однако это не препятствует использованию встречаемости в качестве одного из показателей, характеризующих сообщество. Так как встречаемость представляет собой вероятность найти вид на площадке определенного размера, она не может быть

определена для каждой отдельной площадки, и мы не можем изучать варьирование этого показателя по площади сообщества. При необходимости можно использовать метод, который П. Грейг-Смит (Greig-Smith, 1964) называет методом локальной встречаемости (local frequency). Для этого каждую площадку делят на ряд мелких площадочек и отмечают присутствие вида на каждой из них, что дает возможность определить встречаемость для более ограниченной площади и проследить ее варьирование в сообществе.

Хотя все рассмотренные показатели обилия вида довольно тесно коррелируют друг с другом, они имеют разное биологическое значение.

Покрытие, пожалуй, является самой важной фитоценотической характеристикой вида. Оно показывает, какую часть площади использует вид, и с этой точки зрения для нас более интересно проективное покрытие чем истинное. Масса вида показывает, со своей стороны, насколько интенсивно использует вид занятую им площадь. Разумеется, для разных видов соотношения между весом и покрытием могут быть очень различными. Численность вида – менее значимый фитоценотический показатель. Одно лишь число особей очень мало говорит нам о том, какую роль играет вид в сообществе.

Все показатели обилия вида имеют смысл лишь в отношении к определенной площади. Показатели, не отнесенные к единице площади, не имеют никакого фитоценотического значения. Покрытие фактически представляет отношение площади, занятой видом, к общей площади. Вес обязательно нужно делить на какую-то площадь, как и численность вида. Кроме того, речь всегда идет о среднем покрытии, о средней численности и т. п. в пределах какой-то относительно однородной площади.

Между покрытием, весом и численностью одного вида, особенно в пределах одного типа сообществ или близкой группы их существует достаточно тесная корреляция, что позволяет в ряде случаев вычислять вес на основе полученного покрытия или находить численность на основании веса.

На основании анализа 25 площадок по 1 м² И. Пречени (Rrecsenyi, 1957) обнаружил высокую положительную корреляцию между покрытием и весом растений: для *Lotus corniculatus* $r=+0.93$, а для *Dactylis glomerata* $r=+0.87$. Аналогичная работа была проведена у нас В. С. Ипатовым (19626) в широколиственных лесах. Но Ипатов исходил из того, что связь между покрытием и массой надземных органов не прямолинейная, а криволинейная и вычислял не коэффициенты корреляции, а корреляционные отношения. Корреляционное отношение веса к покрытию для *Aegopodium podagraria* оказалось равным 0.96, для *Carex pilosa* – 0.99 и для *Stellaria holostea* – 0.93. Исследовав связь между различными показателями и весом дернин *Festuca stritcta*, И. Пречени (Precsenyi, 1959) нашел, что вес дернин с достаточной точностью может быть найден из уравнения

$$y = 6.50x_1 + 0.72x_2 + 16.38x_3 - 168.99,$$

где y – вес, в кг, x_1 – окружность дернины, в см, x_2 – число побегов в дернине, x_3 – высота дернины, которая определялась как среднее арифметическое из средних высот вегетативных и генеративных побегов. Ввиду того что определение числа побегов в дернине – довольно трудоемкая операция, было составлено уравнение

$$x_2 = 7.84x_1 + 11.33,$$

которое может быть подставлено в предыдущее уравнение.

Естественно, что вес растений – функция не одного покрытия, поэтому точность вычисления веса можно значительно повысить, введя еще и другие показатели. Так, при изучении растительности североамериканских пастбищ было найдено (Johnson a. Reid, 1964), что коэффициент корреляции между покрытием и весом растений равен

+0.69, а коэффициент корреляции веса растений с их покрытием и высотой +0.89. Видимо, высота растений и их покрытие дают довольно точную оценку объема надземных частей растений, что в свою очередь хорошо коррелирует с весом.

Очень часто среди геоботаников существует стремление заменить отдельные показатели обилия вида одной комплексной величиной. С одной стороны, это отражает вполне естественное нежелание пользоваться лишь какой-то одной стороной обилия, а с другой стороны, объясняется трудностью обработки всех этих показателей по отдельности.

Существует довольно большое число таких индексов. В. М. Понятовская и И. В. Сырокомская (1960) используют для характеристики участия вида в строении травостоя несколько индексов «фитоценотической значимости компонентов»: 1) произведение встречаемости на проективное покрытие, 2) произведение встречаемости на вес, 3) произведение проективного покрытия на вес.

Ряд более сложных индексов приводит Каяма (Kajama, 1961):

$$\frac{(F' + C' + D')}{3} w'$$
$$\frac{(F' + C' + D' + H')}{4} w'$$

где F' – встречаемость, D' – численность, C' – покрытие, H' – высота, w' – вес. Все величины в данной формуле относительные, т. е. сумма их для всех видов в сообществе принимается за 100.

С. Пандея (Pandeya, 1961) для сравнения сообществ находит произведение встречаемости на покрытие для каждого вида.

Наиболее широкое распространение получил индекс величины важности, или значимости – importance value – вида, использованный в качестве основы при сравнении сообществ американскими геоботаниками школы Д. Т. Кэртиса (Curtis a. McIntosh, 1951; Brown a. Curtis, 1952). Этот индекс получается суммированием для каждого вида его относительной встречаемости, относительной численности и относительного «доминирования». Относительная встречаемость вида определяется как отношение встречаемости данного вида к сумме встречаемостей всех видов, выраженное в процентах. Аналогично определяется относительная численность видов. Относительное «доминирование» определялось как отношение суммы площадей сечений стволов данного вида к сумме площадей сечений всех стволов на данной пробной площади. Сумма этих величин для всех видов на пробной площади равна 300. Такую величину они считают хорошим показателем фитоценотической роли вида в сообществе.

В последнее время Т. Фрей (1965, 1966) разработал индекс фитоценотической значимости вида, который представляет собой фактически произведение встречаемости на массу вида. Сравнивая значения этого индекса со значениями величины важности для видов ельников, он нашел довольно хорошее соответствие между ними.

В адрес таких индексов был высказан ряд критических замечаний. Так, Грейг-Смит (Greig-Smith, 1957) писал, что способ комбинирования отдельных показателей в общем является довольно произвольным и различные комбинации этих величин могут дать одну и ту же величину важности. То же считает и Т. А. Работнов (1963). В. С. Ипатов (1961) в рецензии на вышеупомянутую работу В. М. Понятовской и И. В. Сырокомской писал, что крупным недостатком этих индексов является отсутствие у них внутреннего содержания.

Еще более резко отзываються о них Ламберт и Дейл (Lambert, Dale, 1965), оценивая их как лишенные теоретических оснований и представляющие псевдонаучную форму приведения данных.

Хотя эти индексы обычно претендуют на то, чтобы отразить «фитоценотическое значение вида в сообществе», они имеют дело лишь с одними показателями обилия. Можно постулировать, что фитоценотическое значение вида определяется его обилием, но, по-видимому, роль вида в сообществе зависит также и от того, насколько он сильно изменяет среду, насколько интенсивен у него обмен веществ и от ряда других показателей. Но самый большой недостаток подобных индексов не в этом. Нельзя складывать или умножать любые количественно выраженные признаки. Сложение допустимо лишь в том случае, когда все слагаемые выражены в одних единицах измерения. Кроме того, в результате математических манипуляций с исходными величинами мы должны получить величины, имеющие реальный смысл. Но что мы получаем, умножив, например, встречаемость на вес? Вряд ли эта величина говорит нам о каких-то действительных свойствах определенной ценопопуляции. Что мы можем сказать о ее свойствах? Что мы можем объяснить с ее помощью?

Но из этого, конечно не следует, что нельзя производить математические операции с такими величинами. Так, например, умножив покрытие на высоту растений, мы получаем величину, характеризующую объем надземных частей. Разделив вес на покрытие, мы получаем величину, характеризующую массу растений на единицу занятой площади – что-то, аналогичное удельному весу. Возможны и более сложные операции, но всегда мы должны получать в результате величины, реальная природа которых может быть объяснена. Произвольное же комбинирование исходных величин никак нельзя считать применением математических методов.

Кроме обилия вида, каким образом оно бы ни было выражено, важным признаком ценопопуляции является характер распределения вида по площади фитоценоза. О том, как оценивается характер распределения видов, подробно говорится в III главе. Нужно сказать, что количественные характеристики распределения крайне редко привлекаются для описания сообществ, и поэтому сейчас еще трудно сказать, какой показатель распределения окажется для этой цели наиболее удобным. Это может быть среднее квадратическое отклонение (σ), коэффициент вариации, коэффициент агрегированности $\left(\frac{\sigma^2}{m} - 1\right)$ или что-нибудь другое. До сих пор такого рода данные почти совершенно не использовались для сравнения сообществ, для оценки их сходства и т. п. Гораздо удобнее использовать в этих целях такие показатели распределения, которые могут быть вычислены для всех видов вне зависимости от их обилия и метода сбора данных. Вполне возможно, что окажется недостаточно одной величины, чтобы полностью описать характер распределения вида. К сожалению, лишь в очень небольшом числе работ приводятся характеристики распределения всех видов сообщества или ассоциации, и материалы, накопленные в этом направлении, крайне скудны.

Характеристики распределения покрытия вида и его численности, разумеется, разные вещи, что необходимо учитывать при сравнении данных. Возможно, получив характеристики распределения численности, покрытия и массы вида, мы сможем сказать очень много о фитоценотических позициях вида в сообществе, но пока такая работа никем не была проведена.

Качественные признаки, касающиеся отдельных видов в сообществе, характеризуют состояние ценопопуляций. Они могут быть выражены и количественно, что до сих пор делалось очень редко, так как эти стороны довольно трудно поддаются количественной оценке. К качественным признакам прежде всего относятся

жизненность вида, которая показывает насколько благоприятны условия для развития и роста особей в данном ценозе. Обычно для этих целей употребляется балловая шкала: 3 – растения проходят полностью весь жизненный цикл, цветут и плодоносят, 2 – растения с неполным циклом развития, но вегетативные органы хорошо развиты, 1 – вегетативные органы развиты слабо. Более точную характеристику ценопопуляции можно получить, определяя возрастной состав популяции и учитывая соотношение возрастных групп по принципам, предложенным Т. А. Работновым (1950). В эту же группу признаков должны войти и другие показатели, характеризующие энергию нарастания массы и скорость размножения, интенсивность физиологических процессов, создание фитосреды и т. п. Количественное выражение всех этих сторон позволит более объективно подойти к проблемам круговорота веществ в биогеоценозе, к динамике их, к установлению характера связи растительности и среды, даст возможность строить математические модели и прогнозировать изменения.

В результате учета всех признаков, касающихся отдельных видов на пробной площади, для каждого вида мы получаем целый ряд величин, которые в совокупности и дают то, что обычно называют фитоценотической ролью вида в сообществе. Выше мы уже говорили, что нецелесообразно заменять этот набор величин какой-то одной, производя искусственное сложение или умножение их. Для такой серии величин в математике существует понятие вектора (упорядоченная система чисел, записанная в виде строки или в виде столбца). Таким образом, мы можем сказать, что фитоценотическая роль вида в сообществе выражается вектором, компонентами которого служат характеристики обилия, распределения и жизненности вида. Например, вектор вида *A* мы можем записать так: *A* (20, 35, 17, 3). При этом нужно еще условиться о месте каждого показателя в векторе. В данном случае мы можем считать, что первая компонента – покрытие, вторая – вес на единицу площади, третья – среднее квадратическое отклонение покрытия, а четвертая – жизненность в баллах. Количество компонент в векторе и их набор определяются целями исследования, расположение же их произвольное.

Преимуществом такой записи фитоценотической роли вида является то, что теперь мы можем использовать для обработки нашего материала весь аппарат высшей алгебры, что значительно расширяет возможности математической обработки. Но подобная работа до сих пор не проводилась и является делом будущего.

ПРИЗНАКИ, ОТНОСЯЩИЕСЯ К ПРОБНОЙ ПЛОЩАДИ В ЦЕЛОМ

Аналогично группе признаков, относящихся к одному виду, мы можем выделить здесь флористические признаки, признаки обилия и распределения, а также и качественные признаки.

1. Флористические признаки – число видов. Число видов, встреченных на определенной пробной площади, является важной характеристикой ее, показывающей в какой-то степени на благоприятность данного местообитания для развития растительности. Количество видов, произрастающих в данном сообществе, – это флористическое богатство его (Корчагин, 1964). Как и другие признаки сообщества, флористическое богатство должно оцениваться по отношению к пробной площади определенной величины.

Естественно, что чем больше пробная площадь, тем больше в общем ее флористическое богатство. Вопрос о соотношении величины пробной площади и числа видов, найденных на ней, давно привлекал внимание геоботаников. Несколькими авторами были предложены разные формулы для описания этой зависимости. Одна из первых таких формул была предложена Аррениусом (Arrhenius, 1921, 1922):

$$\frac{x}{x_1} = \left(\frac{y}{y_1}\right)^n,$$

где y – число видов, найденных на площади x , а y_1 – число видов, растущих на площади x_1 , n – константа, величина которой неодинакова для различных ассоциаций. Если прологарифмировать это уравнение, получим:

$$\log y_1 - \log y = \frac{\log x_1 - \log x}{n}.$$

Из этой формулы следует, что приращение числа видов пропорционально приращению корня га степени из приращения площади.

Иную формулу почти одновременно с Аррениусом предложил Глизон (Gleason, 1922):

$$\frac{\log B - \log A}{\log C - \log A} = \frac{b - a}{c - a},$$

где A – площадь одного квадрата, B – площадь всех квадратов, C – общий размер площади, на которой производится исследование, a – число видов в одном квадрате (среднее), b – общее число видов во всех квадратах, c – общее число видов на всей исследованной площади.

Для того чтобы сравнить эти две формулы, Удобно рассмотреть их в форме, представленной Килином (Kylin, 1926). Формулу Аррениуса он записывает как

$$\log y = \frac{1}{n} \log x + \log p,$$

где y – число видов, x – площадь, n и p – константы (p – число видов на единицу площади). Формула Глизона в этих обозначениях выглядит следующим образом:

$$y = \frac{1}{n} \log x + \log p.$$

В формуле Глизона число видов пропорционально логарифму площади. В отличие от Аррениуса Глизон дает уравнение, в котором увеличение числа видов затухает с увеличением площади, асимптотически стремясь к определенной величине. Формула же Аррениуса предполагает бесконечное увеличение числа видов, что менее правильно, так как в обоих случаях предполагается гомогенность условий среды, т. е. формулы применимы лишь к площадям, находящимся в пределах одного или ряда сходных фитоценозов. Кроме того, Аррениус получал большие квадраты путем объединения мелких, что недопустимо, так как такая группировка выравнивает неправильности распределения, и неудивительно, что ему удалось найти соответствие полученных данных своей формуле. Для этих целей необходимо случайное расположение квадратов всех размеров (Blackman, 1935; Ashby, 1936).

В недавно вышедшей работе А. А. Уранов (1966), однако, считает, что для этих целей наиболее правильно располагать квадраты так, чтобы более мелкие включались в более крупные. Но ценность подобного положения сомнительна. Он исходит из того, что в пределах сообщества имеется ограниченное число абиотически обусловленных микросред и по мере увеличения площади мы можем полностью исчерпать их набор. Число биотически обусловленных микросред определяется числом видов в сообществе. Для зависимости между площадью и числом видов Уранов дает следующую формулу:

$$dy = n \frac{dx}{x} \frac{A - y}{A},$$

где n – коэффициент пропорциональности, откуда следует, что приращение числа видов (dy) пропорционально приращению площади (dx), но обратно пропорционально самой площади (x), это связано с затуханием прироста числа абиотически обусловленных микросред. Кроме того, приращение числа видов пропорционально самому числу видов (y), так как с этим связано число биотически обусловленных микросред. Величина \bar{A} – среднее число видов на площадке при бесконечно большой площади. Видимо, она представляет собой не что другое, как общее число видов в сообществе.

Однако Уранов считает, что \bar{A} не равно общему числу видов в сообществе при бесконечно большой площади (A), которое соответствует уже ассоциации. Действительно, не все виды при увеличении размеров площадок становятся константными, и поэтому $\bar{A} < A$. Спрашивается, на какой площади в таком случае нужно определить \bar{A} ? Величина \bar{A} изменится в зависимости от того, будем мы ее определять на площадках по 100 м² или по 1 га. Это, кажется, самое слабое место в построениях Уранова.

Преобразуя вышеприведенную формулу, Уранов дает следующее уравнение:

$$y = \bar{A} \frac{x^2}{x^2 + b},$$

где b – площадь, на которой среднее число видов равно $0.5 \bar{A}$.

В настоящее время имеются методы, описывающие связь числа видов с площадью на основании определенных закономерностей распределения видов в сообществе по их обилию. Речь об этом пойдет в главе о гомогенитете.

2. Обилие. Общее обилие всех видов в сообществе определяется таким же путем, как и обилие отдельных видов. Методы оценки общей численности массы в принципе являются теми же самыми. Определение встречаемости всех видов вместе обычно не производится, так как растительность обычно образует достаточно густой покров и такая встречаемость будет почти всегда равна 100%. Лишь при определении покрытия возникают некоторые осложнения, так как в связи с перекрыванием отдельных покровов и ярусов общее покрытие всех видов не равно сумме покрытий отдельных видов. В связи с этим иногда вычисляется процент перекрывания как отношение общего покрытия к сумме покрытий всех видов.

Имея данные об общем обилии видов в сообществе и зная обилия отдельных видов, можно определить относительные обилия видов в сообществе. Преимущество таких данных заключается в том, что сумма относительных обилий всегда равна 100, что более четко, чем абсолютные обилия, указывает на роль вида в сложении сообщества. Кроме того, имеются данные о том (Ипатов, 1960), что относительные величины варьируют меньше, чем абсолютные.

3. Распределение всех видов в целом в сообществе может быть изучено и описано теми же средствами, что и распределение отдельных видов. Мы можем найти среднюю биомассу растительного покрова на единицу площади, а затем и ее дисперсию, определить характер ее распределения и т. д. Вполне понятно, что суммарное распределение всех видов может оказаться довольно равномерным, хотя большинство составляющих видов будет распределено крайне неравномерно.

Совокупность распределений отдельных видов в сообществе обуславливает то, что принято называть гомогенитетом сообщества. В связи с большой важностью этого вопроса, ему посвящена особая глава (см. гл. IX).

К признакам распределения можно отнести также и корреляции (сопряженности) между видами. Корреляционная матрица дает нам информацию о том, как соотносятся

виды друг с другом, увязывая отдельные распределения. На основании корреляционной матрицы можно выделить группы видов, встречающихся преимущественно вместе, хотя это сделать не всегда просто. Группы положительно сопряженных видов представляют собой флористическую основу синузий или микрогруппировок.

4. Качественные признаки сообщества в целом. Эта сторона системы признаков в общем разработана еще очень слабо. Сюда прежде всего относятся признаки, характеризующие габитус сообщества, а именно его ярусность, преобладающие жизненные формы, сезонная ритмика. Сюда же относится и степень замкнутости сообщества, под которой понимается сопротивление, оказываемое сообществом внедрению новых видов, а в связи с этим – и степень его устойчивости. Здесь же должны быть оценены соотношение и качественный состав групп видов, выделенных по их экологии, жизненным формам, роли в сукцессионных сменах.

ПРИЗНАКИ КЛАССИФИКАЦИОННЫХ ЕДИНИЦ

Существует глубокая и довольно полная аналогия между признаками отдельных сообществ и признаками растительных ассоциаций и других классификационных единиц. Если характеристики растительных сообществ мы получаем на основании исследования серии мелких площадок, то характеристики ассоциаций мы получаем с помощью ряда крупных площадок. Принципиальная разница здесь только одна – для исследования ассоциации пробные площади должны быть не менее площади выявления.

В связи с этим признаки классификационных единиц не нуждаются в подробных комментариях, и мы остановимся лишь на тех моментах, которые отличают отдельные признаки классификационных единиц от аналогичных признаков растительных сообществ.

Обилие видов и общее обилие определяются в принципе так же, как и для отдельных сообществ. Здесь возникает лишь одна методическая трудность: нужно получить репрезентативную выборку из всех сообществ какой-либо ассоциации или другой таксономической единицы, причем если для одного фитоценоза мы можем предполагать, хотя бы в идеале, наличие пространственной гомогенности, что позволяет нам объединять группы площадок из разных частей фитоценоза в одну выборку, то это, по-видимому, непосредственно неприменимо к растительным ассоциациям. Как показали проведенные нами сравнения (Василевич, 1963а), большинство сообществ одной ассоциации существенно отличаются друг от друга по обилию целого ряда видов. Набор площадок из каждого сообщества по существу представляет собой выборку из особой совокупности. В таком случае средние обилия видов, полученные по 10–20 описаниям, не могут быть экстраполированы прямо на всю совокупность сообществ данной ассоциации.

Признаком, аналогичным встречаемости, для классификационных единиц является константность. Она определяется на основании данных о присутствии вида в серии описаний, относящихся к одной ассоциации или к более высокой таксономической единице. Константность играла очень большую роль в теоретических построениях упсальской геоботанической школы, что, к сожалению, приводило к игнорированию ряда других важных признаков.

Сравнивая константность вида в серии таксономических единиц, получают представление о верности вида, т. е. о большей или меньшей приуроченности его к определенным таксономическим единицам. Понятие о верных видах лежит в основе диагностики ассоциаций в западноевропейской геоботанике (система Браун-Бланке). Детальный анализ понятия верности и его использования для классификации растительности выходит за рамки данной книги. Следует только отметить, что в

использовании верных видов нет того порочного круга, о котором говорилось в нашей геоботанике (Ниценко, 1956; Шенников, 1956). В действительности ассоциации западноевропейской школы устанавливаются на основе групп видов, имеющих сходное распределение по всему изучаемому набору сообществ, а верные виды служат лишь для характеристики ассоциации и для отнесения к ним последующих описаний (Rooge, 1955; Moore, 1962).

Недостатком концепции верных видов является то, что они, как правило, имеют довольно узкое географическое применение и в то же время далеко не всегда являются константными в пределах индицируемой ими ассоциации. Сама методика выделения ассоциаций в системе Браун-Бланке не является полностью объективной со статистической точки зрения.

Существует несколько методов статистической оценки верности вида. Х. Пфайфер (Pfeiffer, 1954) предложил определять верность, исходя из процентного постоянства данного вида во всех ассоциациях, где этот вид встречается (за 100% принимаются все ассоциации), для чего можно использовать и количественные оценки обилия вида. Одновременно с ним Д. Гудол (Goodall, 1953b) ввел показатель, показывающий степень приуроченности вида к тому или иному таксону. Этот показатель вычисляется по следующей формуле:

$$\frac{\left(a - \frac{1}{2}\right)(b + d)}{\left(b + \frac{1}{2}\right)(a + c)} - 1,$$

где введены обычные обозначения таблицы 2×2: a – число описаний, в которых присутствует данный вид в I таксоне, b – число описаний, в которых он присутствует во II таксоне, $(a+c)$ и $(b+d)$ – общее число описаний в I и II таксонах соответственно. Вводить к a и b поправку, равную 1/2 необязательно, тогда формулу можно записать в более простом виде:

$$\frac{a(b + d)}{(a + c)b} - 1.$$

Отсюда ясно, что этот показатель представляет собой отношение встречаемостей вида в двух сравниваемых таксонах минус единица. Если вид одинаково часто встречается в обоих таксонах, этот показатель равен нулю. С увеличением степени верности вида он возрастает до неопределенно большой величины. Можно сравнивать один какой-то тип сообществ со всеми остальными, пользуясь этой же формулой. Для оценки достоверности приуроченности вида Гудол рекомендует использовать метод χ^2 . Интересный подход к количественной оценке верности разработал венгерский геоботаник П. Юхач-Наги (Juhacz-Nagy, 1965). Он предложил рассматривать не только верность вида определенному типу сообществ, но и, наоборот, верность типа сообществ виду. Тип сообществ абсолютно верен виду, когда только один этот вид встречается в сообществе. В качестве меры обоих типов верности Юхач-Наги использует энтропию. Так, для оценки степени верности вида используется формула

$$F(H)_{P, c} = -\log_2 \frac{S_j}{Q}$$

где S_j – число таксономических единиц растительности, в которых встречается j -тый вид, а Q – общее число таксономических единиц. Аналогично для какого-либо таксона имеем

$$F(H)_{pop} = -\log_2 \frac{S_k}{r},$$

где S_k – число видов в k -той таксономической единице, а r – общее число видов.

Средняя верность по всей совокупности видов определяется по формуле

$$F(\bar{H})_{P.C} = \log_2 Q - \frac{1}{Qr} \sum [S_j \log_2 S_j + (Q - S_j) \log_2 (Q - S_j)].$$

Средняя энтропия для всех типов сообществ находится как

$$F(\bar{H})_{pop} = \log_2 r - \frac{1}{Qr} \sum [S_k \log_2 S_k + (r - S_k) \log_2 (r - S_k)].$$

Первая из этих формул показывает по существу степень своеобразия флоры данных таксонов (в среднем), а вторая является мерой их флористической обособленности. Эта в общем одна и та же сторона растительности, рассматриваемая с разных точек зрения.

ГЛАВА VI

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МЕТОДОВ ОПИСАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Методика описания растительности должна находиться в строгом соответствии с методами обработки материалов, а то и другое должно определяться поставленными целями и характером растительности. В этой главе мы рассмотрим различные методы описания растительности с точки зрения того, какие показатели можно получить с помощью каждого из них, а также каковы достоинства и ограничения в их применении. Мы не будем касаться чисто технической стороны дела, так как это уже выходит за рамки данной книги. Подробнее о том, как закладывать и описывать площадки, трансекты, а также о приборах и оборудовании можно прочесть в книге Д. Браун (1957) и в статье В. М. Понятовской (1964).

1. Метод площадок, или метод квадратов, как часто называют его в англо-американской литературе, безотносительно к тому, имеют дело с квадратными площадками или же с прямоугольными или круглыми. Это самый старый и наиболее распространенный способ описания растительности. Подавляющее большинство геоботанических данных получено с помощью этого метода. Впервые он был использован в 1839 г. Ф. Тецманом для изучения растительности Таврических степей (пит. по: Дохман и Пороховник, 1953). Большим достоинством метода квадратов является его методическая простота и наглядность результатов. Показатели, полученные этим методом, могут быть легко пересчитаны на любую площадь. Если на площадках отмечать лишь присутствие видов, мы получаем данные по встречаемости или константности. На площадках можно определять число особей или побегов, покрытие, вес надземных и подземных частей растений и другие признаки сообществ. С помощью метода площадок можно изучать характер распределения видов, корреляции между ними и между видами и средой. Но у метода площадок есть один принципиальный недостаток, который и заставил геоботаников искать другие методы описания растительности. Дело в том, что, каковы бы ни были размеры и форма площадок, все они являются участками, искусственно вырезанными из растительного покрова. С границами площадок обычно не совпадают естественные границы в растительности. Когда систематики изучают какие-либо виды растений, они имеют дело с дискретными в принципе объектами. Хотя у растений не всегда легко определить, где кончается одна особь и начинается другая, все же для большинства признаков совершенно ясно, на чем их измерять. Если границы особей трудно различить, в качестве объекта исследования берут побеги или колонии особей (в микробиологии). Для геоботаника дело обстоит значительно сложнее, так как растительность варьирует непрерывно и очень часто отсутствуют резкие границы как между фитоценозами, так и между микрогруппировками в пределах фитоценозов. В связи с этим какими бы до величине площадками мы ни пользовались, всегда существует опасность, что такая площадка окажется неоднородной, так как будет включать несколько группировок растений. Правда, существуют методы, позволяющие выбирать размеры площадок более объективно, но и они не снимают вероятности описать гетерогенный участок.

В главе о характере распределения видов мы говорили о методе, позволяющем находить размеры элементов мозаики растительного сообщества. Конечно, подобные данные нужно учитывать при выборе размеров площадок, но следует помнить, что этот метод дает возможность определить лишь средний статистический размер элементов мозаики, а варибельность их может быть довольно высокой. Отсюда часть площадок и после этого может оказаться гетерогенной, а другая часть будет включать несколько

элементов мозаики. При исследовании межвидовых сопряженностей некоторые авторы (Уранов, 1935; Bray, 1956) предлагают использовать круглые площадки, размер которых равен площади, на которую распространяется влияние особи, а центр находится в центре особи. Но и в этом случае нельзя избежать гетерогенных площадок, так как площади влияния разных особей различны и к тому же довольно трудно определить их границы.

Однако чаще всего исследуемую площадь ограничивают одним фитоценозом, который рассматривается как более или менее гомогенный. Конечно, после того как проведено описание площади, ее гомогенность можно оценить статистически. При выборе формы и величины площадок обычно руководствуются требованием получить наиболее узкие доверительные границы для средней арифметической с наименьшей затратой времени.

Еще в 1932 г. А. Р. Клефэм (Clapham, 1932) показал, что у площадок, имеющих отношение сторон 1:8, дисперсия для числа побегов примерно в два раза меньше, чем у квадратов. Это объясняется тем, что вытянутая площадка пересекает больше элементов фитоценоза, поэтому величины обилия, полученные на таких площадках, будут ближе к среднему. Следовательно, используя вытянутые площадки, мы можем получить более точную среднюю по сравнению с квадратами при одинаковом числе площадок. Но с увеличением отношения сторон растет отношение периметра к площади, за счёт чего возрастает так называемый краевой эффект, т. е. возрастает доля растений, в отношении которых возникают сомнения, растут они на площадке или уже за ее границами. Наиболее удобное отношение сторон, по Клефэму, равно 1:8 или 1:16. В дальнейшем этот вывод неоднократно подтверждался (Bormann, 1953), хотя некоторые получали и противоположные результаты. Так, при исследовании кустарниковых сообществ из *Leptospermum scoparium* и *Leptospermum ericoides* в Новой Зеландии оказалось, что прямоугольники с отношением сторон 16:1 дают большую дисперсию, чем квадраты (Meurers a. Chapman, 1953). Однако Грейг-Смит (Greig-Smith, 1964) считает, что их данные в действительности показывают большую дисперсию у квадратов.

В последнее время большая работа в этом направлении была проведена американскими геоботаниками (van Dyne et al., 1963). Они показали, что наименьшую дисперсию и коэффициент вариации дают круглые площадки. Хорошие результаты дают также вытянутые прямоугольные площадки, а квадраты оказались самой неудобной формой площадок с этой точки зрения. Величина площадок, по их данным, также оказывает влияние на результаты. При определении урожайности площадки в 2 кв. фута (около 0.18 м²) дали меньший средний вес растений (7.8±0.3 г/кв. фут), чем площадки по 1 кв. футу (9.1±0.7 г). Эта разница, по мнению авторов, объясняется различным отношением периметра к единице площади.

При выборе величины площадок, кроме получения достаточно точной средней с минимальными затратами времени, необходимо учитывать еще и другие моменты. Так, если мы исследуем встречаемости видов, оптимальный размер площадки должен быть таков, чтобы встречаемости разные видов сильно отличались (Gleason, 1920). При слишком малом размере площадки встречаемости всех видов будут малы, а при слишком большом – будут стремиться к 100% для всех видов.

Наиболее подходящим размером площадки часто считают тот, который дает встречаемость 63–86% для наиболее обильного вида. Кроме того, необходимо получить встречаемость не менее 5% для 95% всех видов (Hyder et al., 1965), в связи с чем приходится закладывать площадки двух размеров: мелкие – для обильных видов и крупные – для редких видов.

Р. Вигерт (Wiegert, 1962) для площадок каждого размера вычислял величину $C_r V_r$, где C_r – относительные затраты времени на описание одной площадки, а V_r – дисперсия при данном размере площадок, деленная на дисперсию при размере площадок, принятом за единицу. С увеличением размера площадок дисперсия будет уменьшаться, но зато будет возрастать время, необходимое для описания одной площадки. Для вычисления относительных затрат времени Вигерт дает следующую формулу:

$$C_r = \frac{C_f + xC_v}{C_f + C_v},$$

где C_f – затраты времени, не зависящие от размеров площадки (переходы, взвешивание и т. п.), C_v – затраты времени на срезание и разборку травостоя с единицы площади, x – размер площадки. Оптимальным размером площадок считается тот, который дает минимум $C_r V_r$. Такими площадками, по данным Вигерта, оказались площадки около 0.2 м².

На большом числе мелких площадок видовой состав сообщества выявляется довольно полно. Так, в североамериканской прерии на площади 50×100 футов (464.5 м²) был зарегистрирован 31 вид. В 500 площадках по 3×3 дюйма (58 см²) было найдено 14 видов, а в 500 площадках по 24×24 дюйма (0.37 м²) было найдено уже 29 видов (Hyder et al., 1963).

По-видимому, в большинстве случаев наиболее удобными будут площадки размерами от 0.01 до 1 м² и с соотношением сторон от 1:5 до 1:2. Нужно отметить, что все, сказанное выше, относится в основном к работам, цель которых – получение обилий видов. Для работ по изучению характера распределения или сопряженностей между видами требования к размерам площадок могут быть и иными.

2. Бесплощадочные методы (методы измерения расстояний). В связи с тем, что площадка, какой бы формы и размера она ни была, представляет искусственно ограниченный участок растительности, у геоботаников возникло стремление найти методы, исключаящие условность в выборе учетной единицы. Таким путем появились методы измерения расстояния между растениями или между растениями и случайно выбранными точками. Эти методы позволяют получать показатели, не зависящие от величины учетных площадок.

Впервые эти методы были широко использованы американскими геоботаниками школы Дж. Т. Кэртиса. Но независимо от них методы измерения расстояний использовал С. В. Викторов (1947). Он измерял расстояния от одного растения до всех других экземпляров того же вида, с которыми его можно было соединить прямыми линиями, не пересекающими других экземпляров этого вида. Измерялось не менее 100 расстояний для каждого вида. Затем составлялись кривые распределения расстояний. Викторов показал, что в сходных условиях местообитания виды обнаруживают значительное сходство распределений.

В настоящее время существует несколько методов измерения расстояний (Cottam a. Curtis, 1956).

а. Измерение расстояния от точки до ближайшей особи (closest individual method, рис. 15). Как и для всех последующих методов, точки, от которых измеряется расстояние, должны быть выбраны случайно. Чаще всего для этих целей используются трансекты, вдоль которых точки закладываются через равное или случайное число шагов. Измерив определенное число таких расстояний, находят среднюю арифметическую его, а затем вычисляют среднюю площадь M , приходящуюся на одну особь. Как было показано эмпирически (Cottam et al., 1953) и теоретически (Morisita, 1954), среднее расстояние от точки до ближайшей особи (\bar{r}) равно $1/2\sqrt{M}$. Отсюда

$M=4(\bar{r})^2$. Зная среднюю площадь, приходящуюся на одну особь, можно легко рассчитать среднее число особей на единицу площади:

$$D = \frac{1}{M}.$$

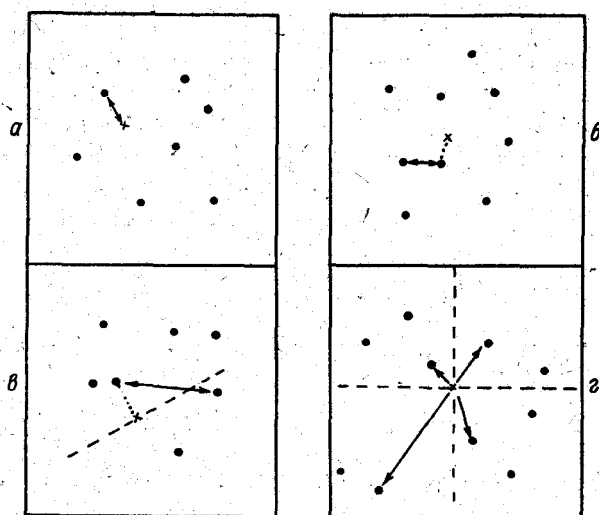


Рис. 15. Методы измерения расстояний для оценки численности видов.

а – измерение расстояний от точки до ближайшей особи; *б* – измерение расстояний до ближайшего соседа; *в* – метод случайных пар растений; *г* – метод квадрантов (объяснения в тексте).

Если среднее расстояние от точки до ближайшей особи равно 15 см, то $M=4 (0.15 \text{ м})^2=0.09 \text{ м}^2$ и $D=\frac{1}{0,09 \text{ м}^2}=11.1$ особи на квадратный метр.

б. Измерение расстояния до ближайшего соседа (nearest neighbour method, рис. 15). Оценивается расстояние от каждой особи в популяции до ее ближайшего соседа. Многие из этих величин дублируются, так как если первая особь является ближайшим соседом второй, то и вторая часто является ближайшим соседом первой. Морисита (Morisita, 1954) показал, что в случайной популяции среднее расстояние между ближайшими соседями равно $0.5\sqrt{M}$. Кларк и Эванс (Clark a. Evans, 1954) независимо пришли к тем же результатам. В том случае, когда выбирается особь, ближайшая к намеченной точке, и от нее измеряется расстояние до ближайшего соседа, не сохраняются условия полной рандомизации, и в этом случае среднее расстояние равно приблизительно $0.6\sqrt{M}$.

в. Метод случайных пар растений (random pairs method, рис. 15), предложен в 1949 г. Котэм и Кэртис (Cottam a. Gurtis, 1949). Он широко применялся и применяется американскими геоботаниками при описании лесной растительности. При работе этим методом в поле по компасу определялось случайное направление трансекты (азимут между 1 и 360 определялся по таблице случайных чисел) и на ней через равные расстояния закладывались точки. Затем находили дерево, ближайшее к этой точке, и определяли расстояние от него до другого ближайшего к нему дерева, находящегося вне угла в 160° , биссектрисой которого служит линия от точки к первому дереву. Этот метод от предыдущего как раз и отличается тем, что расстояние измеряется лишь до ближайшей особи вне угла исключения (exclusion angle). Угол в 160° получен Котам и Кэртис эмпирически. Позднее было найдено, что существует прямолинейная зависимость между средним расстоянием и величиной угла исключения в диапазоне от 0 до 260° (Cottam et al., 1953). Поэтому сейчас используют угол исключения в 180° , что

значительно проще при работе в поле. Среднее расстояние, полученное таким методом, равно $0.8\sqrt{M}$.

Обычно при описании древостоя таким методом американские исследователи ограничивались измерением 40 расстояний, на основе которых затем вычислялось среднее число деревьев на единицу площади.

По данным Шанкса (Shanks, 1953), метод случайных пар дает значительно завышенную сумму площадей сечений, для того чтобы избежать этого, он предлагает производить логарифмическую трансформацию данных, т. е. заменять среднюю арифметическую средней геометрической. Последняя, как известно, всегда меньше.

В литературе имеются указания, что метод парных деревьев завышает долю крупных деревьев в насаждении, им нельзя работать, когда виды деревьев в насаждении сильно отличаются по диаметру (Rice a. Penfound, 1955).

г. Метод квадрантов. Другим методом, получившим широкое распространение, является так называемый метод квадрантов (point-centered quarter method, см.: Cottam a. Curtis, 1956). Направление трансекты и расположение точек на ней находится точно так же, как и при работе предыдущим методом. Затем площадь вокруг каждой точки делится воображаемыми линиями на четыре квадранта (углы в 90°). Одна из линий идет вдоль хода трансекты, а другая – перпендикулярна к ней. На стержне, который устанавливается в выбранной точке, имеются перпендикулярные отметки, облегчающие проведение этих линий. В каждом квадранте выбирается ближайшее к точке растение, измеряется расстояние от него до стержня и записывается его вид. На следующей точке вся процедура повторяется. Было показано (Cottam et al., 1953), что среднее расстояние между точкой и растениями всех видов равно квадратному корню из средней площади, приходящейся на одно растение. Отсюда можно найти общую численность всех видов, приходящуюся на единицу площади, разделив величину исследованной площади на квадрат среднего расстояния от точки до растения. Затем находят плотности отдельных видов, исходя из их встречаемости. Для того чтобы получить достаточно точные данные, нужно отметить не менее 30 особей каждого вида (Cottam a. Curtis, 1956).

Применив этот метод для изучения растительности прерий, Р. Дикс (Dix, 1961) нашел, что, используя 50 точек, достоверные данные можно получить лишь для двух–трех наиболее обильных видов, поэтому он предлагает проводить анализ сообщества по фазам: сначала определяется расстояние до двух–трех наиболее обильных видов, затем – для трех–четырех других и т. д.

Метод измерения расстояний позволяет относительно быстро найти среднее число особей (или побегов), по крайней мере важнейших видов. Сравнивая этот метод с методом площадок, В. Т. Пенфаунд (Penfound, 1963) нашел, что на 100 точках в прерии было встречено 22 вида, а на 50 площадках по 0.1 м^2 на том же участке – 47 видов. Но метод площадок потребовал для работы 40 человеко-часов, а метод измерения расстояний – лишь 15. Он также отметил, что методы измерения расстояний не дают никакой информации о покрытии или биомассе видов. Для того чтобы получить такого рода данные, он срезал каждое растение, расстояние до которого измерялось, и определял его сухой вес.

д. Метод подвижного квадранта (the wandering quarter method) был разработан недавно А. Дж. Кетэна (Catana, 1963). Начальная точка для трансекты выбирается случайно, затем находится ближайшая к этой точке особь, лежащая внутри угла в 90° , биссектрисой которого служит направление трансекты, от нее измеряется расстояние до ближайшего соседа в пределах этого угла в 90° . Потом второе растение становится центром квадранта, и от него измеряется расстояние до ближайшего растения и т. д.

(рис. 16). Этот метод лучше использовать для каждого вида по отдельности, но можно и для всех сразу. От предыдущих методов измерения расстояний он отличается тем, что здесь мы получаем непрерывную цепь измеренных расстояний, а это более удобно для исследования характера распределения видов.

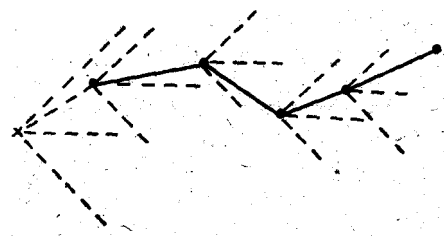


Рис. 16. Метод подвижного квадранта

(объяснения в тексте).

Метод квадрантов является лишь частным случаем метода измерения расстояний от точки до ближайшего растения. Число секторов, в пределах которых измеряется расстояние, может быть любым. Можно измерять расстояние до одного ближайшего растения, до двух, четырех, шести и т. д., деля площадь вокруг точки на соответствующее число равных секторов.

Все вышеприведенные методы измерения расстояний дают в общем сходные результаты. Проверив их на искусственных моделях (листах миллиметровой бумаги, где распределение и число точек определено заранее), Котэм и Кэртис (Cottam a. Curtis, 1956) показывают, что в том случае, когда действительная средняя площадь; приходящаяся на одно растение, равна 1001.72 мм², измерение расстояния от точки до ближайшей особи дает ее величину в 1048.46, измерение расстояния до ближайшего соседа – 990.99, метод случайных пар – 1032.98 и метод квадрантов – 1027.20 мм². Можно считать, что совпадение между всеми методами вполне удовлетворительное. Метод измерения расстояний до ближайшей особи дает наивысший коэффициент вариации, а метод квадратов – наиболее низкий. Для того чтобы получить среднее число особей на единицу площади с точностью в 10% ошибка среднего расстояния должна быть не более 4.65%. Для этого нужно в большинстве случаев менее 40 расстояний, измеренных методом квадрантов, и более 100 измерений от точки до ближайшей особи (Cottam a. Curtis, 1956).

Морисита (Morisita, 1957) показал, что более точные оценки численности можно получить, измеряя расстояние не до ближайшего растения в каждом секторе, а до второго, третьего и т. д. В этом случае число растения на площадь π единиц (при $r=1$) определяется с помощью следующих величин:

$$m_1 = \frac{n-1}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^k \frac{1}{r_{ji}^2},$$

$$m_2 = \frac{k(nk-1)}{N} \sum_{i=1}^N \frac{1}{\sum_{j=1}^k r_{ji}^2},$$

где n – порядок измеряемых расстояний (до которого растения измерялось расстояние), k – число секторов вокруг каждой точки, N – число точек, r – величины расстояний, r_{ji} – расстояние от i -той точки до n -го ближайшего растения в j -том секторе. m_0 – оценка числа растений на площадь π единиц, $m_0 = (m_1 + m_2)/2$, когда $m_1 < m_2$ и $m_0 = m_1$, когда $m_1 > m_2$.

По этой формуле можно получить неискаженную оценку численности, если $n \geq 3$, а $k \geq 4$.

Работая этим методом, Лейкок (Laycock, 1965) пришел к выводу, что он непригоден для исследования сообщества в целом, но им довольно легко можно получить характеристики обилия немногих основных видов.

Все методы вычисления численности по данным расстояний основываются на случайном распределении особей, а этого в большинстве случаев нет. Поэтому методы измерения расстояний могут дать искаженную оценку численности. Метод Морисита (измерение расстояния не до первого растения) дает удовлетворительные результаты и при неслучайном распределении растений. Хотя методы измерения расстояний на первый взгляд кажутся очень объективными, ряд моментов обуславливает у них довольно существенную систематическую ошибку. Во-первых, экземпляры растений во многих случаях не занимают точку на поверхности почвы, а имеют определенный диаметр и не всегда правильную форму. В связи с этим не всегда легко решить, до какой точки нужно измерять расстояния. Во-вторых, особи растений не всегда легко различимы.

Эти методы нуждаются в дальнейшей методической разработке, что позволило бы более ясно очертить сферу возможного их применения. Но уже сейчас ясно, что они могут быть использованы для оценки численности деревьев в лесах и дерновинных злаков и полыней в степях и пустынях. Для многих же жизненных форм эти методы совершенно неприменимы.

Методы измерения расстояний не имеют принципиальных преимуществ перед методом площадок при определении численности растений, хотя, по имеющимся данным, они менее трудоемки. Основное их достоинство заключается в том, что они дают возможность получать характеристики распределения и корреляции между видами, свободные от условностей, связанных с величиной учетной площадки. Для этих целей методы измерения расстояний следует использовать всегда, когда есть возможность.

3. Точечный метод. Стремясь уменьшить субъективизм в оценках обилия вида на площадках, обычно уменьшают размеры площадок, и логическим завершением этой тенденции является сведение площадки к точке. Этот метод был разработан в 20-х годах рядом новозеландских геоботаников и широко применялся ими при обследовании кормовых площадей для практических целей (Levy, Madden, 1933). Для описания растительности точечным методом обычно пользуются рамкой, на которой укрепляются 10 металлических игл, расположенных через 2 дюйма. При опускании игл на почву отмечаются виды, которых коснулась игла. На основе данных, полученных этим методом, можно определить несколько различных величин:

- 1) покрытие отдельных видов, определяющееся как процент точек, на которых отмечено присутствие того или иного вида;
- 2) участие вида в травостое; если принимать во внимание все касания, учитывая, что при одном опускании иглы вид может коснуться ее несколько раз, отношение числа касаний данного вида к общему числу касаний даст величину, показывающую участие вида в травостое по объему надземных частей.

Вначале казалось, что точечный метод дает исключительно объективные данные о покрытии видов, так как здесь мы имеем дело с отметками касания того или иного вида и субъективизм в оценках, таким образом, введен к минимуму. Но уже в 1952 г. Д. Гудоллом (Goodall, 1952b) было показано, что в связи с тем, что иглы имеют определенный диаметр, а не являются математическими точками, возникают значительные ошибки в определении покрытия точечным методом. Так, по его данным, покрытие *Spinifex hirsutus* было определено в 42.5% с помощью игл диаметром 1.84 мм

и в 61.0% с помощью игл 4.75 мм. Соответствующие данные для *Ehrharta erecta* равны 87.0 и 93.5%, а для *Ehrharta longifolia* – 22.5 и 37.5%. Дж. Вилсон (Wilson, 1963) нашел, что эта ошибка тем больше, чем меньше размеры листьев, так как при оценке касаний мы отмечаем, что растение коснулось иглы, когда оно касается и ее края, а, поэтому мы определяем не площадь листа, а площадь листа плюс полосу вокруг нее, равную по ширине диаметру шпильки (рис. 17) Величина ошибки равна отношению этих площадей. При диаметре шпильки в 2 мм она равна 10–30% в зависимости от вида растений. Если лист имеет форму эллипса с длиной l и шириной b , а диаметр шпильки равен d , величина ошибки равна

$$\frac{100d}{lb} (d + l + b).$$

Но так как форма и размеры листьев, а также их положение варьируют очень сильно, в связи с чем меняется величина проекции, по этой формуле не представляется возможным вычислить точную, величину ошибки. Но нужно всегда учитывать, что для растений с мелкими листьями завышение величины покрытия будет более значительным.

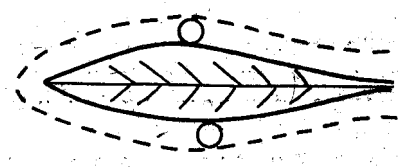


Рис. 17. Влияние диаметра иглы на ошибку определения покрытия точечным методом.

Прерывистая линия – граница фактически оцениваемой площади листа; кружки – поперечное сечение иглы.

Для того чтобы снизить величину такой ошибки, нужно применять более совершенную технику. В частности, можно использовать оптический визир, сконструированный Д. У. Гудолом и Р. Е. Уинквортом (Winkworth, Goodall, 1962), хотя и он не избавляет полностью от такой ошибки. Другой возможный прием – отмечать касания растений лишь заостренным концом иглы (Radcliffe a. Mountier, 1964). Кроме того, нужно иметь в виду, что не всегда совершенно ясно, коснулось растений шпилька или нет. Это происходит из-за колебаний растений при опускании шпильки, при движении исследователя, а также при ветре. В. С. Ипатов (1962а) считает, что такие сомнения возникают примерно в 40% случаев.

Все это показывает, что точечный метод также не свободен от ошибок и субъективизма, но все же он может давать достаточно точные данные, если учитывать эти моменты. В качестве крайней величины ошибки можно привести данные Монтье и Редклифа, (Mountier a. Radcliffe, 1964), о том, что один наблюдатель оценил покрытие *Anthoxanthum odorata* в 4%, а другой на той же площадке – в 14% .

Количество точек, которое нужно описать, чтобы получить достаточно точные величины, обычно равно нескольким сотням. Так, Леви и Мадден (Levy, Madden, 1933) считали, что для того, чтобы определить покрытие лишь доминирующих видов, достаточно описать 100 точек, до если нужно учесть и второстепенные виды, потребуется 400–500 точек. Другие авторы считают, что даже для учета соотношения основных видов требуется 300–400 точек (Crocker a. Tiver, 1948). В. С. Ипатов (1962а) нашел, что достаточно описать около 250 точек, чтобы получить среднюю величину покрытия с ошибкой около 5–10% покрытия. Конечно, необходимое количество точек находится в тесной связи со степенью варьирования растительности, поэтому неудивительно, что в отдельных случаях требуется не менее 1400 точек (Whitman a. Siggeirsson, 1954).

Затраты времени на работу точечным методом сравнительно невелики, они значительно меньше, чем для метода линейного пересечения или метода площадок, а результаты получаются довольно близкие к данным, полученным в результате разбора и взвешивания укосов, что было принято за контроль (Winkworth et al., 1962; Naveh et al., 1963), но в ряде случаев точечный метод дает завышение участия разнотравья в травостое до 9%.

Использование рамки с 10 иглами хотя и ускоряет работу, не является безупречным приемом с точки зрения репрезентативности получаемой выборки. В случае неоднородного распределения какого-либо вида отдельные шпильки не имеют равной вероятности отметить этот вид. Поэтому в случае менее однородной растительности необходимо увеличивать расстояние между иглами (Robinson, 1955).

Точечный метод измеряет покрытие растений, но само покрытие можно определить несколькими способами, в/связи с чем меняется и методика его определения. Так, П. В. Рю (Roux, 1963) рассматривает три разных способа определения покрытия:

- 1) проективное покрытие без учета просветов в проекции крон растений (canopy-spread) – отмечается касание в том случае, когда игла попадает внутрь периметра кроны, безотносительно к тому, коснется она растения или нет.
- 2) проективное покрытие учетом просветов в кронах (canopy cover) – это площадь, которую затеняют растения при вертикальном положении источника света, касание отмечается в том случае, когда игла касается надземных частей растений;
- 3) покрытие основаниями растений (basal cover), иногда называемое истинным покрытием – отмечаются касания в пределах периметра основания растений.

С помощью точечного метода можно измерять не только покрытие, но и общую площадь надземных частей, для чего измеряются контакты Иглы с растениями не только в вертикальном, но и в горизонтальном положении. Вертикально стоящие листья при обычном точечном методе получают невысокие оценки из-за их малого проективного покрытия. Исходя из предположения, что листья наклонены по всем направлениям равномерно, можно определить общую площадь надземных частей на единицу объема по следующей формуле (Wilson, 1959):

$$F = \sqrt{\frac{\pi^2}{4} F_v^2 + F_{h0}^2},$$

где F – Общая площадь надземных частей, F_{v0} и F_{h0} – число контактов на единицу длины в вертикальном и горизонтальном направлениях, а $\frac{\pi^2}{4}$ – константа, равная 2.47.

В вертикальном и горизонтальном направлении измерения проводились через 1 см. Вилсон проверил эту формулу на двух видах, *Trifolium repens* и *Lolium multiflorum*, и нашел, что определению F этим способом очень хорошо соответствует истинному (разница не более $\pm 2.5\%$).

Несколько позднее Вилсоном (Wilson, 1960) был предложен другой метод определения площади листьев на единицу объема. Вместо вертикальных и горизонтальных спиц все спицы располагаются под углом β к горизонтальной плоскости. Зная угол наклона листьев α , из данных касаний можно найти действительную площадь листьев. Но так как α варьирует очень сильно даже на одном уровне в травостое, вряд ли этим методом можно получить достаточно точные данные.

В работе Филип (Philip, 1965) это варьирование угла наклона листьев уже учитывается, но пока остается открытым вопрос о точности результатов.

Несмотря на все недостатки и возможные ошибки, этот метод определения площади надземных частей растений является единственным, пригодным для широкого использования. Он несравненно менее трудоемок, чем все остальные методы определения площади листьев. С его помощью можно получить определения с достаточно большим числом повторностей, что может послужить основой для сравнения типов растительных сообществ по этому показателю.

Оценивая точечный метод в целом, следует сказать, что он является, одним из наиболее удобных приемов определения покрытия растений. Ошибки, возникающие вследствие диаметра иглы, не так существенны, если цель работы заключается в сравнении сообществ, так как эта ошибка примерно константна для каждого вида и изменения в композиции сообщества таким путем могут быть оценены довольно точно.

Для изучения характера распределения видов точечный метод, на наш взгляд, не является перспективным. Неоднократно предпринимались попытки сравнивать распределение числа игл в рамке, которых коснулся тот или иной вид, с биномиальным распределением. Формально такая процедура вполне допустима, но нужно иметь в виду, что рамка из 10 игл настолько неточно отражает композицию растительности в данном месте, что случайное варьирование, связанное с систематической ошибкой метода, может затемнить истинный характер распределения вида. Под систематической ошибкой рамки мы здесь понимаем ошибку в оценке покрытия вида по 10 иглам.

Точечный метод также малопригоден для изучения межвидовых сопряженностей. Причина в общем та же – большая систематическая ошибка отдельного наблюдения. Г. Ярантон (Yarranton, 1966) предлагает отмечать вид, которого коснулась игла, и второй вид, ближайший к этой точке, а затем анализировать сопряженности. Но такого рода работу трудно осуществить в поле, не вводя ряд субъективных моментов, и поэтому ценность этого метода пока довольно сомнительна.

4. Метод линейного пересечения представляет собой такой путь получения количественных данных, когда площадка сужается до линии. Работа этим методом заключается в том, что на исследуемом участке закладывается ряд трансект, ширина которых принимается равной нулю. На этих трансектах отмечают длину участков, занятых особями разных видов. Суммируя длины участков, занятых отдельными видами, и деля сумму на общую длину трансект, мы получаем величины, характеризующие покрытия видов.

По сравнению с точечным методом метод линейного пересечения даёт более низкие значения обилия (Whitman a. Siggeirson, 1954; Winkworth et al., 1962), Эта разница является следствием двух причин: 1) завышения покрытия точечным методом из-за влияния диаметра иглы, 2) пропуска касаний с малой длиной при работе методом линейного пересечения. Метод линейного пересечения, по-видимому, может дать хорошие результаты при описании разреженных сообществ, где основную массу дают дерновинные растения. Работая этим методом, мы вынуждены считать, что на каких-то участках линейкой трансекты вид имеет покрытие 100%, что вводит некоторую ошибку в оценку покрытия. В связи с этим метод линейного пересечения малопригоден для работы в сообществах, где растения разных видов перемешаны одно с другим (Greig-Smith, 1964).

Этот метод довольно успешно был применен для определения покрытия крон деревьев (Andresen, McCormick, 1962), когда определялась длина проекций крон деревьев по трансектам.

Большим достоинством этого метода является то, что его можно легко использовать и для изучения варьирования растительности, вычисляя дисперсию между трансектами или между частями одной трансекты, и для изучения сопряженностей между видами.

Подводя итог довольно краткому анализу методов описания растительности, нужно сказать, что метод площадок, несмотря на его принципиальные недостатки, до сих пор остается основным методом геоботанических исследований.

ГЛАВА VII

КОЭФФИЦИЕНТЫ СХОДСТВА

Проблема качественной оценки или количественного определения сходства между объектами чрезвычайно важна в любой науке. Классификация любых объектов является отражением наших знаний о них, а классификация обычно строится на основании сходства объектов друг с другом. Чем более сходны какие-либо объекты, тем ближе помещаем мы их в классификационной системе.

Разумеется, объекты, очень сходные в одних частях, могут быть несходными в других, и тогда нам необходимо решить, какие стороны объекта мы считаем более существенными, более важными для классификации. В применении к фитоценозам этот вопрос можно поставить так: что более сходно, фитоценозы, имеющие одинаковые доминирующие виды, но отличающиеся набором второстепенных видов, или фитоценозы, имеющие близкий флористический состав, но разные доминирующие виды. Могут, конечно, возразить, что этот вопрос довольно праздный, так как доминирующие виды и свойства местообитания определяют флористический состав, а потому фитоценозы, сходные в одном отношении должны быть сходными и в другом. Это верно, но лишь отчасти. Связь между доминантами и общим флористическим составом фитоценоза, конечно, имеется, но она лишь коррелятивная. При каждом наборе доминирующих видов имеется определенная амплитуда варьирования флористического состава, и наоборот, при сравнительно постоянном видовом составе могут быть разные доминирующие виды. Каждый внимательный геоботаник хорошо знаком с такого рода фактами.

Этим я хочу показать, что проблема количественного выражения сходства фитоценозов не может быть решена как чисто математическая задача, она требует серьезного внимания со стороны геоботаников и выяснения многих чисто геоботанических моментов.

В настоящее время вокруг проблемы сходства между различными биологическими объектами разгорелись жаркие споры. Создано целое направление числовой таксономии (numerical taxonomy,) имеющее многочисленных приверженцев и противников. Принципиальное различие между числовой и нечисловой таксономией, как пишет Х. Хайзер (Heiser, 1966), заключается в том, что первая пытается избавиться от субъективизма в выборе признаков и границ между категориями. Но результаты обоих направлений часто бывают очень сходными.

Первая попытка количественного выражения сходства сообществ принадлежит Жаккару (Jaccard, 1901). В качестве коэффициента общности он рассматривал отношение числа видов, общих двум описаниям, к общему числу видов в обоих описаниях. Выраженная в процентах, эта величина может принимать значения от 0 до 100%.

Этот метод получил широкое применение в геоботанике, так как он дает простое и ясное представление о степени флористического сходства сообществ. Но так как при таком подходе совершенно не учитываются обилия видов, этот метод, если его использовать как единственный, непригоден для количественного анализа растительности (Ashby, 1935). Формула, по которой Жаккар определял степень сходства, записывается так:

$$K = \frac{c}{a + b - c} \cdot 100\% \quad (1)$$

где c – число видов, общих двум описаниям, a – число видов в первом описании и b – число видов во втором описании.

В настоящее время гораздо шире используется другая формула коэффициента сходства (Sorensen, 1948):

$$K = \frac{2c}{a + b}. \quad (2)$$

Эта формула была выведена независимо целым рядом ученых, в связи с чем в литературе можно встретить самые разные указания на приоритет.

Эти формулы дают неодинаковые результаты. Действительно, положим $a=15$, $b=20$ и $c=15$. Тогда по формуле (1) получим

$$K = \frac{15 \cdot 100}{20} = 75\%,$$

а по формуле (2)

$$K = \frac{30 \cdot 100}{35} = 86\%.$$

Хотя эти две формы записи не эквиваленты, пользоваться можно с равным правом той и другой. Последняя формула удобнее тем, что для нее Я. Фалински (Falinski, 1958) составил номограммы и таблицы, облегчающие вычисление коэффициентов сходства.

Использование лишь присутствия видов для определения сходства, естественно, не могло удовлетворить геоботаников, и поэтому уже в 1920 г. Г. А. Глизон (Gleason, 1920) предложил использовать частоты видов для вычисления коэффициентов сходства. Позднее эту формулу в несколько видоизмененном виде применяли многие геоботаники для оценки сходства сообществ (Renkonen, 1938; Culberson, 1955; Bray a. Curtis, 1957; Clausen, 1957; Dix a. Butler, 1960; Loucks, 1962; Christensen, 1963; Ramsay, 1964, и др.).

При вычислении сходства они основывались не на абсолютных величинах встречаемостей видов, а на относительных. Сумма встречаемостей всех видов в описании принимается за 100 и вычисляется процент, который составляет встречаемость каждого вида от суммы встречаемостей всех видов. А затем при сравнении двух описаний для каждого вида берется меньшая относительная частота, эти величины суммируются и таким путем получают коэффициент сходства. В этом случае $a=100$, $b=100$ и формула (2) приобретает более простой вид:

$$K = \frac{2c \cdot 100}{200} = c,$$

где c – сумма меньших относительных частот по каждому виду в двух сравниваемых описаниях.

Рассмотрим на конкретном примере вычисление коэффициента сходства по этой формуле. В табл. 39 приведены частоты (встречаемости) видов в двух описаниях, полученные с помощью 25 площадок по 1 м². Сумма частот в первом описании равна 122, а во втором – 129. Приняв эти суммы за 100% для соответствующих описаний, находим относительные частоты, которые приведены в третьей и четвертой колонке табл. 39. Так, например, для *Vaccinium vitis-idaea* во втором описании получаем

$$\frac{12 \cdot 100\%}{129} = 9\%.$$

Таблица 39 Вычисление коэффициента сходства между двумя описаниями суммированием наименьших относительных частот

Вид	Частоты		Относительные частоты		Наименьшие относительные частоты
	первое описание	второе описание	первое описание	второе описание	
<i>Calluna vulgaris</i>	25	25	20	19	19
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	24	12	20	9	9
<i>Melampyrum pratense</i>	10	–	8	0	0
<i>Carex ericetorum</i>	1	–	1	0	0
<i>Deschampsia flexuosa</i>	11	–	9	0	0
<i>Calamagrostis epigeios</i>	4	–	3	0	0
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	–	1	0	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	–	1	0	0
<i>Empetrum nigrum</i>	1	–	1	0	0
<i>Luzula pilosa</i>	1	–	1	0	0
<i>Polytrichum juniperinum</i>	9	1	7	1	1
<i>Cladonia sylvatica</i>	5	25	4	19	4
<i>Cladonia rangiferina</i>	11	25	9	19	9
<i>Cladonia pixidata</i>	7	3	6	2	2
<i>Cladonia gracilis</i>	4	–	3	0	0
<i>Dicranum undulatum</i>	6	10	5	8	5
<i>Cetraria islandica</i>	1	4	1	3	1
<i>Polytrichum piliferum</i>	–	7	0	5	0
<i>Cladonia coccifera</i>	–	2	0	2	0
<i>Pleurozium Schreberi</i>	–	9	0	7	0
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	–	5	0	4	0
<i>Cladonia alpestris</i>	–	1	0	1	0
	122	129	100	99	50

Сумма относительных частот во втором описании оказалась равна не 100, а 99 из-за ошибок, связанных с округлением результатов. Складывая наименьшие относительные частоты для каждого вида, мы получаем $K=50$.

Аналогичным путем можно вычислять коэффициент сходства, используя не встречаемость видов, а их покрытие или какие-либо другие характеристики.

В 1928 г. Кульчинский (Kulczynski, 1928) ввел иной коэффициент сходства, основанный также на встречаемости видов. Его коэффициент записывается в виде следующей формулы:

$$V = \frac{100}{4} \left(\frac{Z_s + Z_{s'} - Z_d}{Z_s} + \frac{Z_s + Z_{s'} - Z_d}{Z_{s'}} \right),$$

где Z_s – сумма всех величин встречаемости видов в первом сообществе, $Z_{s'}$ – сумма всех величин встречаемости видов во втором сообществе, а Z_d – сумма разниц во встречаемости всех видов. Кульчинский использовал обычную пятибалльную шкалу встречаемости: 1 – для видов, встречающихся менее, чем в 20% площадок, 2 – 20–40% и т. д. Вычисления по этой формуле несколько более трудоемки, чем по предыдущей. Особых достоинств она не имеет, и поэтому в настоящее время ею не пользуются.

При вычислении коэффициента сходства, когда учитывается лишь присутствие видов или их встречаемость и обилие выражается в довольно грубой шкале, малообильные виды вносят большую долю в величину коэффициента сходства. Так, например, если мы оцениваем обилие по пятибалльной шкале, доминирующий вид у нас приравнивается фактически к четырем-пяти редким видам. К тому же редкие виды часто бывают довольно случайными компонентами в ценозе в том смысле, что они

могут отсутствовать или присутствовать, фактически не меняя сообщество. Исходя из этого, Э. В. Раабе (Raabe, 1952) предложил основывать вычисление коэффициентов сходства не на всем флористическом составе сообщества, а лишь на флористических характерных комбинациях видов (Floristisch-charakterischen Arten-Kombination). Под последними он понимает следующее: в каждом сообществе есть определенное среднее число видов i , если расположить виды в порядке их константности, число видов с наибольшей константностью, равное среднему числу видов, и образует характерную комбинацию видов. При сравнении двух сообществ принимаются во внимание лишь виды характерных комбинаций. Коэффициент сходства определяется суммированием разниц в показателях для каждого вида и делением его на число видов. Для того чтобы вычисление коэффициентов сходства можно было проводить на основе характерных комбинаций видов, в пределах фитоценоза нужно закладывать серию мелких площадок, что дает возможность найти среднее число видов на площадку и расположить виды в порядке убывания их встречаемостей. Более удобен этот метод для определения сходства между ассоциациями, когда для каждой из них мы имеем несколько описаний.

Польский орнитолог Б. Яблонски (Jablonski, 1964) также считает более правильным и логичным при вычислении индекса сходства основываться лишь на более частых видах, так как таким путем исключаются виды птиц, случайно залетающие в данный биотоп.

С. Пигнатти и Ф. Менгарда (Pignatti a. Mengarda, 1962) предлагают находить характерную комбинацию видов для изучаемой серии описаний, а затем – сходство каждого описания с этой комбинацией видов по формуле

$$x = \frac{c \cdot 100}{a + (b - c)},$$

где a – число видов в характерной комбинации, b – число видов в сравниваемом описании и c – число общих видов. Затем можно найти средний коэффициент сходства для ассоциации, что может служить мерой ее вариабельности. Этот метод удобен тем, что он значительно сокращает вычислительную работу. Так, имея 100 описаний, нам нужно найти лишь 100 коэффициентов сходства их с характерной комбинацией видов, в то время как сравнивая каждое описание с каждым, нужно было бы вычислить 4950 коэффициентов. Такой способ можно использовать и при решении ряда классификационных задач.

В 1957 г. Л. Кох (Koch, 1957) предложил довольно простой метод оценки флористического сходства целой серии описаний. Свой показатель он называет индексом биологической дисперсии (index of biotal dispersity). Если S – общее число видов в n описаниях, а S_1, S_2, \dots, S_n – число видов в соответствующих описаниях, то индекс биологической дисперсии, по Коху,

$$IBD = \frac{(T - S)}{(n - 1) S} 100,$$

где $T = \sum_{i=1}^n S_i$, т. е. сумме S_1, S_2, \dots, S_n . Если все описания совершенно не имеют общих видов, то $T=S$ и $IBD=0$. В том случае, когда все виды во всех описаниях одинаковы, $T=100\%$. Это довольно удобная мера суммарной общности серии сообществ. При $n=2$ эта формула превращается в коэффициент общности Жаккара.

В последние годы получил широкое распространение метод, согласно которому измеряется не степень сходства объектов, а степень их различий. С теоретической точки зрения последнее имеет преимущества, так как любое изучаемое множество объектов, как бы широко оно ни было, обычно имеет большое число общих признаков.

При исследовании сходства, мы в принципе обязаны учитывать все общие признаки, а при исследовании различий их можно не принимать во внимание, если они остаются константными на всем изучаемом множестве.

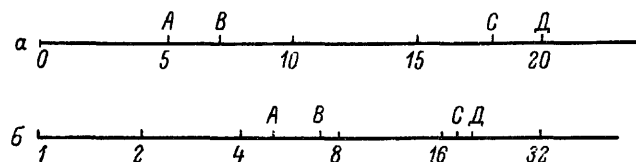


Рис. 18. Одномерное расположение сообществ по их урожайности, в ц/га

a – арифметическая шкала; *б* – логарифмическая шкала.

Меру различия между объектами часто рассматривают как расстояние между ними в многомерной системе координат. Это в свою очередь также дает большие преимущества, так как позволяет привлекать для анализа различий мощный математический аппарат высшей алгебры и геометрии. Некоторое увеличение трудоемкости вычислений, связанное с этим, часто компенсируется богатой добавочной информацией.

Каким же образом можно построить многомерную систему координат, чтобы ее можно было использовать для оценки сходства сообществ? Для начала рассмотрим систему, состоящую лишь из одной оси. Предположим, что мы желаем выяснить сходство ряда площадок лишь в отношении одного признака – их урожайности. Для этого построим ось урожайности, проградуировав ее, скажем, в центнерах на га (рис. 18, *a*). Затем расположим на этой оси описания площадок в соответствии с их урожайностью. Очевидно, что чем более одинакова урожайность у двух площадок, тем ближе друг к другу они будут находиться на этой оси. Поэтому мы можем использовать расстояние между ними как меру их сходства в отношении данного признака. Площадка *A* имеет урожайность 5, а площадка *B* – 7 ц/га. Таким образом, расстояние между ними оказывается равным 2 ц/га. Площадка *C* имеет урожайность 18, а площадка *D* – 20 ц/га. Расстояние между ними также 2 ц/га. Мы, конечно, можем считать, что *A* и *B* сходны в такой же степени, как *C* и *D*. Но можно считать, что разница в урожайности в 2 ц/га имеет разный смысл при урожайности в 5 и 20 ц/га, что различия в урожайности в 18 и 20 ц/га менее существенны, чем различия в урожайности в 5 и 7 ц/га. Но обе точки зрения будут одинаково правомочны до тех пор, пока мы не условимся о точном понимании сходства. Действительно, у нас есть все основания считать одну и ту же абсолютную разницу в урожайности более существенной при низкой урожайности, чем при высокой, и чтобы отразить этот момент при оценке сходства, нам нужно изменить градуировку шкалы. Возможно построение целого ряда таких шкал, и пока мы не знаем точно и количественно фитоценотической значимости той или иной величины урожайности, выбор конкретной шкалы будет в известной мере субъективен.

И на данном этапе работы мы будем строить наиболее простые шкалы, полагаясь на то, что “простые отношения между объектами суть самые естественные” (Лаплас). Мы можем проградуировать ось урожайности так, чтобы положение площадки на оси определялось не абсолютной величиной урожайности, а скажем, логарифмом ее при основании 2 (рис. 18, *б*). В таком случае $\log_2 5 = 2.32$ и $\log_2 7 = 2.81$, отсюда расстояние между площадками *A* и *B* в новой координатной системе равно 0.49 ед. $\log_2 18 = 4.18$, а $\log_2 20 = 4.33$ и расстояние между площадками *C* и *D* равно 0.15 ед. Мы видим, что теперь расстояние между площадками *A* и *B* стало примерно в три раза больше, чем между *C* и *D*. И теперь одна и та же абсолютная разница в урожайности становится более существенной при низкой урожайности, чем при высокой. Некоторым может показаться, что здесь мы совершили совершенно искусственное, формальное

преобразование и конечные числа уже ничего не имеют общего с реальными величинами урожайности. Но по существу эти две шкалы являются совершенно равноправными. В первом случае мы предполагаем, что различия между площадками пропорциональны абсолютной величине разницы в урожайности, а во втором, – что эти различия пропорциональны логарифму урожайности при основании 2, т. е. что при каждом возрастании разницы в два раза различия увеличиваются на единицу.

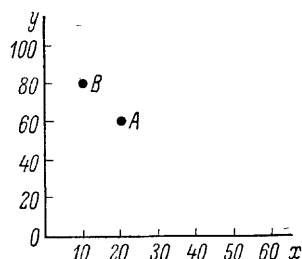


Рис. 19. Двумерное расположение сообществ по сомкнутости древостоя (y) и покрытию нижних ярусов (x), в %.

Но, разумеется, в большинстве случаев наши объекты отличаются друг от друга не одним признаком, а целой совокупностью их, и поэтому необходимо измерять расстояние между ними не в одномерном пространстве, как в предыдущем случае, а в многомерном.

Рассмотрим теперь систему из двух признаков (осей). Предположим, что мы хотим выяснить сходство ряда описаний на основании двух признаков: сомкнутости древостоя и покрытия (суммарного) нижних ярусов. Построим систему из двух координатных осей (рис. 19). По оси абсцисс будем откладывать покрытие нижних ярусов, а по оси ординат – сомкнутость древостоя. Наши описания будут располагаться на плоскости, образованной осями, в соответствии с величинами этих двух признаков. Так, например, описание Л, имеющее покрытие нижних ярусов 20% и сомкнутость древостоя 0.6 (60%), отстоит от оси ординат на 20 единиц и от оси абсцисс – на 60 единиц. Расстояние между двумя точками на плоскости находится по общеизвестной формуле аналитической геометрии:

$$D = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2},$$

где x_1 и x_2 – значения признака X у сравниваемых объектов, а y_1 и y_2 – соответствующие значения признака Y . Отсюда расстояние между объектами A и B , изображенными на рис. 19,

$$D = \sqrt{(20 - 10)^2 + (60 - 80)^2} = \sqrt{500} = 22.36.$$

Чем меньше это расстояние, тем более сходными мы можем считать сравниваемые описания по данным признакам. Разумеется, и в этом случае выбор шкалы признаков имеет большое значение.

Когда мы сравниваем объекты по большому числу признаков, расстояние между двумя объектами, представляющими точки в n -мерном пространстве, определяется по формуле

$$D_{12} = \sqrt{(x_{11} - x_{12})^2 + (x_{21} - x_{22})^2 + \dots + (x_{n1} - x_{n2})^2},$$

где x_{11} и x_{12} – значения первого признака в первом и втором описаниях, Первый значок у x означает номер признака, а второй – номер описания. В общем виде x_j – значение j -того признака в i -том описании. Эту формулу можно записать в более сжатом виде:

$$D_{12}^2 = \sum_{j=1}^n (x_{j1} - x_{j2})^2,$$

где $\sum_{j=1}^n$ означает, что производится суммирование по всем признакам.

Естественно, что чем более полно нами учтен набор признаков, тем более точно мы оценим расстояние между сравниваемыми объектами. Кроме того, большое значение имеет шкала, по которой мы будем измерять величины признаков.

Сравним этим методом два конкретных описания растительности (табл. 40).

Мы можем принимать во внимание лишь присутствие или отсутствие вида в описании, и тогда виды, присутствующие в описании, получают оценку 1, а отсутствующие 0. Найдем расстояние между описаниями №№ 50 и 57, исходя лишь из присутствия видов. Естественно, что если какой-либо вид присутствует в обоих описаниях, разница по этому виду равна 0, и нам нужно фактически лишь найти число видов, по которому описания отличаются. В данном случае

$$D^2 = \sum_{j=1}^n (x_{j1} - x_{j2})^2 = 30 \quad \text{и} \quad D = 5.48.$$

Максимально возможная разница между этими описаниями, очевидно, будет в том случае, когда описания не совпадут ни по одному виду, т. е.

$$D^2 = 37 + 39 = 78, \quad D = 8.83.$$

Мы видим, что различия между этими двумя описаниями оказались весьма значительными.

Если мы будем принимать во внимание покрытие видов, то прежде всего нам следует условиться, как поступать с отметками “плюс”, которые получило большое число видов. Их, конечно, можно считать равными 0, принимая, что покрытие этих видов крайне мало. Мы же избрали другой путь и стали считать, что условно $+ = 0.5\%$ покрытия. Отсюда расстояние между описаниями 50 и 57

$$D^2 = (40 - 60)^2 + (0.5 - 0)^2 + (50 - 45)^2 + \dots = 675.75$$

и

$$D = 25.99.$$

Максимально возможное расстояние между этими описаниями

$$D^2 = 40^2 + 60^2 + 10^2 + 10^2 + \dots = 10331.75, \quad D = 101.6.$$

Мы видим, что в этом случае расстояние между двумя сравниваемыми фитоценозами очень далеко от максимального, и мы можем считать, что эти фитоценозы весьма сходны. Противоположность выводов в первом и втором случаях не должна вводить в заблуждение, она несколько не дискредитирует оба метода определения сходства. Дело в том, что в первом случае мы рассматриваем лишь сходство флористического состава, а во втором – принимаем во внимание и обилие видов. Естественно, что в последнем случае величину расстояния определили в основном различия по нескольким обильным видам. Можно, конечно, рассматривать эти показатели как равноценные, но отражающие разные стороны строения фитоценоза.

Таблица 40 Вычисление коэффициента сходства как расстояния в многомерной системе координат

Вид	№ описания		d	d^2
	50	57		
<i>Pinus silvestris</i>	40	60	20.0	400.00
<i>Alnus incana</i>	10	10	0.0	0.00
<i>Betula pubescens</i>	+	+	0.0	0.00
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	+	0.0	0.00
<i>Rhamnus frangula</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Oxalis acetosella</i>	50	45	5.0	25.00
<i>Deschampsia caespitosa</i>	10	+	9.5	90.25
<i>Fragaria vesca</i>	2	2	0.0	0.00
<i>Veronica chamaedrys</i>	2	+	1.5	2.25
<i>Potentilla erecta</i>	1	+	0.5	0.25
<i>Anemone nemorosa</i>	1	+	0.5	0.25
<i>Pleurozium Schreberi</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Rhytidadelphus triquetus</i>	10	+	9.5	90.25
<i>Luzula pilosa</i>	+	+	0.0	0.00
<i>Prunella vulgaris</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Viola sp.</i>	+	+	0.0	0.00
<i>Melampyrum pratense</i>	+	+	0.0	0.00
<i>Geranium silvaticum</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Trientalis europaea</i>	+	1	0.5	0.25
<i>Ranunculus acer</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Geum rivale</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2	2	0.0	0.00
<i>Poa palustris</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Hylocomium proliferum</i>	5	10	5.0	25.00
<i>Ranunculus auricomus</i>	+	+	0.0	0.00
<i>Carex hylaea</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Melica nutans</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Dryopteris spinulosa</i>	2	2	0.0	0.00
<i>Circaea alpina</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Moeringia trinervia</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Mnium sp.</i>	2	-	2.0	4.00
<i>Rubus saxatilis</i>	+	2	1.5	2.25
<i>Dicranum undulatum</i>	+	+	0.0	0.00
<i>Ranunculus repens</i>	+	-	0.5	0.25
<i>Ramischia secunda</i>	+	+	0.0	0.00
<i>Agrostis vulgaris</i>	1	+	0.5	0.25
<i>Juniperus communis</i>	-	+	0.5	0.25
<i>Majanthemum bifolium</i>	-	+	0.5	0.25
<i>Solidago virgaurea</i>	-	+	0.5	0.25
<i>Veronica officinalis</i>	-	+	0.5	0.25
<i>Rubus idaeus</i>	-	+	0.5	0.25
<i>Dactylis glomerata</i>	-	+	0.5	0.25
<i>Pyrola rotundifolia</i>	-	+	0.5	0.25
<i>Dryopteris filix-mas</i>	-	5	5.0	25.00
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-	+	0.5	0.25
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-	2	2.0	4.00

Вид	№ описания		d	d^2
	50	57		
<i>Pinus silvestris</i>	40	60	20.0	400.00
<i>Carex digitata</i>	–	+	0.5	0.25
<i>Hieracium umbellatum</i>	–	+	0.5	0.25
<i>Knautia arvensis</i>	–	+	0.5	0.25
<i>Lycopodium clavatum</i>	–	+	0.5	0.25
<i>Rhodobryum roseum</i>	–	+	0.5	0.25
<i>Lysimachia vulgaris</i>	–	+	0.5	0.25

В то же время удобнее иметь один показатель, который учитывал бы сходство и по обилию видов, и по флористическому составу, а для этого нужно как-то снизить роль обильных видов в оценке расстояния и соответственно повысить роль малообильных видов. Можно, конечно, использовать логарифмическую шкалу обилия или покрытия, но она для этих целей не совсем удобна. Во-первых, при покрытии менее 1% логарифмы покрытия будут отрицательными величинами. Это само по себе еще не вносит серьезных осложнений, но, учитывая, что для малообильных видов имеем довольно неопределенную оценку “плюс”, мы не можем точно найти ее логарифм, а при величине менее единицы величина логарифма меняется быстро, внося серьезную ошибку в вычисление коэффициентов сходства. Во-вторых, в случае отсутствия вида его обилие равно нулю, а логарифм нуля не имеет реального смысла. Потому необходимо искать другую основу для шкалы.

В том случае когда мы принимали во внимание лишь присутствие вида в фитоценозе, мы фактически рассматривали обилие вида в шкале A^0 , где A – обилие вида. Отсюда при любом обилии, отличном от нуля, мы давали виду оценку “единица”. С учетом же обилия вида мы имели дело со шкалой A^1 , т. е. в формулу сходства у нас входило покрытие вида без всяких изменений. Но если при A^0 мы совершенно не учитываем обилия вида, а при A^1 несколько обильных видов почти полностью определяют коэффициент сходства, можно принять простое компромиссное решение: использовать шкалу $A^{1/2}$, т. е. работать не с абсолютными величинами обилия, а с квадратными корнями из этих величин. Такая шкала не более искусственна, чем ранее употреблявшиеся. В ее защиту можно привести следующий аргумент: фитоценотическая значимость вида в сообществе пропорциональна не абсолютной величине покрытия, а корню квадратному из нее, т. е. при увеличении покрытия, скажем, в четыре раза, его фитоценотическое значение возрастает только в два раза.

Это положение, разумеется, представляет собой определенную схематизацию. Более правильно было бы считать, что фитоценотическая значимость вида определяется A^n , где $0 < n \leq 1$ и n может иметь разные значения для разных видов. Но у нас пока нет никаких данных, позволяющих определить эту величину.

Произведя трансформацию покрытий по этому правилу, мы получаем расстояние между описаниями №№ 50 и 57, равное 6.20, а максимально возможное расстояние равно 17.45.

Расстояние между точками в пространстве может измеряться не только по формуле

$$\delta = \sqrt{(x_1 - y_1)^2 + (x_2 - y_2)^2 + \dots}$$

В математике существуют и другие определения расстояния (Шрейдер, 1963), например:

$$\delta = |x_1 - y_1| + |x_2 - y_2| + \dots$$

Принципиальное различие между этими двумя формулами заключается в том, что в первом случае мы измеряем длину гипотенузы, а во втором – сумму длин катетов. Второй метод чаще используется тогда, когда объекты при изменении двигаются в многомерной системе координат именно по катетам. При использовании лишь присутствия видов для оценки сходства между сообществами вполне допустимо измерять и сумму длин катетов, так как в этом случае изменение сходства происходит скачком размером в 1, соответствующим появлению или исчезновению одного общего вида.

Многие коэффициенты сходства по существу исходят из второй формулы. Возьмем, например,

$$K = \frac{2c}{a + b} 100.$$

Здесь в числителе – число общих видов, а в знаменателе – число видов в первом и втором описаниях. Определение величины коэффициента здесь проводится путем сравнения списков видов и суммированием совпадений в первой степени, а не различий. Это в принципе дает тот же результат.

$$FRF = \frac{c}{a + b - c}$$

Суммируя разницы, мы получили бы $(100-K)$. Так поступает, например, Хухи (Huheey, 1965), вычисляя величину, а затем находя $D=1-FRF$.

В связи с тем, что эти коэффициенты измеряют сумму длин катетов, а не длину гипотенузы, они менее удобны для графического изображения расположения фитоценозов, а также и для аналитического изучения распределения.

Виттекер (Whittaker, 1952) рассматривает величину процентной разницы (percentage difference)

$$\frac{\sum |a - b|}{A + B}.$$

Она связана с коэффициентом сходства следующим соотношением:

$$\frac{2 \sum \min(a, b)}{A + B} = 1 - \frac{\sum |a - b|}{A + B}.$$

В данном случае лучше сравнивать относительные оценки участия вида. Таким путем Виттекер предлагал оценивать и сходство видов (их экологических амплитуд).

Брей и Кэртис (Bray a. Curtis, 1957) использовали для построения ординации сообществ величину $C_{\max}-C$, где C_{\max} – максимальный коэффициент сходства между сообществами, найденный в данной серии, а C – коэффициент сходства данной пары сообществ. Однако произведенная проверка показала (Austin a. Orloci, 1966), что эта величина не годится как мера расстояния между объектами. Ее основные недостатки: 1) два каких-либо описания могут иметь расстояние, равное нулю, но не быть идентичными, когда $C_{jh}=C_{\max}$; 2) для этой величины не выполняется правило треугольника, т. е. сумма двух сторон необязательно будет больше третьей стороны.

В последнее время был разработан еще один индекс сходства, так называемый неметрической коэффициент (Williams a. Lance, 1965; Ducker et al, 1965). Он вычисляется по формуле

$$\frac{\sum_j |x_{1j} - x_{2j}|}{\sum_j (x_{1j} + x_{2j})},$$

где x_{1j} и x_{2j} – обилия j -го вида в двух сравниваемых сообществах. В том случае, когда учитывается лишь присутствие видов, он превращается в

$$\frac{b + c}{2a + b + c},$$

где обозначения соответствуют таблице сопряженности 2×2 . Отсюда становится ясной его аналогия с обычным коэффициентом сходства по присутствию видов.

Кроме упомянутых выше коэффициентов сходства, в литературе можно найти целый ряд других формул, с помощью которых оценивается сходство сообществ. Так, например, С. Пандея (Pandeya, 1961) использует для вычисления сходства произведение встречаемости на покрытие для каждого вида. В. Д. Лопатин (1965) предлагает ряд формул, состоящих из двух сомножителей:

$$1) a = \frac{\sum m}{2M - \sum m},$$

где $\sum m$ – сумма медиан весовых процентов всех видов сравниваемых площадок, а $M=100$, т. е. сумме весовых процентов всех видов на площадке;

2) второй множитель может принимать различный вид, например:

$$d = \frac{S_0}{S}, \quad d_{18} = \frac{S_0}{2S_{ma} - S_0}, \quad d_{20} = \frac{S_0}{S_m - S_{m>0}},$$

где S_0 – количество общих видов, S – общее количество видов, $S_{m>0}$ – количество видов, встречающихся на большинстве площадок (медиана больше нуля), S_m – медиана числа видов, S_{ma} – средняя арифметическая числа видов на площадке.

Эти формулы составлены В. Д. Лопатиным для нахождения среднего сходства целой серии площадок. Он ставил своей задачей проследить изменение сходства в ходе изменений сеяного луга и подбирал такую комбинацию сомножителей, которая давала бы плавный ход изменений. Надо отметить, что ход построений В. Д. Лопатина противоположен обычной логической схеме использования коэффициентов сходства. Обычно подбирают коэффициент сходства, отражающий какие-то интересующие исследователя свойства растительности, а затем смотрят, как он будет вести себя.

Методы оценки сходства, о которых здесь говорилось, можно использовать лишь в тех случаях, когда все признаки выражены в одних единицах измерения. Так, при оценке сходства сообществ обычно используется присутствие видов или их покрытие, вес и т. п. При этом фактически принимается, что присутствие любого вида имеет одинаковый вес (значение) для оценки сходства. При работе с покрытиями видов мы также считаем, что 1% покрытия, к какому бы виду он не относился, имеет одинаковый вес. Но если мы будем использовать численность видов, то брать в качестве единицы измерения особь или какую-то аналогичную счетную единицу уже не совсем верно, учитывая громадную разницу в размерах особей у разных видов. Еще сложнее обстоит дело при оценке сходства среды сообществ, так как в этом случае все признаки выражаются в разных единицах. Например, содержание гумуса в почве выражается в процентах от сухого веса почвы, t° почвы выражается в градусах, кислотность почвы – в единицах, определяемых концентрацией водородных ионов, и т. д. В этом случае было бы совершенно неправильно складывать разницы в значениях разных признаков.

Для того чтобы свести признаки, выраженные в разных единицах измерения, к одному масштабу, применяют так называемое нормирование признаков. Для этого значения признаков у каждого объекта заменяют соответствующим нормированным отклонением:

$$t = \frac{x_i - \bar{x}}{\sigma}.$$

Положим, в одном из описаний $pH=5.8$. Среднее значение pH для всех описаний, включенных в обработку, равно 6.2 и соответственно среднее квадратическое отклонение равно 0.6. Отсюда для данного описания нормированное значение pH будет равно

$$\frac{5.8 - 6.2}{0.6} = -0.67.$$

Таким образом значения всех признаков сводятся к единому масштабу.

Когда описания растительности сравниваются друг с другом на основе покрытия или массы видов, нормирование признаков лучше не проводить, так как этим стирается разница между видами с разным обилием.

Все описанные выше методы оценки сходства основываются также и на том, что все используемые признаки не коррелируют друг с другом. Но в большинстве случаев это неверно. Не учитывая корреляции между признаками, мы искажаем действительные расстояния между объектами. Когда мы сравниваем растительные сообщества по присутствию или обилию видов, то, считая виды некоррелирующими, мы фактически пренебрегаем различиями в их экологии. Рассмотрим простой геоботанический пример. Возьмем три одновидовых сообщества: 1) *Sphagnum fuscum* – 90% покрытия, 2) *Sph. magellanicum* – 90%, 3) *Festuca ovina* – 90%. Если мы будем находить сходство между ними как расстояние в многомерной системе координат, все три расстояния (1–2, 1–3 и 2–3) окажутся равными

$$D = \sqrt{90^2 + 90^2} = 127.3.$$

Но очевидно, что первые два сообщества гораздо ближе друг к другу, чем к третьему, так как они образованы видами, довольно близкими по экологии. *Sphagnum fuscum* и *Sph. magellanicum* – одни из основных эдификаторов верховых болот, и они часто растут вместе друг с другом. Напротив, *Festuca ovina* – растение сухих и легких почв и никогда не встречается вместе с этими видами сфагнов. Предположим, что мы нашли коэффициенты корреляции между этими видами: *Sph. fuscum* / *Sph. magellanicum* +0.8; *Sph. fuscum* / *Festuca ovina* – 0.9 и *Sph. magellanicum* / *Festuca ovina* – 0.6. Затем сходства между сообществами мы будем определять по следующей формуле:

$$D^2 = (y_1 - y_2)^2 + (x_1 - x_2)^2 - 2(x_1 - x_2)(y_1 - y_2)r.$$

Теперь расстояние между первым и вторым сообществами равно:

$$\begin{aligned} D_{12}^2 &= 90^2 + 90^2 - 2 \cdot 90 \cdot 90 \cdot 0.8 = 3240, & D_{12} &= 56.9; \\ \text{А } D_{13}^2 &= 90^2 + 90^2 + 2 \cdot 90 \cdot 90 \cdot 0.9 = 29780, & D_{13} &= 172.5; \\ \text{И } D_{23}^2 &= 90^2 + 90^2 + 2 \cdot 90 \cdot 90 \cdot 0.6 = 25920, & D_{23} &= 161.0. \end{aligned}$$

Таким образом, после того как мы учли межвидовые корреляции, расстояние между первым и вторым сообществом стало примерно в три раза меньше, чем между ними и третьим сообществом. Эти расстояния более правильно отражают различия в растительности.

Формула, которой мы пользовались, пригодна только для случая двух признаков. Если учитывается три или более признаков, используют методы многомерного статистического анализа, в частности находят так называемое расстояние Махалобиса (Андерсон, 1963; Hughes a. Lindley, 1955). Не вдаваясь в детали этого метода, что потребовало бы рассмотрения целого ряда вопросов матричной алгебры, укажем, что расстояние Махалобиса находится по формуле

$$D^2 = (x_i - y_i)' \Sigma^{-1} (x_i - y_i),$$

где $(x_i - y_i)$ – вектор разницы значений признаков в сравниваемых описаниях, а Σ^{-1} – обратная ковариационная матрица.

Работа этим методом оказывается настолько трудоемкой, что она невыполнима без применения вычислительных машин. Недавно был предложен более простой, но искусственный метод (Williams et al., 1964), согласно которому разница в значениях каждого признака умножается на сумму коэффициентов корреляции этого признака со всеми остальными. Вычисления проводятся по формуле

$$D^2 = \sum_{j=1}^n \left\{ (x_{1j} - x_{2j}) \sum_{k \neq j} \chi_{jk}^2 \right\},$$

где $(x_{1j} - x_{2j})$ – разница в значениях j -того признака в сравниваемых сообществах, а $\sum_{k \neq j} \chi_{jk}^2$ – сумма χ^2 для этого признака, вычисляемая из таблиц сопряженности его со всеми остальными признаками, что служит мерой корреляции. Пока трудно сказать, насколько удачен этот метод, так как работали с ним еще очень мало.

Если сходство между сообществами вычисляется для того, чтобы в дальнейшем использовать его для классификации, важно использовать в работе такие коэффициенты корреляции, которые имели бы определенный смысл. Как говорилось в гл. IV, величины коэффициентов сильно меняются при изменении размеров площадок и фитоценотического диапазона изучаемой совокупности. В связи с этим и величины расстояний могут меняться достаточно сильно. Чтобы получить величины расстояний, а следовательно, и классификацию, имеющие более широкое значение, необходимо использовать коэффициенты корреляции (или сопряженности), наиболее полно отражающие сходства в экологических, а точнее, фитоценотических амплитудах видов. Такие корреляции могут быть получены на площадках, размеры которых не менее площади выявления, т. е. представляют сообщества в целом, и фитоценотический диапазон совокупности которых должен включать все типы сообществ, встречающиеся в данном районе. В этом случае корреляции будут устойчивы и не изменятся при добавлении в выборку новых сообществ.

Исходя из меры разнородности, предложенной Симпсоном (Simpson, 1949),

$$\lambda = \frac{\sum n_i (n_i - 1)}{N (N - 1)},$$

где n_i – численность вида на i -той площадке, а N – общее число особей этого вида, Морисита (Morisita, 1959b) разработал свой индекс сходства сообществ. Он вычисляется по следующей формуле:

$$C_\lambda = \frac{2 \sum n_{1i} n_{2i}}{(l_1 + l_2) N_1 N_2},$$

где

$$\lambda_1 = \frac{\sum n_{1i} (n_{1i} - 1)}{N_1 (N_1 - 1)}, \quad \lambda_2 = \frac{\sum n_{2i} (n_{2i} - 1)}{N_2 (N_2 - 1)},$$

n_{1i} , n_{2i} – обилие i -того вида в первом и втором сообществах, N_1 , N_2 – суммарное обилие видов в первом и втором сообществах. Этот индекс имеет несомненное достоинство – он не зависит от размеров N_1 и N_2 , что в ряде случаев представляет большое удобство при работе. Возможная амплитуда значений этого индекса от 0 до 1.

Если $N_1 = N_2 = N_3 = \dots = N$, этот индекс можно распространить на сходство h сообществ. Тогда

$$C_{\lambda} = \frac{\sum_{i=1}^h V_i^2 - \sum_{m=1}^h \sum_{c=1}^{\infty} n_{mi}^2}{(h-1)(\lambda_1 + \lambda_2 + \dots + \lambda_h)},$$

где V_i – общее число особей вида i в сравниваемых сообществах, n_{mi} число особей вида i в m -м сообществе. Но в том случае, когда $N_1 \neq N_2 \neq N_3$, эта формула неприменима.

Этот метод можно использовать и для вычисления сходства по данным веса или покрытия.

КОРРЕЛЯЦИЯ МЕЖДУ ПЛОЩАДКАМИ

Вычисление корреляции между пробными площадками представляет одну из разновидностей оценки сходства между ними. При определении корреляции между признаками сравнивалось распределение двух каких-либо признаков в определенной серии объектов и оценивалось, насколько тесно совпадают эти распределения. Определение корреляции между площадками представляет обратную задачу. В этом случае сравниваются две площадки (или какие-то другие объекты) и оценивается, насколько тесно совпадает набор их признаков. В факторном анализе всегда подчеркивалась принципиальная равноправность обоих этих методов, причем вычисление корреляции между признаками обозначалось как R -техника, а вычисление корреляции между объектами – как Q -техника (Catell, 1965b).

Впервые (Q -технику в геоботанике широко использовали В. Т. Вильямс и Д. М. Ламберт (Williams a. Lambert, 1961). Для вычисления корреляций между площадками они использовали лишь присутствие или отсутствие видов на площадках. Полученную таким путем корреляционную матрицу они использовали для выделения групп видов, имеющих сходные экологические амплитуды. Обработка материалов проводилась ими таким же путем, как и при вычислении корреляции между видами. Также составлялась таблица сопряженности типа 2×2 , четыре клетки которой заполнялись в соответствии с тем, сколько общих видов было в двух сравниваемых описаниях, сколько встречалось лишь в одном из них и сколько отсутствовало в обоих (табл. 41). Последняя группа состоит из тех видов, которые отсутствуют в сравниваемых описаниях, но найдены в каких-либо описаниях изучаемой серии.

Таблица 41 Таблица для вычисления сопряженности между площадками (по: Williams a. Lambert, 1961)

		I площадка		
		+	–	
II пл ощ ад ка	+	a	b	$a + b$
	–	c	d	$c + d$
		$a + c$	$b + d$	N

Примечание, a – число видов, общих описаниям I и II; b – число видов, найденных только в описании II; c – число видов, найденных только в описании I; d – число видов, отсутствующих в обоих описаниях.

На основании табл. 41 можно найти математическое ожидание числа общих видов (a') и других клеток этой таблицы, а затем обычным путем вычислить коэффициент сопряженности.

По нашему мнению, описанный выше метод не дает удовлетворительного решения вопроса, так как здесь не учтено одно очень важное обстоятельство. При вычислении сопряженности между видами мы имеем дело с площадками равной величины, и поэтому есть основания считать, что вероятность найти какой-либо вид

одинакова для каждой площадки и одинакова вероятность совместного нахождения двух видов на каждой площадке. При определении же сопряженности между площадками мы имеем дело с видами, имеющими неравную встречаемость. В связи с этим вероятность встретить какой-либо вид на двух сравниваемых площадках будет различной для разных видов (Василевич, 1965).

Для того чтобы понять связь и различия между коэффициентами сходства и коэффициентами корреляции между объектами, следует снова обратиться к понятиям модели многомерного пространства. Как уже отмечалось, коэффициент сходства между двумя объектами представляет собой расстояние между соответствующими точками в многомерной системе координат. Коэффициент же корреляции характеризует угол между векторами этих точек и численно равен косинусу этого угла. Так как косинус острого угла положительный, а тупого – отрицательный, при изменении коэффициента корреляции от +1 до –1 угол между точками меняется от 0 до 180°. Естественно, что этот угол будет определяться также и тем, как мы выберем начало векторов. Концы же их будут находиться в данных точках. В этом случае возможно два различных решения:

- 1) за начало всех векторов можно взять точку начала координат, т. е. точку, имеющую нулевое обилие всех видов, запишем ее как $O(O, O, \dots, O)$;
- 2) за начало векторов можно взять центр тяжести системы, т. е. точку, координаты которой равны средним арифметическим признаков данной системы точек (объектов), запишем ее как $M(M_1, M_2, \dots, M_n)$.

Преимущество первого выбора заключается в том, что полученные таким образом корреляции не будут меняться в зависимости от того, какую совокупность точек мы будем рассматривать, так как положение начала векторов во всех случаях остается постоянным. Поэтому такую корреляцию можно рассматривать как абсолютную. Но у корреляций, измеренных от точки O , есть один крайне существенный недостаток. Как правило, мы имеем дело с величинами, которые могут принимать лишь положительные значения, а поэтому точки, представляющие отдельные объекты системы, будут располагаться лишь в пределах одного многомерного угла, ограниченного положительным направлением всех осей. Отсюда следует, что угол между точками, если за начало векторов взять точку O , будет всегда меньше 90°. Косинус таких углов положительный, а корреляция между объектами, измеренная таким способом, будет всегда положительной. Такая картина действительно и наблюдалась в целом ряде работ по количественной таксономии. Так, в работе Сокал и Миченера (Sokal a. Michener, 1958) получена амплитуда коэффициентов корреляции между видами от –0.0626 до 0.9746. Отрицательные коэффициенты в этом случае не существенно отличаются от нуля. Но достаточно провести нормирование распределений признаков, как средний коэффициент корреляции между объектами становится равным нулю (Rohlf a. Sokal, 1965). Это объясняется переносом нулевых значений на место средних арифметических.

Рольф и Сокал (Rohlf a. Sokal, 1965) считают, что для проведения классификации и коэффициенты корреляции, и меры сходства (расстояния между объектами) представляют одинаково удобный инструмент. Но это утверждение не совсем правильно. Если рассматривать задачу выделения сходных групп объектов в общем плане, необходимо учитывать, что в рассматриваемой совокупности объектов может быть довольно много таких групп, причем их расположение, размеры и форма могут быть самыми различными. Для того чтобы решить, будут относиться два объекта (точки) к одному скоплению или нет, недостаточно измерить угол между ними. Конечно, если ограничиться формальным решением относить все точки к одному скоплению, когда коэффициент корреляции между ними существенно выше нуля, и к

разным – когда он отрицательный, этого может быть и достаточно. Но такой формальный подход не даст удовлетворительного разделения совокупности точек на однородные группы.

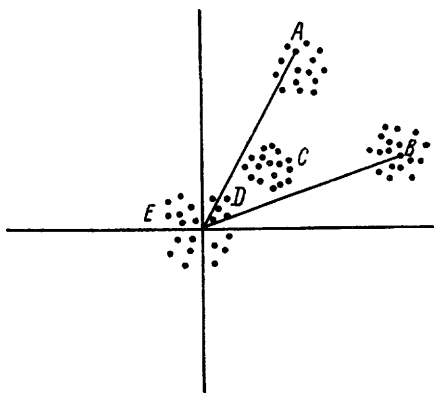


Рис. 20. Схема, показывающая связь коэффициентов корреляции и расстояний между точками (объектами). Объяснения в тексте.

На рис. 20 показана зависимость коэффициентов корреляции от расстояний между объектами. На этой схеме оси пересекаются в точке, которая имеет координаты, равные средним обилиям всех рассматриваемых признаков. Угол между векторами двух объектов имеет вершину в этой точке. Точки *A* и *B* на рисунке отстоят далеко друг от друга и, судя по расположению остальных точек, относятся к разным хорошо изолированным скоплениям. Однако угол между ними острый, что говорит о том, что коэффициент корреляции между ними положительный, и, следуя рекомендациям некоторых авторов (Huber, 1964), мы должны рассматривать их как относящиеся к одному скоплению. Правда, нам могут возразить, что недостаточно учитывать лишь знак коэффициента корреляции, а если учитывать и его величину, эти скопления можно легко разделить. Но добавим еще одно скопление, к которому относится точка *C*. Оно закрывает собой пустой угол между границами скоплений *A* и *B*, и теперь с помощью коэффициентов корреляций разделить эти три скопления будет невозможно. Конечно, выделив три скопления как единое целое, можно найти для них свой центр тяжести и измерять углы уже от него.

Но не этот случай доставляет наибольшие трудности. Значительно хуже будет обстоять дело с анализом того скопления, которое располагается вокруг центра тяжести. Здесь коэффициенты корреляции будут самыми различными, и на их основе мы никак не сможем догадаться, что имеем дело с одним скоплением.

Значит ли это, что коэффициенты корреляции между площадками (объектами) не имеют практической ценности? Конечно, нет. Их следует использовать, и как можно шире, для анализа многомерных пространств растительности, но лишь как метод, дополняющий определение расстояний между объектами. Дело в том, что, определив корреляцию какого-либо объекта со всеми остальными, мы находим лишь направление, в котором находится данный объект. Взаимосвязи объектов оцениваются более непосредственно с помощью расстояний между ними.

Если для каждого вида в каждом описании мы имеем какую-либо количественную меру обилия (покрытие, численность, вес), может быть вычислен коэффициент корреляции между описаниями, аналогичный коэффициенту корреляции между обилиями видов или другими признаками сообществ. И в этом случае мы сравниваем два распределения, но теперь это будут не распределения обилия отдельного вида по серии площадок, а распределения обилия разных видов на одной площадке.

Возьмем какое-либо конкретное описание и запишем его в виде вектора X (20, 10, 5, 15, 3, +, 0, 0, 2, 5, +, +, 0, 0, 0). Каждое число в скобках (каждый компонент вектора) представляет покрытие (или какую-либо другую меру обилия, для наших целей сейчас это безразлично). Порядок чисел строго определен для всей конкретной совокупности векторов, т. е., например, на первом месте всегда будет стоять вид A , на втором – всегда B , на третьем – всегда C и т. д. Из этих данных, используя обычную методику, мы можем построить распределение и найти для него среднюю арифметическую, среднее квадратическое отклонение и другие интересующие нас показатели. Только, конечно, вместо плюсов нужно проставить какие-то числа, определяемые методикой сбора материала. После того как мы найдем x и σ для двух сравниваемых описаний, мы можем приступить к вычислению коэффициента корреляции. Формула будет точно такой же, как и для корреляции между видами:

$$r = \frac{\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum (x_i - \bar{x})^2 \sum (y_i - \bar{y})^2}},$$

но в этом случае x – среднее обилие, вычисленное для всех видов площадки A , y – то же для площадки B , а x_i, y_i – обилия i -того вида соответственно в описаниях A и B .

В числителе мы снова встречаемся с ковариацией – величиной, определяющей, насколько связано варьирование признаков (в нашем случае обилии видов) в этих двух описаниях. Предположим, что вид A имеет обилие выше среднего для всех видов в описании A и то же имеет место в описании B , тогда $(x_i - \bar{x}) > 0$ и $(y_i - \bar{y}) > 0$, а значит, и произведение этих отклонений от среднего будет положительным. То же самое мы получим и тогда, когда оба отклонения будут отрицательными (как известно, произведение двух отрицательных величин дает положительную величину). Чем больше эти отклонения, тем больше произведение, и если это обнаружится у большинства видов, мы можем ожидать высокой положительной корреляции. Ход рассуждений здесь точно такой же, как и при выводе коэффициента корреляции между признаками, но биологический смысл будет, конечно, иной.

Если между двумя описаниями найдена положительная корреляция, это означает, что в них имеются одинаковые виды с относительно высоким обилием (по сравнению с другими видами в этих описаниях), а также одинаковые виды с относительно низким обилием. При отрицательной корреляции будет иметь место обратное отношение.

В вектор площадки A , приведенный на предыдущей странице, некоторые виды входят с нулевым обилием. Это виды, отсутствующие в описании A , но входящие в другие описания данной серии. Вид, которого нет в обоих сравниваемых описаниях A и B , все равно включается в рассмотрение, если он есть в каких-либо других описаниях исследуемой серии. Аналогично мы поступали и при вычислении корреляции между видами, там мы рассматривали все площадки, независимо от того, есть на них или нет какой-либо вид из сравниваемой в настоящий момент пары. Это означает, что такой коэффициент корреляции не дает абсолютной меры связи между описаниями. Он так же зависит от широты фитоценотического диапазона, как и коэффициент межвидовой корреляции. Он также определяется масштабами той выборки, в пределах которой проводится исследование. Чем шире будет фитоценотический диапазон выборки, т. е. чем больший набор типов местообитаний и группировок растительности она будет охватывать, тем больше в каждом описании будет видов с нулевым обилием. Это приводит к тому, что среднее обилие для всех видов в каждом описании будет стремиться к нулю ($y[\text{среднее}] \rightarrow 0, x[\text{среднее}] \rightarrow 0$).

Следовательно, при очень широком фитоценотическом диапазоне выборки наша формула примет вид

$$r = \frac{\sum x_i y_i}{\sqrt{\sum x_i^2 \sum y_i^2}}.$$

Коэффициент корреляции между объектами можно найти, зная расстояние в многомерном пространстве между этими объектами и их расстояния от центральной точки. Существует следующее соотношение (Huber, 1964):

$$\cos \alpha = \frac{\sum_{i=1}^m (x_i - \bar{x})(x'_i - \bar{x}')}{LL'},$$

где α – угол между двумя векторами точек X и X' , начало которых лежит в точке M , а координаты равны средним арифметическим всех признаков данной системы точек, x_i , ($i=1, 2, \dots, m$) – координаты точки X , x'_i – координаты точки X' , L и L' – расстояния от центра тяжести до точек X и X' , $\cos \alpha = r$. Можно использовать другое равенство (Sixtl a. Wendler, 1964):

$$\cos \theta = \frac{\frac{1}{2}(d_{ki}^2 + d_{kj}^2 - d_{ij}^2)}{d_{ki}d_{kj}}.$$

В этой формуле θ – угол между векторами точек I и J , начало которых лежит в точке K . d_{ki} , d_{kj} , d_{ij} – величины соответствующих расстояний. Эта формула удобнее для работы в том случае, когда имеется матрица расстояний между точками. Для вычисления корреляций остается лишь найти их расстояния от точки K и затем произвести расчеты по данной формуле.

Из обеих формул видно, что если за начало векторов мы возьмем точку, лежащую в начале координатных осей – O (O, O, \dots, O), отрицательную корреляцию между точками мы получить не сможем. Действительно, в первой формуле $\sum_{i=1}^m (x_i - 0)(x'_i - 0) > 0$, а значит, и $\cos \alpha > 0$, что соответствует $r > 0$, так как длины векторов всегда положительны. Во второй формуле $(d_{oi}^2 + d_{oj}^2) > d_{ij}^2$, так как d_{ij}^2 – лишь сумма квадратов разниц координат точек I и J , а d_{oi}^2 и d_{oj}^2 – сумма квадратов координат. Так как в наших системах мы не имеем отрицательных значений, это неравенство всегда выполняется.

Можно вычислить коэффициент корреляции (точнее, коэффициент сопряженности) и в том случае, когда для всех признаков пробных площадей отмечено лишь присутствие или отсутствие. Вывод этой формулы нами взят из работы Л. Боне (Bonnet, 1964). Обозначим через N общее число видов в серии описаний, a – число видов, общих двум описаниям, b – число видов, найденных лишь в первом описании, c – число видов, найденных лишь во втором описании, и т. д. Предварительно запишем формулу коэффициента корреляции в ином виде:

$$r = \frac{\sum xy - \frac{\sum x \sum y}{N}}{\sqrt{\left[\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{N} \right] \left[\sum y^2 - \frac{(\sum y)^2}{N} \right]}}.$$

В этом случае $\sum x = 1(a+b)$, $\sum y = 1(a+c)$ – суммы обилии видов в первом и втором описаниях. $\sum xy = a$, $\sum x^2 = 1^2(a+b)$, $\sum y^2 = 1^2(a+c)$.

Отсюда в числителе формулы получаем

$$a - \frac{(a+b)(a+c)}{N} = \frac{ad - bc}{N},$$

а в знаменателе (первая скобка) –

$$\sqrt{(a+b) - \frac{(a+b)^2}{N}} = \sqrt{\frac{ac+ad+bc+bd}{N}} = \sqrt{\frac{(a+b)(c+d)}{N}}.$$

Во второй скобке получаем $\sqrt{\frac{(a+c)(b+d)}{N}}$ и в целом

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}}.$$

Мы видим, что этот коэффициент уже рассматривался в главе о корреляциях между видами. Он может принимать отрицательные значения, когда $ad < bc$. С увеличением фитоценотического диапазона совокупности d будет становиться все больше, и отсюда коэффициент будет принимать чаще всего положительные значения. Этим индексом и пользовались Вильяме и Ламберт для оценки сопряженностей между площадками. Как мы уже говорили, этот метод обладает тем недостатком, что не учитывается разная встречаемость видов.

Для вывода формулы сопряженности между площадками с учетом неравной встречаемости видов используем соотношение, данное формулой

$$\cos \theta = \frac{\frac{1}{2}(d_{Ki}^2 + d_{Kj}^2 - d_{ij}^2)}{d_{Ki}d_{Kj}}.$$

За точку K , которая является вершиной угла θ , возьмем точку, координаты которой равны (p_1, p_2, \dots, p_n) , координаты этой точки равны вероятностям нахождения в описании отдельных видов или, иначе говоря, их встречаемости. Координаты точек I и J будут равны 1 для тех видов, которые встречаются в данных описаниях, и 0 для отсутствующих видов. Таким образом, мы имеем

$$\begin{aligned} & K(p_1, p_2, \dots, p_n), \\ & I(\underbrace{1, 1, \dots, 1}_{a+b \text{ раз}}, 0, \dots, 0), \\ & J(\underbrace{1, 1, \dots, 1}_{a+c \text{ раз}}, 0, \dots, 0). \end{aligned}$$

Отсюда

$$\begin{aligned} d_{Ki}^2 &= \sum_{a+b} (1 - p_i)^2 + \sum_{c+d} p_i^2, \\ d_{Kj}^2 &= \sum_{a+c} (1 - p_i)^2 + \sum_{b+d} p_i^2, \\ d_{ij}^2 &= (b+c). \end{aligned}$$

В числителе формулы

$$\begin{aligned} (d_{Ki}^2 + d_{Kj}^2 - d_{ij}^2) &= 2 \sum_a (1 - p_i)^2 + 2 \sum_d p_i^2 + b - 2 \sum_b p_i + 2 \sum_b p_i^2 + c - \\ &\quad - 2 \sum_c p_i + 2 \sum_c p_i^2 - (b+c). \end{aligned}$$

Преобразуя числитель, получаем

$$\frac{1}{2}(d_{Ki}^2 + d_{Kj}^2 - d_{ij}^2) = a - 2 \sum_{\substack{a \\ \neq i, j}} p_i + \sum_N p_i^2 - \sum_{b+c} p_i.$$

В знаменателе имеем

$$\sqrt{\left[\sum_{a+b} (1-p_i)^2 + \sum_{c+d} p_i^2\right] \left[\sum_{a+c} (1-p_i)^2 + \sum_{b+d} p_i^2\right]}.$$

$$\cos \theta = \frac{a - 2 \sum_a p_i + \sum_N p_i^2 - \sum_{b+c} p_i}{\sqrt{\left[\sum_{a+b} (1-p_i)^2 + \sum_{c+d} p_i^2\right] \left[\sum_{a+c} (1-p_i)^2 + \sum_{b+d} p_i^2\right]}}.$$

Произведем преобразования таким образом, чтобы в формуле было больше величин, постоянных для любой пары площадок:

$$\cos \theta = \frac{a - \sum_a p_i + \sum_d p_i - \sum_a p_i + \sum_N p_i^2}{\sqrt{\left[(a+b) + \sum_N p_i^2 - 2 \sum_{a+b} p_i\right] \left[(a+c) + \sum_N p_i^2 - 2 \sum_{a+c} p_i\right]}}.$$

При работе с какой-то определенной выборкой величины вычисляются один раз для всех пар описаний, и остается лишь суммировать вероятности для видов каждого из сравниваемых описаний. Выражения в скобках в знаменателе также достаточно вычислить один раз для каждого описания.

Покажем технику вычислений на одном примере, сократив по сравнению с реальными условиями общее число видов. Пусть мы имеем выборку в 100 описаний, из которых выбраны три описания: *A*, *B* и *C* (табл. 42)

Таблица 42 Вычисление коэффициентов сопряженности между описаниями с учетом встречаемости видов

№ вида	Описания			p_i	p_i^2
	A	B	C		
1	+	+	-	0.8	0.64
2	+	+	-	0.7	0.49
3	+	+	-	0.6	0.36
4		+	+	0.3	0.09
5	-	+	+	0.3	0.09
6	-	+	+	0.2	0.04
7	+		+	0.1	0.01
8	+	-	+	0.1	0.01
9	+	-	+	0.1	0.01
10	-	-	-	0.2	0.04
11	-	-	-	0.3	0.09
12	-	-	-	0.2	0.04

Этот пример составлен таким образом, что описания *A* и *B* совпадают по трем часто встречающимся видам, *A* и *C* – по трем редким видам, а *B* и *C* – по трем видам со средней встречаемостью. Если не учитывать встречаемость видов, сопряженность между всеми площадками равна 0. Для вычисления сопряженности по вышеприведенной формуле найдем прежде всего величины $\sum_N p_i$ и $\sum_N p_i^2$, для чего просуммируем данные двух последних столбцов табл. 42:

$$\sum_N p_i = 3.9, \quad \sum_N p_i^2 = 1.91.$$

Далее найдем сумму вероятностей для видов, встречающихся в каждом описании:

$$\sum_A p_i = 2.4, \quad \sum_B p_i = 2.9 \quad \text{и} \quad \sum_C p_i = 1.1.$$

Остальные величины находятся уже отдельно для каждой пары описаний. При сравнении описаний A и B

$$a = 3, \quad \sum_d p_i = 0.7, \quad \sum_a p_i = 2.1, \quad (a + b) = (a + c) = 6,$$

$$\cos \theta = \frac{3 - 3.9 + 0.7 - 2.1 + 1.91}{\sqrt{(6 + 1.91 - 2 \cdot 2.4)(6 + 1.91 - 2 \cdot 2.9)}} = -0.15.$$

При сравнении описаний A и C

$$a = 3, \quad \sum_d p_i = 0.7, \quad \sum_a p_i = 0.3, \quad (a + b) = (a + c) = 6,$$

$$\cos \theta = \frac{3 - 3.9 + 0.7 - 0.3 + 1.91}{\sqrt{(6 + 1.91 - 2 \cdot 2.4)(6 + 1.91 - 2 \cdot 1.1)}} = +0.34.$$

При сравнении описаний B и C

$$a = 3, \quad \sum_d p_i = 0.7, \quad \sum_a p_i = 0.8, \quad (a + b) = (a + c) = 6,$$

$$\cos \theta = \frac{3 - 3.9 + 0.7 - 0.8 + 1.91}{\sqrt{(6 + 1.91 - 2 \cdot 2.9)(6 + 1.91 - 2 \cdot 1.1)}} = +0.23.$$

Из этих данных ясно видно, что совпадение двух описаний по часто встречающимся видам еще не говорит о их фитоценотической близости, в то время как совпадение по тому же числу редких видов указывает на значительное сходство сравниваемых описаний. И мы видим, что чем меньше встречаемость этих видов, тем выше величина коэффициента корреляции.

Советский энтомолог Е. С. Смирнов (1960, 1962, 1963) разработал метод оценки таксономического сходства между видами, исходя также из учета встречаемости признаков. Он также учитывает, что совпадение двух сравниваемых видов по признакам с разной встречаемостью имеет разное таксономическое значение. Если рассматривается S видов (или для наших задач S площадок), среди которых A видов обладают определенным признаком, a видов им не обладают, среднее значение признака $M = \frac{(A)}{S}$. В этом случае также наличие признака оценивается 1, а отсутствие признака 0. Отклонения вариантов от средней (d) будут равны для наличия признака

$$d_A = 1 - \frac{(A)}{S} = \frac{S - (A)}{S} = \frac{(a)}{S}, \quad d_A^2 = \frac{(a)^2}{S^2}$$

и для отсутствия признака

$$d_a = 0 - \frac{(A)}{S} = -\frac{(A)}{S}, \quad d_a^2 = \frac{(A)^2}{S^2}.$$

Дисперсия этого признака

$$\sigma^2 = \frac{(A)(a)}{S^2} \quad \text{и} \quad \sigma = \sqrt{\frac{(A)(a)}{S^2}}.$$

Для того чтобы можно было сравнивать различные признаки друг с другом, Е. С. Смирнов предлагает нормировать отклонения, т. е. делить их на [сигма]:

$$\frac{d_A}{\sigma_A} = \frac{(a)}{S} \cdot \sqrt{\frac{(A)(a)}{S^2}} = \sqrt{\frac{(a)}{(A)}} \quad \text{и} \quad \frac{d_a}{\sigma_a} = \sqrt{\frac{(A)}{(a)}}.$$

Когда оба сравниваемых вида совпадают по какому-то признаку, это совпадение оценивается как

$$w_{AA} = \frac{d_A^2}{\sigma_A^2} = \frac{(a)}{(A)},$$

если виды совпадают по наличию признака, и

$$w_{aa} = \frac{d_a^2}{\sigma_a^2} = \frac{(A)}{(a)},$$

если виды совпадают по отсутствию данного признака. Несовпадение по какому-либо признаку оценивается следующим образом:

$$w_{aA} = \frac{d_A d_a}{\sigma_A \sigma_a} = \sqrt{\frac{(a)(A)}{(A)(a)}} = -1.$$

Можно согласиться с методом оценки совпадения признаков, предложенным Е. С. Смирновым, хотя он и не обладает достаточной логической простотой и может быть применен лишь к большим совокупностям видов, но нельзя согласиться, что несовпадение любых признаков следует всегда оценивать одинаково. Дело в том, что вероятность несовпадения признаков также зависит от их частоты. Обозначим вероятность найти признак в данной совокупности видов через $P_{(A)} = \frac{(A)}{S}$, и дополнителную вероятность $P(a) = 1 - P(A) = \frac{(a)}{S}$. Тогда вероятность, что оба вида совпадут по наличию признака $P_{(AA)} = \frac{(A^2)}{S^2}$, а вероятность того, что виды совпадут по отсутствию признака, $P(aa) = \frac{(a)^2}{S^2}$. Вероятность несовпадения соответственно равна $P(aA) = \frac{2(a)(A)}{S^2}$. Эта вероятность максимальна при $(P)=(a)$ (рис. 21), что соответствует встречаемости признака, равной 50%.

Кроме того, если признак проявляется не в виде двух, а в виде большего числа взаимоисключающих классов, оценивается сходство и различия по каждому классу, что неоправданно завышает роль таких признаков. Положим, среди исследуемой совокупности видов встречаются виды с белой, красной, синей и желтой окраской венчика. Сравнивая два вида, один из которых имеет белый венчик, а другой – красный, мы можем получить довольно высокое сходство, исходя из того, что оба вида совпадают по отсутствию синих и желтых венчиков. В таком случае гораздо правильнее оценивать сходство или различие лишь один раз (Proctor a. Kendrick, 1963; Kendrick a. Proctor, 1964; Kendrick, 1964).

Сходство между видами по методу Е. С. Смирнова находится по следующей формуле:

$$t = \frac{1}{n} \sum w,$$

где w – сходство по отдельным признакам, а n – число использованных признаков.

В недавно вышедшей работе Е. С. Смирнов (1966) приводит новую формулу для своего показателя таксономического сходства, которая более ясно показывает все достоинства и недостатки этого метода:

$$t_{xy} = \frac{S}{n} \sum_f \left(\frac{1}{\beta_i} \right) - 1,$$

где β_i – частоты совпадающих признаков, n – общее число использованных признаков, f – число совпавших признаков, S – число видов, на основе которого определяются частоты признаков. Отношение $\frac{S}{n}$ постоянно для данного набора видов, поэтому величина сходства какой-либо пары видов определяется $\sum_f \frac{1}{\beta_i}$

Эта величина представляет собой сумму величин, обратных частотам совпадающих признаков. Для редкого признака $\frac{1}{\beta_i}$ будет больше. Следовательно, если

два вида совпадают по ряду редких признаков, мы получим высокую величину таксономического сходства.

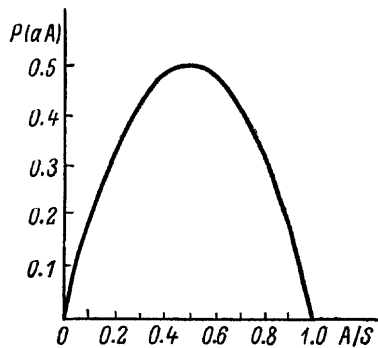


Рис. 21. Зависимость вероятности несовпадения признака у двух сравниваемых объектов, $P(aA)$, от встречаемости признака, A/S .

Е. С. Смирнов считает возможным находить таким путем и сходство вида с самим собой. Оно будет различным в зависимости от изменения совокупности объектов, с которыми имеют дело, и разным у разных видов. Величина сходства какой-либо пары объектов может меняться в зависимости от того, в какой системе объектов мы их рассматриваем. Если мы учитываем корреляции между признаками, изменение величин сходства является следствием изменения корреляций с расширением диапазона совокупности. Но в любом случае каждый объект является абсолютно сходным с самим собой. Величины сходства при этом должны быть максимально возможными и равными для всех объектов. Отсюда возникает вопрос, действительно ли сходство объектов мы измеряем с помощью метода, предложенного Е. С. Смирновым. Он сам пишет, что сравнение вида с самим собой показывает на степень оригинальности вида в рассматриваемой системе. Но это же справедливо и для сравнения разных видов. Поэтому не стоит считать данный показатель выражением сходства объектов, а лучше рассматривать его как оценку вероятности случайного выбора из данной совокупности какой-либо пары видов или одного вида два раза подряд. Правда, в таком случае формула, предложенная Е. С. Смирновым, нуждается в некоторых коррективах.

В работе В. М. Шмидта (1964) приводится ряд примеров использования этого метода в систематике растений.

Д. У. Гудол (Goodall, 1964) предложил иную формулу для оценки сходства:

$$-2 \sum_{i=1}^n \log_e p_i,$$

где p_i – вероятности совпадающих признаков. Этот индекс оценивает вероятность того, что пара объектов со случайно выбранными признаками будет различаться больше, чем данная пара (Goodall, 1966). Он оценивает в общем степень отклонения от нормы, а не сходство объектов. Близкие представления лежат в основе “индекса своеобразия” (peculiarity index), предложенного А. Холлом (Hall, 1965). Пожалуй, Холл нашел хорошее название для такого рода индексов. Их следует рассматривать как особую меру взаимосвязи объектов, не сводимую к коэффициентам сходства или коэффициентам корреляции между объектами.

В ряде работ была проведена обработка материалов с использованием целого ряда коэффициентов сходства (Olson, 1964; Watson et al., 1966). Оказалось, что все сравниваемые методы дают в общем подобные результаты. В частности, хотя расстояние Махаланобиса оказалось наиболее эффективной мерой, расстояния, вычисленные без учета корреляции признаков, дают примерно такую же картину взаимосвязей объектов (Olson, 1964). Такие результаты обнадеживают в том

отношении, что ставят под сомнение целесообразность дальнейшего усложнения коэффициентов сходства. Правда, цитируемые здесь работы относятся к исследованию сходства между особями растений. Это гораздо более целостные системы, чем растительные сообщества, и исчерпывающую оценку сходства для них можно получить с использованием меньшей начальной информации.

За последние годы появилось несколько работ, в которых коэффициенты сходства между сообществами используются для анализа динамики растительности. Г. С. Сабардина и Я. Юкна (1965) определяли сходство между различными вариантами опытов на лугах как расстояние между ними в многомерной системе координат. Они ввели одно лишь добавление. Дополнительно определялось расстояние с учетом знака разниц по сравнению с контролем. Сначала суммировались квадраты положительных отклонений, а затем – квадраты отрицательных. После чего из большого результата вычитали меньший, а квадратному корню из этой разницы придавался знак большей величины. В такой форме введение знака в величину расстояния нельзя признать удачным, так как при этом теряется геометрический смысл величины расстояния. Изменения могут идти в самых разнообразных направлениях, знак “плюс” или “минус” мало что проясняет.

Иначе подходит к вопросу о направлении изменений Т. А. Работнов (1965). Он сравнивает сходство площадки за 10 лет с суммой коэффициентов сходства по отдельным годам и приходит к выводу, что изменения идут не по прямой, а по ломаной линии. Далее он предлагает следующую методику определения направления изменений: приняв за центр исходное состояние (растительность в первый год наблюдений), описывают вокруг него окружности, радиусы которых равны расстоянию состояний растительности в последующие годы от исходного. Затем первое направление определяется произвольно, а остальные определяются засечками на соответствующей окружности расстояний до следующего года. Сравнение таких ломаных линий для разных сообществ может дать интересные результаты.

Некоторые авторы (Looman a. Campbell, 1960; Simon, 1966) предприняли попытки оценить достоверность и значимость коэффициентов сходства. Они брали за основу коэффициент сходства $k = \frac{2c}{a+b}$, где c – число общих видов, a и b – число видов в первом и втором сообществах. Затем находили ожидаемое сходство и с помощью χ^2 оценивали разницу между ожидаемым и найденным числом видов. По существу с самого начала они подменяют коэффициент сходства коэффициентом сопряженности между площадками. Для коэффициентов сходства критерий достоверности в действительности найти нельзя. Сходны или не сходны какие-то объекты друг с другом, мы можем оценить лишь, вычислив сходство между всеми объектами рассматриваемой системы. Нельзя найти критерий, общий для всех объектов совокупности, на основании которого мы могли бы считать, что какие-то объекты относятся к одной группе. Лишь анализ распределения всех имеющихся величин сходства может помочь в оценке отдельных значений коэффициентов сходства, но и в этом случае решение будет неоднозначным для все пар объектов.

Эта проблема тесно связана с вопросами классификации, в частности выделения таксономических единиц, и она подробнее рассматривается в следующей главе.

ГЛАВА VIII

ВЫДЕЛЕНИЕ ОДНОРОДНЫХ ГРУПП

После того как тем или иным методом определено сходство каждой меры площадок, можно приступать к выполнению следующего этапа работы: выделению групп сходных описаний. Существующие методы такого деления носят общее название анализа скоплений (cluster analysis). Под скоплениями в данном случае понимают скопления точек в многомерном пространстве. Задача выделения скоплений сводится к тому, чтобы выделить группы пробных площадей (или каких-нибудь других объектов, внутри которых площадки значительно более сходны друг с другом, чем с площадками других групп.

Еще в 1909 г. И. Чекановский разработал метод выделения таких групп, который позднее нашел довольно широкое применение в геоботанике, особенно в польской. Важность этого метода заключается в том, что всю амплитуду полученных величин сходства разбивают на ряд классов, а затем в матрице величин сходства заменяют эти величины штриховкой, различной для каждого класса, причем обычно более высоких классов сходства применяют более темную штриховку. Затем, меняя порядок описаний в таблице, разбиваются того, чтобы более сходные описания оказались рядом. Процесс перестановок – довольно трудоемкое дело, что и тормозило широкое применение этого метода. Кроме того, метод диаграмм Чекановского имеет тот существенный недостаток, что он дает линейное расположение описаний, а это в ряде случаев приводит к большой схематизации и искажению действительных отношений между описаниями.

Рассмотрим в качестве примера небольшую диаграмму Чекановского работы М. Ружички (Ruzicka, 1961), в которой рассматриваются Отношения ассоциации *Cladonio–Pinetum zahoricum*, выделенной им юго-западной части Словакии, к другим борovým ассоциациям. Взаимные отношения этих ассоциаций показаны на рис. 22. Из этого рисунка видно что псаммофитные ассоциации *Festuca dominii–Dianthus serotinus* и *Corynephorus canescens–Thymus angustifolius* образуют группу, имеющую малое сходство с остальными ассоциациями. Остальные шесть ассоциаций сосновых боров распадаются в общем на три группы.

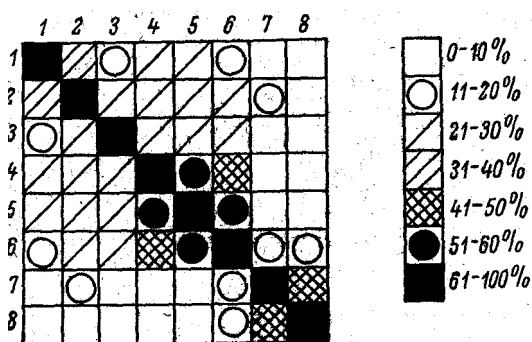


Рис. 22. Диаграмма Чекановского для восьми борových ассоциаций Загорской низменности в Словакии (по: RusSifika, 1961).

1 – *Corynephorus canescens–Thymus angustifolius*; 2 – *Festuca dominii–Dianthus serotinus*; 3 – начальные стадии восстановления *Dicrano–Pinetum zahoricum*; 4 – *Cladonio–Pinetum zahoricum*; 5 – *Dicrano–Pinetum zahoricum hylocomietosum*; 6 – *Pineto–Cladonietum*; 7 – *Dicrano–Pinetum cladonietosum*; 8 – *Cladonio–Pinetum*.

Хотя диаграммы Чекановского дают наглядные результаты, этот метод очень трудно применить при обработке большого материала; а кроме того, ему недостает объективного критерия удачности выбранного расположения описаний.

Значительно большее распространение получил в геоботанике метод дендрита, разработанный польскими учеными во Вроцлавском математическом институте (Florek et al., 1951). Они определяют дендрит как ломаную линию, которая может разветвляться, но не содержит замкнутых циклов. Для построения дендрита каждый элемент множества (описание) соединяется с наиболее сходным с ним. Таким образом получают некоторое число дендритов. Затем их соединяют друг с другом, проводя линию между двумя наиболее сходными элементами двух дендритов, что продолжается до тех пор, пока все множество не соединяется в один дендрит. Этот метод построения дендрита дает наименьшую сумму; длин отрезков (расстояний между элементами). Длина отрезка определяется величиной сходства между элементами. Существует объективный метод, позволяющий разделить дендрит на ряд групп.

Методика построения дендрита подробно описана в статье Я. Фалинского (Falinski, 1960). Возьмем 15 описаний с суходольного луга, растительность которого более подробно описана в работе В. И. Василевича (1963в). В табл. 43 приведены показатели сходства между этими описаниями, вычисленные как расстояния между ними в многомерной системе координат. Для построения дендрита нужно найти для каждого описания наиболее сходное с ним описание. С описанием 1 наиболее сходно описание 2 ($D=19.0$) в то же время и для описания 2 наиболее сходным будет описание 1. Соединяем эти описания линией (рис. 23, а).

Таблица 43 Расстояния между описаниями с суходольного луга

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	№ описаний
-	19.0	26.3	29.4	28.4	25.3	36.7	30.6	30.0	35.4	36.4	38.3	27.3	19.6	38.7	1
	-	23.4	32.0	37.6	27.5	30.9	26.7	21.7	28.6	28.2	38.3	25.6	27.8	29.4	2
		-	28.1	44.2	29.5	30.9	25.6	16.4	23.1	39.6	33.9	31.3	32.0	37.4	3
			-	42.8	33.0	27.5	37.9	32.2	29.1	43.6	43.0	35.6	27.3	33.8	4
				-	40.6	51.0	47.0	48.1	53.0	52.8	52.1	29.4	30.1	55.1	5
					-	32.0	18.8	30.7	25.9	25.3	27.4	30.6	30.3	33.9	6
						-	30.5	29.0	19.2	31.3	41.7	37.2	30.8	20.2	7
							-	26.8	20.4	25.0	20.4	32.4	36.0	34.5	8
								-	20.2	34.3	37.4	34.0	36.0	33.4	9
									-	27.8	29.5	35.7	37.0	25.2	10
										-	38.7	38.4	41.8	23.1	11
											-	41.1	41.9	46.8	12
												-	30.9	39.0	13
													-	39.1	14
														-	15

Точно также описание 3 наиболее сходно с описанием 9, а 4 – с описанием 14 (рис. 23, б, в). Описание 5 наиболее близко к первому, в связи с чем мы и присоединяем его к описаниям 1 и 2 (рис. 23, г). Аналогичным путем находим ближайших соседей и для остальных описаний, в результате чего получаем ряд отрезков дендрита (рис. 23, б, з, к, л). Далее нужно соединить эти отрезки в единый дендрит, для чего Фалинский рекомендует найти наибольшую величину сходства между описаниями, относящимися к разным отрезкам. В результате получаем дендрит, изображенный на рис. 24.

Метод дендрита хотя и дает в ряде случаев хорошие результаты, обладает рядом серьезных недостатков. Во-первых, для построения дендрита используются не все коэффициенты сходства между данными описаниями, а только небольшая часть их, что приводит к значительной потере информации и делает положение описаний в системе менее определенным. Во-вторых, каждый коэффициент сходства содержит

определенную ошибку в связи с тем, что каждое определение обилия имеет ошибку. Отсюда и наиболее сходное описание не всегда будет соответствовать наиболее сходному в действительности. Построенный дендрит фактически является одним из возможных случайных дендритов, которые могут быть получены при колебаниях величин сходства в пределах ошибки.

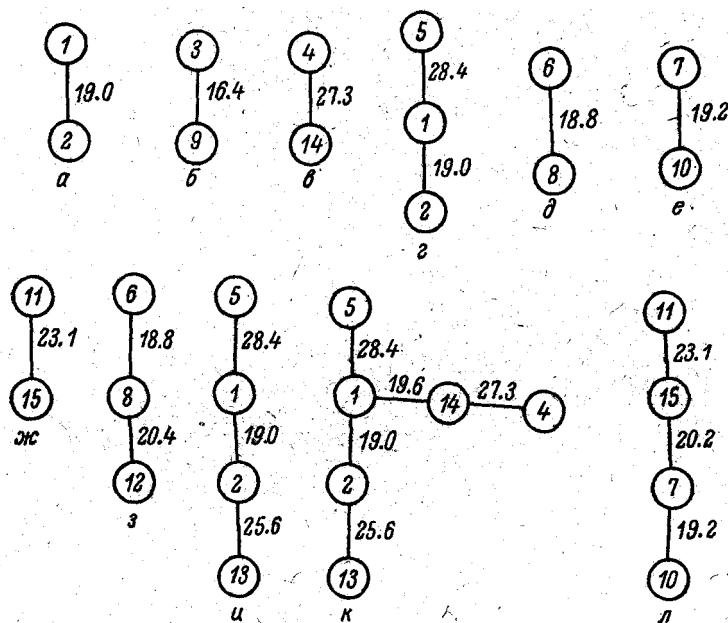


Рис. 23. Этапы построения дендрита по данным табл. 43.

Цифры в кружках – номера описаний (объяснения в тексте).

Этот метод к тому же не дает достаточно четких критериев выделения однородных групп объектов, что затрудняет его использование при классификации.

Метод дендрита недавно был переоткрыт Л. К. Выханду (1964б). По-видимому, при проведении работы по выделению однородных групп описаний наиболее перспективным методом является анализ расположения описаний в многомерном пространстве. В предыдущей главе довольно подробно рассматривались коэффициенты сходства между описаниями как расстояния между ними в многомерном пространстве и коэффициенты корреляций как углы между векторами описаний. Теперь остается решить вопрос, с каким количеством скоплений точек мы имеем дело, иными словами, сколько в нашем материале таксономических единиц.

Если исследуемая нами совокупность состоит из небольшого числа довольно крупных скоплений точек, разделенных относительно широкими промежутками, провести выделение групп не составит труда. При такой ситуации будет иногда достаточно измерить расстояние от одного какого-либо объекта до всех остальных. Если скопления достаточно четко разделены, распределение расстояний от выбранного объекта распадается на две части. Одна из них, соответствующая меньшим величинам расстояний, будет представлять расстояния от этой точки до других точек того же скопления а другая, соответствующая большим расстояниям, покажет расстояния от этой точки до точек, относящихся к другим скоплениям.

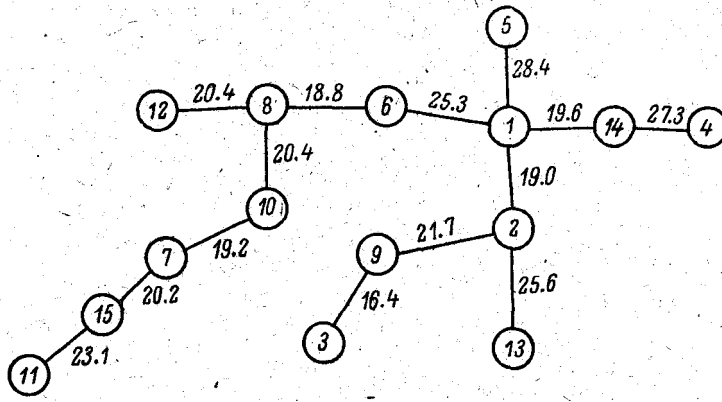


Рис. 24. Дендрит 15 описаний с суходольного луга в окрестностях ст. Отрадное.

Так, например, при обработке лесных описаний из окрестностей ст. Отрадное на Карельском перешейке была получена кривая распределения расстояний от описания 5 (табл. 44), явно распадающаяся на две части (Василевич, 1967).

Таблица 44 Распределение коэффициентов сходства (расстояний) описания 5 со всеми остальными описаниями лесов в окрестностях ст. Отрадное

	Средние значения классов расстояний									
	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110
Число расстояний	3	0	0	0	0	28.	41	22	5	0

Из данных табл. 44 видно, что имеется группа из четырех описаний (включая и то, от которого измерялись расстояния), которая резко отчленена от всех остальных описаний. В этом случае дискретность настолько велика, что измерять расстояния от других членов этой группы до остальных описаний не имеет смысла. Здесь можно использовать известную теорему элементарной геометрии о том, что в треугольнике любая сторона меньше суммы двух других сторон, но больше их разности. От описания 5 все описания другой большой группы отстоят не менее, чем на 70 единиц, а описания первой группы отстоят от него не более, чем на 25 единиц. Значит, их расстояния от описаний другой группы не могут быть менее 45 единиц. Таким образом, мы обнаружили, что эти четыре описания образуют группу, четко отделенную от остального материала. Но среди оставшихся 96 описаний таких дискретных групп выделить больше не удалось. Такая ситуация вообще встречается довольно редко.

При обработке 50 луговых описаний из окрестностей ст. Отрадное (Василевич, 1963в) лишь одно описание, представляющее заросль *Anthriscus silvestris* на месте стоговища, оказалось четко отделенным от остальных. Аналогичный результат получен и у Гиттинс (Gittins, 1965a). По его данным, из 45 площадок лишь две образуют четко обособленное скопление. Эти площадки находятся на месте бывшего загона для скота. В других работах больше не удалось найти указаний на существование четко обособленных скоплений сообществ.

В качестве метода, позволяющего предварительно сориентироваться в материале, можно предложить простой и нетрудоемкий метод, который хотя и не дает непосредственного деления описаний на группы, но позволяет их наметить. Этот метод основывается на том, что если исследуемая серия описаний принадлежит одной растительной ассоциации, т. е. одному типу фитоценозов, то в таком случае должны чаще всего встречаться фитоценозы, имеющие покрытия видов, близкие к среднему покрытию из всех описаний. Уклонения от этого типа будут выражаться в том, что в одном описании получит значительное преобладание один какой-то вид, в другом фитоценозе – другой вид и т. д. Если мы рассмотрим, как распределяется обилие

какого-либо вида, выраженное в процентах от суммы обилии двух видов, то в том случае, когда виды образуют один тип сообщества, кривая распределения частот этой величины будет иметь одну моду. Она будет соответствовать соотношению видов в типе ассоциации. Если же они образуют разные типы сообществ, распределение будет иметь две моды. Одна из них будет соответствовать соотношению этих видов в типе (или типах), где преобладает первый вид, а вторая – в тех типах, где преобладает второй. В табл. 45 приведено несколько примеров таких распределений.

Таблица 45 Распределение частот относительных покрытий отдельных пар видов

(Суходольный луг в окрестностях ст. Отрадное, Карельский перешеек)

Вид	Процент покрытия первого вида от суммы покрытий обоих видов				
	0–19	20–39	40–59	60–79	80–100
<i>Alchemilla sp.–Agrostis</i>	2	7	15	18	9
<i>Alchemilla sp.–Trifolium pratense</i>	0	5	15	16	11
<i>Alchemilla sp.–Centaurea jacea</i>	1	4	8	9	27
<i>Trifolium repens–Alopecurus pratensis</i>	6	2	2	5	34

Из табл. 45 видно, что *Alchemilla sp.* с *Agrostis vulgaris* и *Trifolium pratense* встречается чаще в примерно среднем соотношении и случаи резкого преобладания одного какого-либо вида встречаются реже. Иначе распределено соотношение *Alchemilla sp.* и *Centaurea jacea*. Здесь в типе преобладает манжетка, но большие отклонения от этого соотношения встречаются редко, и мы не можем сказать, что *Centaurea jacea* образует другой тип сообществ. В случае *Trifolium repens* и *Alopecurus pratensis* мы имеем две ясно выраженные моды и можем сделать вывод, что эти виды входят в разные ассоциации, так как они бывают обильны в разных фитоценозах. Эти выводы подтвердились при дальнейшем анализе материала (Василевич, 1963в).

Этот метод даст только тогда достаточно ясный ответ, когда существующие естественные группы описания достаточно четко отчленены друг от друга и численность каждой из них не очень мала. По-видимому, наиболее целесообразно применять этот метод при обработке очень больших выборок (порядка 500–1000 описаний) для первоначальной наметки числа возможных групп описаний,

Интересная методика выделения однородных групп объектов была предложена в 1953 г. Д. У. Гудолом (Goodall, 1953a). Он исходил из положения, выдвинутого Р. Туомикоски (Tomikoski, 1942), что каждая ассоциация характеризуется группой видов, положительно коррелирующих друг с другом и отрицательно – с видами других групп. Иначе говоря, каждая растительная ассоциация характеризуется своей корреляционной плеядой видов.

В качестве критерия гетерогенности растительности Гудолл вслед за Туомикоски рассматривает наличие корреляций между видами. По Гудоллу, растительность гетерогенна, если хотя бы один из видов распределен неравномерно. Обычно неравномерное (контагиозное) распределение вида вызывается неоднородностью среды. В таком случае очень вероятно, что и другие виды покажут неслучайное распределение, а в связи с этим возникают корреляции между видами как следствие реакции видов на неоднородность среды. Поэтому, обнаружив корреляцию между видами, мы имеем все основания предполагать, что в данном случае неоднородны и растительность, и среда. Туомикоски придавал равное значение и положительным, и отрицательным корреляциям, но Гудолл рассматривает лишь положительные, основываясь на том, что отрицательные корреляции могут возникнуть из-за вытеснения обильным видом целого ряда других с пробной площади (Goodall, 1952a). Этот критерий гетерогенитета может быть применен лишь к серии достаточно больших площадок, представляющих фитоценозы в целом.

В своей работе Гудол ограничивается определением сопряженностей между присутствием видов, но отмечает, что точно так же можно делить площадки на две группы по обилию вида выше среднего и ниже среднего (аналогично присутствию и отсутствию вида), применяя и в этом случае таблицы 2×2 . Собственно коэффициенты сопряженности Гудол не вычисляет, он ограничивается установлением достоверности сопряженностей, используя метод χ^2 .

Но Гудол совершенно справедливо указывает, что для оценки гомогенности обычный критерий значимости не может быть применен к отдельным корреляциям. Дело в том, что если мы имеем таблицу сопряженностей, составленную для 20 видов, число сопряженностей равно 190 и вполне вероятно, что некоторые из них будут превышать 5%-и уровень значимости. При этом уровне значимости мы принимаем возможность ошибаться в установлении значимой сопряженности в одном случае из 20. Можно ожидать, что при полном отсутствии сопряженностей между видами примерно в девяти случаях мы получим коэффициенты сопряженности, значимые на 5%-м уровне. Если N – число сопряженностей группа рассматривается как гетерогенная, если есть хотя бы одна сопряженность, с $P(\chi^2) < 0.05/N$. Нужно иметь в виду, что иногда виды могут показать лишь очень слабую сопряженность. Если, например, в 100 квадратах первый вид встречается 90 раз, а второй – 10 раз, максимально возможная положительная сопряженность будет иметь $P(\chi^2) = 0.33$. Максимально возможную положительную сопряженность мы рассчитываем при условии, что второй вид встречается только на площадках, содержащих первый вид.

Цель методики Гудола состоит в том, чтобы разделить совокупность площадок на группы, внутри которых нет значимых сопряженностей между видами. Нужно выделить как можно меньшее число гомогенных групп, содержащих как можно больше площадок. Совокупность площадок можно разделить четырьмя способами:

- 1) выделять все квадраты, содержащие один из двух видов, между которыми имеется значимая корреляция;
- 2) выделять все квадраты, не содержащие одного из этих видов;
- 3) выделять все квадраты, содержащие оба вида;
- 4) выделять все квадраты, не содержащие ни одного из двух видов.

Если используется первый критерий, деление следует проводить по видам с наибольшей встречаемостью, если третий – по паре видов с наибольшим числом совместных встреч. Если выделенные группы оказываются гетерогенными, процедуру нужно повторить. Группы по возможности следует объединять.

В качестве примера Гудол приводит обработку данных, полученных в растительности, образованной кустарниковыми эвкалиптами (*Eucalyptus oleosa*, *E. dumosa*). Процедура деления и конечные результаты, полученные с использованием первого критерия, приведены на рис. 25.

Результаты работы всеми четырьмя методами имеют много общего. Три метода делят площадки на четыре группы, и только второй метод дает пять групп но пятая группа небольшая. 109 квадратов из 256 попадают в те же группы в результате обработки всеми четырьмя методами. Но первый метод менее трудоемок и дает наиболее гомогенные группы.

Этот подход не дает указаний на таксономический статус выделенных групп. Но Гудол все же считает, что полученные группы примерно соответствуют ассоциациям, если под ними понимать единицы наименьшего ранга, которые могут быть выделены на основании присутствия или отсутствия индикаторных видов.

В дальнейшем метод Гудола был использован рядом английских геоботаников, которые внесли в него некоторые изменения. Так, Вильямс и Ламберт (Williams a. Lambert, 1959) снова вслед за Туомикоски пришли к выводу, что необходимо рассматривать не только положительные, но и отрицательные сопряженности. Кроме того, они рекомендуют проводить деление по виду, имеющему наибольшую сумму сопряженностей (сумма χ^2), а не по более обильному виду. Такой же точки зрения придерживаются Харберт (Harberd, 1960) и Кершо (Kershaw, 1961). С этими дополнениями можно согласиться, так как группы площадок, внутри которых есть значимые отрицательные сопряженности, нет никаких оснований считать гомогенными. Деление совокупности площадок по виду, имеющему наибольшую сумму сопряженностей, по-видимому, даст более быстрый и легкий путь получения гомогенных групп. Кершо также считает, что нельзя объективно указать, на каком этапе деления мы получаем ассоциации. Дело в том, что объем и содержание конечных гомогенных групп находятся в тесной зависимости от объема первоначальной совокупности, которая подвергается делению. Чем больше объем первоначальной совокупности, тем больше в принципе групп можно выделить. При малом объеме редкие сообщества могут остаться невыявленными, о чем говорил и Гудол. Но это общее свойство всех статистических методов, точнее, самого статистического подхода к объекту. И в данном случае мы стоим перед необходимостью иметь Достаточно большую выборку, точный объем которой, к сожалению, нельзя определить заранее.

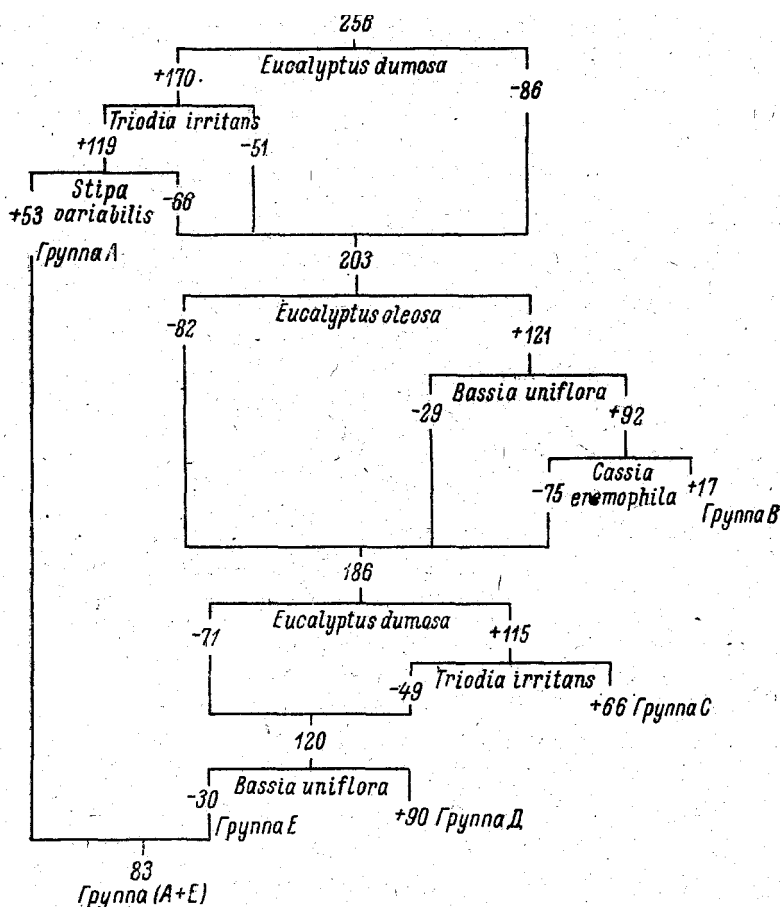


Рис. 25. Стадии выделения однородных групп площадок.

На каждой стадии указано число площадок, в которых данный вид присутствует (+) и отсутствует (-). По: Goodall, 1953a.

С помощью этого метода выделяются группы описаний, однородные в отношении их флористического состава. Количественные отношения между видами здесь не принимаются во внимание. Мне кажется, что если исходить из понимания ассоциации,

существующего в школе Браун-Бланке, можно найти соответствие между выделяемыми таким способом однородными группами объектов и растительными ассоциациями. Во всех тех случаях, когда отдается предпочтение флористическому составу, а не обилиям видов, эта методика может быть использована для выделения ассоциаций. Не случайно в нашей стране на нее обратили серьезное внимание в первую очередь эстонские геоботаники (Мазинг и Трасс, 1963), которые не придают основного значения при классификации доминирующим видам.

Возникает вопрос, нельзя ли использовать количественные показатели обилия видов для вычисления корреляций, чтобы таким путем получить группы квадратов, однородных уже и по флористическому составу, и по количественному соотношению видов? Мне кажется, что это невозможно. Если рассматривать растительную ассоциацию как совокупность площадок, однородных в отношении их количественного состава, имеющих один тип строения, мы должны учитывать, что соотношения между видами не остаются константными на всех площадках этой совокупности. Хотя все отклонения от среднего соотношения видов будут группироваться вокруг одного типа, изменения в обилии видов часто будут проходить сопряженно. Особенно это будет заметно для доминирующих видов, изменения обилия которых часто связаны друг с другом, так как между ними могут существовать значительные по силе взаимовлияния; здесь также играет роль пространственное исключение, благодаря которому площадь, занятая одним видом, уже не может быть занята другим. На основании этой схемы между видами будут существовать отрицательные корреляции, хотя они и образуют один тип сообществ, одну ассоциацию. Правда, поэтому-то Гудол и не принимал во внимание отрицательные сопряженностей, во они могут быть и положительными, когда увеличение обилия одного вида идет параллельно увеличению другого, и с такими случаями приходится считаться. Поэтому наличие корреляций между обилиями видов еще не может служить доказательством гетерогенности данной группы площадок.

Пожалуй, более серьезным недостатком метода Гудола является его альтернативность. Дается лишь два решения: группа гомогенна или группа гетерогенна. Это приводит к изолированности друг от друга полученных групп (Gittins, 1965b, Василевич, 1965). Если исходить из концепции растительного континуума, а Гудол является ее сторонником, маловероятно существование гомогенных групп площадок, которые были бы четко отграничены друг от друга.

Метод, предложенный Гудолом, выделяет однородные группы площадок на основе сопряженностей между видами. Вильямс и Ламберт (Williams a. Lambert, 1961) решили проводить обратное разделение: на основе сопряженностей между площадками делить на группы виды. Процедура деления в этом случае та же, что и при делении площадок на группы. Объединив эти два метода, Вильямс и Ламберт (Lambert a. Williams, 1962) разработали метод таксономического анализа (nodal analysis).

Основная идея, лежащая в основе этого метода, заключается в том, что растительность состоит из единиц, включающих виды плюс местообитание (species-sum-habitat units). При помощи метода нужно определить, насколько полно совпадает дифференциация растительности и среды. Имея обычную сводную геоботаническую таблицу (сводный список), в которой каждая колонка представляет площадку, а каждая строка – вид, мы можем применить прямой анализ сопряженности или обратный для расчленения такой таблицы. Если мы применим прямой анализ, на основе анализа сопряженностей между видами мы выбираем вид, имеющий наибольшую сумму χ^2 и делим площадки на две группы: содержащие вид и не содержащие его. Этот процесс схематически показан на рис. 26, В. Далее можно провести второе деление, затем третье и т. д. до тех пор, пока позволяет материал. В результате сводная таблица будет

разделена на ряд столбцов, соответствующих группам площадок. /Если для анализа этой таблицы применяется обратный анализ сопряженностей, то на основе вычисленных сопряженностей между площадками выбирается площадка, имеющая наибольшую сумму χ^2 , и виды делятся на две группы: встречающиеся на площадке и не встречающиеся на ней (см. рис. 26, C). Точно так же этот процесс может быть продолжен до той степени дробности, которую обуславливает материал. В результате сводная таблица будет разделена на ряд полос, соответствующих выделенным группам видов. Результаты обоих анализов могут быть объединены в одну таблицу (рис. 26, F). Этим совмещением исходная таблица разбивается на ряд клеток.

Далее Вильямс и Ламберт переходят к анализу образовавшихся клеток. Здесь возможны три случая.

1. Отсутствие совпадения: в какой-либо клетке нет ни одной площадки, которая содержала бы все виды данной группы, и нет ни одного вида, который бы встречался на всех площадках данной группы. Здесь нет ни видов, ни площадок, определяющих данную единицу, что свидетельствует о ее малой целостности.

2. Частичное совпадение: в какой-либо клетке есть одна или несколько площадок, содержащих все виды данной группы, или есть вид, встречающийся во всех площадках данной группы. Такую клетку, определённую в одном направлении, Вильямс и Ламберт называют неполным таксоном (sub-nodum).

3. Полное совпадение: в клетке есть и виды, встречающиеся на всех площадках, и площадки, содержащие все виды. Такую клетку, определённую в двух направлениях, Вильямс и Ламберт называют таксоном (nodum).

Неполные таксоны и таксоны рассматриваются как основные единицы растительности, и они могут быть охарактеризованы параметрами, использованными для их выделения. Проведя такую обработку ряда площадок, из вересковых пустошей Англии, Вильямс и Ламберт нашли, что из 24 клеток сводного списка лишь шесть представляют собой таксоны.

Метод таксономического анализа Вильямс и Ламберт представляет большой интерес как рабочий инструмент для классификации растительности. Однако их понимание таксона (nodum) в корне отличается от обще принятого. Этот подход во многом аналогичен анализу верности, предпринятому П. Юхачем-Наги (Juhacz-Nagy, 1965). Оба метода заслуживают самого пристального внимания со стороны геоботаников, но надо отметить, что метод таксономического анализа дает довольно абстрактные таксоны. Сейчас пока трудно сказать, насколько оправдан такой усложненный подход к таксономической единице, когда от нее требуют совпадения по каким-то параметрам в двух направлениях. Обычно ведь ограничиваются тем, что довольствуются объединением площадок (колонок таблицы), сходных по ряду признаков,

Обычно при выделении групп сходных объектов придерживаются правила, по которому лучшим делением считается то, которое дает наименьшую дисперсию внутри групп и максимальную дисперсию между группами (Harberd, 1962; Edwards a. Cavalli-Sforza, 1965). Кроме того, необходимо выделить возможно меньше групп, каждая из которых должна содержать возможно больше объектов. Если мы измерим сходство между каждой парой объектов таким образом, чтобы его величины соответствовали квадратам расстояний между объектами в многомерной системе координат, дисперсия внутри групп будет соответствовать среднему квадрату расстояния членов этой группы от ее центра, а дисперсия между группами – среднему квадрату расстояния между членами разных групп. Обычно чем больше объем выделенных групп, тем больше их дисперсии и тем меньше межгрупповые дисперсии. Число групп, которое необходимо

выделить, в большинстве случаев нельзя указать заранее, поэтому необходим какой-то метод, позволяющий ограничивать число выделяемых групп. Чем меньше число групп, тем более; концентрированную информацию мы получаем о системе объектов.

Выделенные группы лишь тогда имеют большую ценность, когда они являются естественными. Под естественной группой объектов мы понимаем такую, все члены которой значительно более сходны друг с другом, чем с объектами других групп (Sneath, 1961, цит. по: Wirth et al., 1966; Василевич, 1966а). Однако такое определение слишком узко для многих биологических групп. При большом сходстве между ближайшими соседями крайние члены группы могут сильно различаться и их сходство с членами других групп может быть выше, чем с противоположным краем этой группы.

В связи с этим вводится понятие приемлемой группы, которая определяется следующим образом (Wirth et al., 1966): 1) группа изолирована на некотором фиксированном уровне сходства, если каждый ее член менее сходен со всеми членами других групп, чем этот фиксированный уровень сходства, 2) приемлемая группа – собрание объектов, которое изолировано на некотором фиксированном уровне сходства, но не содержит более мелких групп, изолированных на этом уровне.

Фиксированный уровень сходства мы определяем довольно произвольно, поэтому не следует включать такую величину в определении группы. Можно значительно расширить объем понятия естественной группы иным путем, определив ее как собрание объектов, каждый член которого имеет среднюю величину сходства с объектами этой группы, существенно меньшую, чем его среднее сходство с объектами других групп.

Следовательно, исходя из аналогии между дисперсией и расстояниями между объектами, естественная группа должна иметь существенно меньшую внутригрупповую дисперсию, чем дисперсия между группами.

Вначале рассмотрим наиболее простой случай, когда имеются только две группы. Мы имеем матрицу расстояний между объектами, разделенными на две группы с k и l объектами. Прежде всего найдем дисперсии внутри групп, исходя из расстояний между объектами внутри групп. Средний квадрат расстояния от какого-либо члена группы (J) до всех остальных

$$\frac{1}{k-1} \sum_{i=1}^{k-1} R_{ij}^2 = \sigma_1^2 + (\Delta J)^2, \quad (1)$$

где R_{ij}^2 – квадрат расстояния между объектами i и j , σ_1^2 – внутригрупповая дисперсия первой группы, а ΔJ – расстояние J -того члена группы от ее центра. J используется в данном случае как условная средняя и формула в целом аналогична обычной формуле для вычисления дисперсии.

Затем просуммируем уравнение (1) по всем членам первой группы и разделим на k :

$$\frac{1}{k(k-1)} \sum_{j=1}^k \sum_{i=1}^{k-1} R_{ij}^2 = \sigma_1^2 + \frac{1}{k} \sum_{j=1}^k (\Delta J)^2, \quad (2)$$

Второй член в правой части уравнения (2) представляет средний квадрат расстояния членов этой группы от ее центра, т. е. σ_1^2 . Следовательно,

$$\sigma_1^2 + \frac{1}{k} \sum_{j=1}^k (\Delta J)^2 = 2\sigma_1^2,$$

т. е. средний квадрат расстояния между членами группы равен ее удвоенной дисперсии.

Естественно, что это отношение верно и для второй группы. Аналогичным путем находим расстояние между центрами групп. Средний квадрат расстояния от какого-либо члена первой группы до членов второй группы

$$\frac{1}{l} \sum_{i=1}^l R_{ij}^2 = \sigma_2^2 + (J - M_i)^2,$$

где σ_2^2 – дисперсия второй группы, а $(J - M_i)$ – расстояние от J -того члена первой группы до центра второй группы. Просуммируем по всем членам первой группы и разделим на k (число членов первой группы):

$$\frac{1}{kl} \sum_{j=1}^k \sum_{i=1}^l R_{ij}^2 = \sigma_2^2 + \frac{1}{k} \sum_{j=1}^k (J - M_j)^2,$$

$$\frac{1}{k} \sum_{j=1}^k (J - M_j)^2 = \sigma_1^2 + (M_k - M_1)^2,$$

где $(M_k - M_1)$ – расстояние между центрами групп. Отсюда

$$\frac{1}{kl} \sum_{j=1}^k \sum_{i=1}^l R_{ij}^2 = \sigma_1^2 + \sigma_2^2 + (M_k - M_1)^2.$$

Следовательно, средний квадрат расстояния между членами разных групп равен сумме дисперсий этих групп плюс квадрат расстояния между их центрами.

Зная расстояния между центрами групп и дисперсии внутри них, легко можно установить, насколько существенно отличаются выделенные группы друг от друга. В случае, когда имеются всего две группы, это можно задать с помощью критерия t . Мы сравниваем расстояние между центрами групп с ошибкой этого расстояния, возникающей вследствие рассеяний членов групп вокруг средних. Для совокупности, состоящей из нескольких групп, можно использовать дисперсионный анализ, что даст возможность судить о дискретности совокупности в целом. Примеры вычисления существенности выделенных групп даны ниже, в главе о границах между фитоценозами.

Но все это касается проверки дискретности уже выделенных групп. Для выделения же групп, хотя бы и предварительного, можно предложить следующую методику. Промеряем расстояния между каждой парой описаний и составляем кривую распределения этих расстояний. Затем выбираем величину расстояния, значения ниже которой встречаются достаточно часто, скажем, не менее одного-двух раз на описание. Соединяя на схеме те описания, расстояния между которыми меньше данной величины, отмечаем отдельные группы описаний, в значительной мере сходных друг с другом. Далее можно взять большую величину рассеяния и снова соединить все описания, расстояния между которыми меньше данной величины. Таким путем мы намечаем центры групп, затем нам нужно будет проверить лишь различные варианты проведения границ между группами.

Рассмотрим конкретный пример выделения однородных групп описаний, соответствующих растительным ассоциациям. В 1961 г. в окрестностях ст. Отрадное на Карельском перешейке (Ленинградская обл.) автором было сделано 50 описаний с суходольного луга площадью около 4 га. Общая характеристика луга и выделенных ассоциаций опубликована ранее (Василевич, 1963в). Здесь мы остановимся только на методике выделения ассоциаций. Измерив расстояния между всеми 50, описаниями мы получим матрицу расстояний, на основании которой была составлена кривая распределения расстояний (рис. 27). Из этого графика видно, что кривая распадается на

две части, не связанные между собой: Чаще всего встречаются расстояния от 20 до 25 ед., которые и образуют основную часть кривой. Второй тип на кривой приходится на расстояния от 85 до 100 ед. Его образуют расстояния от описания 49 до других описаний. Таким образом, описание 49 оказывается очень удаленным от всех остальных описаний, что и позволяет нам выделять его в особую группу.

Для того чтобы разделить на группы остальные описания, возьмем расстояния до 15 ед. и соединим на схеме те описания, расстояния между которыми не превышают этой величины (рис 28, а). Из рис. 28, видно, что данная величина расстояний не дает возможности выделить группы. Этих расстояний еще очень мало для того, чтобы можно было наметить основы групп. Возьмем затем расстояния до 20 ед. и соединим снова все описания, имеющие расстояния не выше этой величины (рис. 28, б). Здесь уже большая часть описаний оказалась связанной с другими. Исходя из такой схемы, уже можно наметить основные группы, которые затем, конечно, нуждаются в проверке. В данном, случае схема показывает на существование двух групп: первая включает 31 описание, а вторая – шесть. Остается неопределенным положение еще 12 описаний, они могут относиться к какой-либо из этих двух групп, но не исключен и такой случай, что по крайней мере часть их относится к каким-то другим ассоциациям, которые в нашем материале достаточно полно не представлены. В связи с этим нельзя точно определить таксономическую принадлежность таких описаний, исходя лишь из растительности какого-то ограниченного участка.

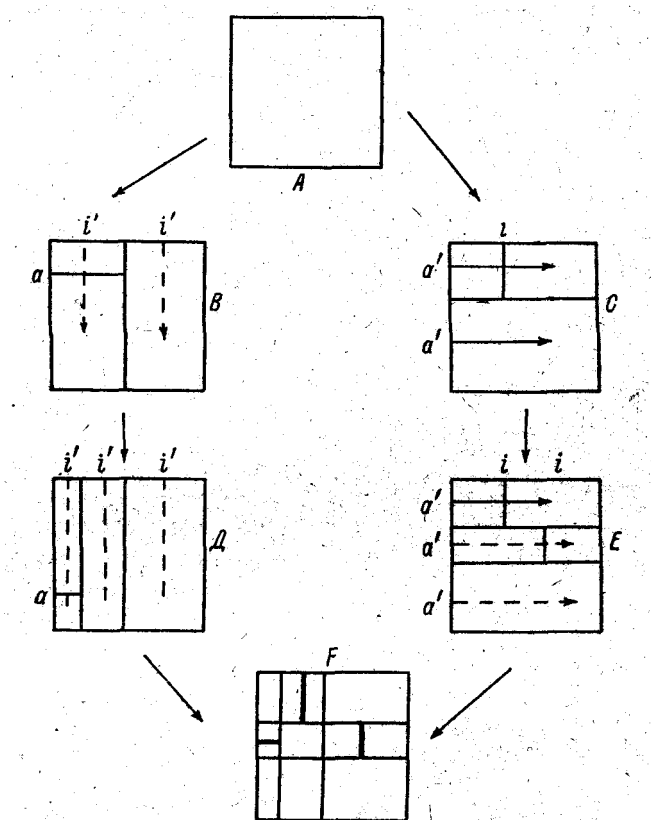


Рис. 26. Схема таксономического анализа (по: Lambert a. Williams, 1962; объяснения в тексте).

Для характеристики меры внешней прерывности группы, т. е. величины ее дискретности, можно использовать показатель

$$M=C-A$$

где C – наивысшая величина сходства (минимальное расстояние), которым все члены группы связываются воедино непосредственно или через других членов группы, A – наивысшая величина сходства для пары особей, одна из которых относится к этой

группе, а другая – нет, M (moat) является мерой пустого пространства вокруг группы (Wirth et al., 1966). Для оценки внутренней связанности группы эти авторы предлагают вычислять величину $I.C.$ (internal continuity):

$$I.C. = \frac{G - N}{P - N},$$

где G – общее число величин сходства в группе не ниже определенного фиксированного уровня, N – необходимое число таких величин, чтобы группа могла существовать как целое, P – максимально возможное число таких связей,

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

где n – число членов в группе. Соответственно

$$N = (n - 1).$$

Интересную методику формирования групп предложил недавно Р. Джанси (Jansey, 1966). Суть метода заключается в том, что вводится некоторое добавочное число точек – условных центров групп (class points), координаты которых известны. Затем вычисляются расстояния до каждого объекта всех условных центров. Каждый объект относится к тому условному центру, к которому он ближе расположен. Потом для каждого класса (группы объектов, отнесенных к одному центру) определяется центр тяжести. Центр тяжести имеет координаты, равные средним арифметическим соответствующих координат объектов данного класса.

Затем повторяется вычисление расстояний для каждого объекта, но уже не от условных центров, а от центров тяжести. Эта процедура повторяется до тех пор, пока не наступит равновесие, так как при каждом повторении изменения в положении центров тяжести будут меньше.

Число первоначальных условных центров определяется по изменению суммы расстояний внутри групп с увеличением их числа. Вначале с добавлением новых условных центров эта величина будет значительно уменьшаться, а потом, когда число центров достигнет числа реально существующих групп, падение будет слабым.

Этот метод, как правильно отмечает автор, не дает возможности выявить группы с малым числом объектов.

Вообще задача выделения групп сходных объектов в общем плане достаточно сложна. Не представляет труда разделить совокупность компактных и дискретных групп, характеризующихся малыми расстояниями между членами одной группы и большими расстояниями между членами разных групп. Но такая ситуация довольно редко встречается в тех совокупностях объектов, с которыми нам приходится иметь дело. Совокупности растительных сообществ варьируют чаще всего непрерывно, что выражается в отсутствии пустого пространства между группами. В этом случае задача выделения групп становится более сложной, и пока не существует методики, которая полностью гарантировала бы от ошибок. К сожалению, нам мало известны свойства многомерных пространств растительности, что не позволяет свести задачу выделения групп сообществ к более частному случаю.

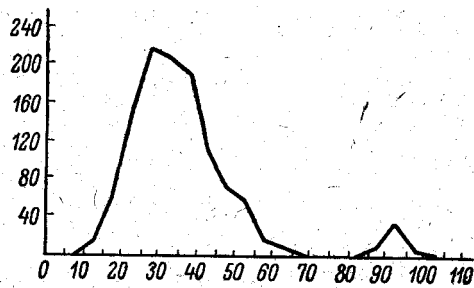


Рис. 27. Полигон распределения частот расстояний в многомерном пространстве между описаниями.

По оси абсцисс – расстояния в многомерном пространстве; по оси ординат – частоты соответствующих классов.

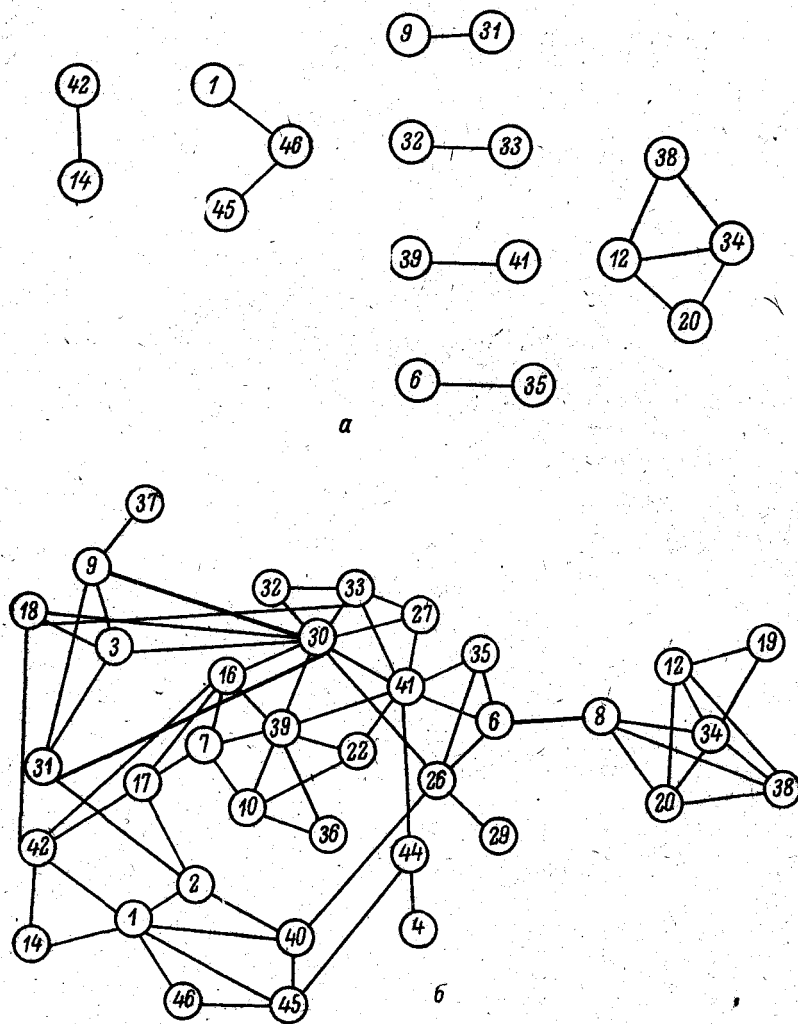


Рис. 28. Пример выделения групп по 50 описаниям с суходольного луга.

а – группы, образованные описаниями, имеющими расстояние не более 15 ед.; б – не более 20 ед.

Выделение однородных групп площадок можно провести двумя путями: на основе межвидовых сопряженностей, используя методику Гудола (нормальный анализ сопряженностей, по: Williams a. Lambert, 1959), или используя данные по взаимному расположению) площадок в многомерном пространстве. Аналогично однородные группы видов можно выделить на основе сопряженностей между площадками (обратный анализ сопряженностей, по: Williams a. Lambert, 1961) или на основе расположения видов в многомерном пространстве (метод, предложенный Гиттинсом;

Gittins, 1965b). Интересно сравнить результаты, полученные каждым из этих методов. Такая работа была проведена Гиттинсом (Gittins, 1965c). Результаты этой работы показали, что первые этапы деления площадок на группы на основе сопряженностей между видами довольно хорошо соответствуют группам площадок, выделяемых на основе их сходства. На рис. 29 показано, что площадки, отнесенные к каждой из шести групп, выделенных в результате анализа сопряженностей, занимают определенное место в двухмерной ординации. Такое совпадение Гиттинс объясняет тем, что в обоих случаях характер взаимосвязей площадок вскрывает действие одних и тех же факторов. Но число групп, выделенных этими двумя методами, не совпадает. Анализ межвидовых сопряженностей дал шесть групп площадок, а в результате ординации получены только три группы, причём две из них разделены довольно плохо. Анализ сопряженностей вскрывает большую гетерогенность, чем ординация, причём ординация показывает варьирование растительности как непрерывное и многомерное, а анализ сопряженностей дает иерархию дискретных групп.



Рис. 29. Группы площадок, выделенные по методу Гудола, в двумерной ординации по их сходству.

Разными значками нанесены, площадки, относящиеся к разным группам; прерывистыми линиями, показаны границы между группами (по: Gittins, 1965b).

Эти шесть групп, выделенных с помощью анализа меж видовых сопряженностей, можно делить и далее, но дальнейшее деление даёт группы, плохо укладывающиеся на ординацию. Гиттинс отмечает, что более мелкие группы представляют уже варьирование в пределах пробных площадей. Проведенное Гиттинсом сравнение дает возможность наметить путь выделения однородных групп площадок с использованием достоинства обоих методов. Метод анализа межвидовых сопряженностей позволяет выделить взаимоисключающие группы площадок, что очень удобно для дальнейшей работы с ними. А на каком этапе следует прекратить деление, можно будет установить, рассматривая положение этих групп в ординации. Деление можно проводить до тех пор, пока каждая из них будет занимать определенный участок плоскости ординации (или в более общем случае пространства ординации). Таким образом, анализ сопряженностей позволит нам выделить группы, а ординация – уяснить их взаимное положение. Проведенное Гиттинсом сравнение ординации видов с результатами анализа сопряженностей между площадками дало значительно худший результат. Хотя выделенные группы видов занимают определенное положение в ординации, однако дискретная группа видов, состоящая из *Phleum bertolonii* и *Dactylis glomerata*, методом анализа сопряжённости не выявилась. Это несоответствие Гиттинс объясняет тем, что в обратном анализе сопряженностей учитывается обилие видов. Так как *Phleum bertolonii* и *Dactylis glomerata* не отличаются резко от других видов по присутствию во всех площадках, а лишь доминируют в совершенно особых местах, эта группа анализом сопряженностей и не выявилась.

ГЛАВА IX ГОМОГЕНИТЕТ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В геоботанике всегда уделялось много внимания проблеме однородности как отдельных растительных сообществ, так и таксономических единиц. Представители всех геоботанических школ мира неизменно требуют, чтобы выделяемые пробные площади были возможно более гомогенными, чтобы фитоценозы, относимые к одной ассоциации, образовывали однородные группы. Но до сих пор само понятие однородности остается довольно умозрительным, лишенным количественного содержания, а критерии однородности крайне различны.

Для суждения о том, гомогенна или нет растительность какого-то конкретного участка, использовались самые различные признаки растительности, причем суждение о гомогенности, полученное на основании какого-то одного признака, затем распространялось на растительность участка в целом. Такой подход, разумеется, не может дать хороших результатов, так как растительность, гомогенная в одном отношении, может быть совершенно негомогенной в другом.

Кроме того, приходится различать два типа неоднородности, имеющие существенно разный смысл. Представим себе участок растительного покрова, на котором ряд видов имеет относительно высокое среднее обилие. Эти виды могут расти диффузно так, что на каждой небольшой площадке их соотношения остаются примерно одинаковыми. Некоторое варьирование обилии видов и их соотношений, конечно, будет иметь место в любом случае, но оно не будет сколько-нибудь значительным. Очевидно, все геоботаники сочтут такую растительность гомогенной, если к тому же удастся показать, что и второстепенные виды сохраняют примерно одинаковый состав на всей этой площади. Но может быть и иная ситуация, когда растительность какого-то участка состоит из чередующихся пятен, имеющих различные преобладающие виды и флористический состав. Если строение таких пятен остается примерно одинаковым на всей рассматриваемой площади и если сохраняется соотношение площадей, занятых этими пятнами, такую площадь также можно считать гомогенной, хотя это будет другой случай гомогенности.

Поэтому некоторые авторы (Dahl, 1960) и предлагают различать однородность площадей и однородность типа. Было предложено два разных термина – «гомогенность» и «гомоторность». Но, видимо, стоит оставить термин «гомогенность» для обозначения любой однородности, так как именно в этом смысле он получил широкое распространение в геоботанике. Мы предлагаем следующие термины:

- 1) пространственная гомогенность (spatial homogeneity) – тип однородности, выражающийся в том, что любые достаточно большие участки площади оказываются практически одинаковыми по интересующим нас признакам, в любом направлении растительность не показывает закономерных изменений строения и состава;
- 2) гомоторность (homotoneity) – тип однородности, выражающийся в том, что серия площадок любого размера оказывается сгруппированной вокруг одного типа строения, вокруг одной средней.

Эти типы гомогенности не являются взаимоисключающими. Площадь может быть и пространственно гомогенной и гомоторной. Примером может служить площадь, находящаяся в пределах одного сообщества с диффузным распределением видов.

Мы не ставим своей задачей рассмотреть здесь все определения гомогенности, которые имеются в литературе, но все же на некоторых из них следует остановиться.

Глизон (Gleason, 1920) считал абсолютно гомогенной такую растительность, в которой все виды распределены регулярно. Каждая площадка в этом случае может рассматриваться как представитель сообщества. По существу сходное определение дают Килин (Kylin, 1926) и Клефэм (Clapham, 1932). Так как регулярные распределения видов встречаются крайне редко, такое определение гомогенности чересчур строго. При определении гомогенности правильнее исходить из случайного распределения видов (биномиального, нормального, пуассонова). Такой подход больше соответствует статистическому пониманию растительности. Этому требованию удовлетворяет определение Даля и Гадача (Dahl a. Nadac, 1949), согласно которому вид называется гомогенно распределенным на данной площади, если вероятность найти его внутри площадки определенного размера одинакова во всех частях площади. Растительное сообщество они называют гомогенным, если виды, которые используются для характеристики сообщества, распределены гомогенно. Примерно такое же определение дает и Гудол (Goodall, 1954b), противопоставляя статистическую гомогенность абсолютной.

Все эти определения гомогенности исходят из того, что растительность должна быть и пространственно гомогенной, и гомотонной. Но учитывая, что это вещи совершенно разные, следует при их оценке исходить из разных определений. Кроме того, как бы мы ни определяли гомогенность, мы сможем найти сравнительно небольшое число участков, которые удовлетворяют этим критериям. Недостаточно разбить всю растительность на два взаимоисключающих класса – гомогенная и негомогенная растительность. Более перспективно создание количественных критериев степени гомогенности, когда для каждого сообщества мы можем найти его место в ряду между абсолютно гомогенной и абсолютно гетерогенной растительностью.

Гомогенность типа площадок (гомотонность) по существу рассматривалась в главе о выделении однородных групп. Мы можем считать совокупность площадок, заложенных в пределах одного фитоценоза, или совокупность больших пробных площадей гомотонной в том случае, когда она представляет собой одну однородную группу. Однако нельзя согласиться с утверждением Даля и Гадача, что ассоциация является гомогенной тогда, когда растительные сообщества, из которых она построена, при расположении их вместе сформируют одно гомогенное растительное сообщество. Этой же точки зрения придерживается А. А. Ниценко (1963). В зависимости от того, в каком порядке мы будем располагать отдельные сообщества, мы получим или гомогенный (пространственно) фитоценоз, или ряд фитоценозов, разделенных довольно резкими границами, учитывая, что ассоциация имеет весьма значительную амплитуду варьирования строения и состава.

Интересный и перспективный подход к проблеме пространственного гомогенитета растительного сообщества разработал Д. У. Гудол (Goodall, 1961). Он дает следующее определение пространственной гомогенности: распределение вида на каком-либо участке гомогенно в том случае, когда существует некоторый размер площадки, при котором варьирование между площадками не зависит от расстояния между ними. Этот размер площадки он и считает соответствующим площади выявления. Если площадки меньше регулярно повторяющихся элементов мозаики, сходство между соседними площадками будет выше среднего. Гудол в данном случае исходит из представления о фитоценозе как о гомогенной площади, на которой регулярно чередуются участки с несколько отличающимся строением, но существенных изменений растительности в каком-либо направлении не происходит.

Гудол предложил такой метод определения площади выявления: используя метод П. Грейг-Смита (Greig-Smith, 1952a) анализа дисперсии по отношению к размеру площадки, найти такой размер площадки, при дальнейшем увеличении которого не

происходит существенного возрастания дисперсии. Однако для получения данных, действительно отражающих изменение дисперсии с увеличением площади, Гудол предлагает получать независимые значения дисперсии между площадками единичного размера, расположенными случайно в пределах постепенно расширяющейся площади. Если использовать как практически более удобную схему расположения площадок решеткой или вдоль трансект с последующим объединением их в блоки разной величины, необходимо рассматривать не размер блока, а расстояние между центрами площадок.

Таблица 46 Дисперсия между площадками на трансекте через засоленный марш как функция расстояния между площадками (по: Goodall, 1961)

Дисперсия		Число степеней свободы	<i>Arthrocnemum halocnemoides</i>	<i>Hemichroa pentandra</i>	<i>Salicornia australis</i>	<i>Samolus repens</i>	<i>Suaeda maritima</i>	<i>Triglochin palustre</i>
между площадками, дм	внутри площадок, дм							
1	2	512	333.7	113.9	215.3	93.0	43.5	8.6
2	4	256	812.7***	129.9	426.2 ***	174.0***	110.6***	7.0
4	8	128	2072.7***	202.8 ***	905.9 ***	269.1 ***	130.3	7.9
8	16	64	2850.0	378.7 **	1799.2***	254.0	174.2 *	7.4
16	32	32	2897.9	496.4	1592.8	678.7 ***	170.1	12.9*
32	64	16	3130.4	690.4	1596.4	1577.8 *	109.6	9.1
64	128	8	7548.8 *	1462.0***	3137.6	1855.4	214.2	19.3
128	256	4	5191.5	1382.8	520.8	2261.8	734.2**	21.6
256	512	2	597.5	249.0	13887.5***	12857.0 **	891.5	78.6**
512	1024	1	1321.5	2795.8	94.0	1281.0	129.4	18.9
χ^2			387.47 ***	186.09 ***	345.36***	401.07***	157.15***	25.35**

Примечание. Одна звездочка – $P=0.01-0.05$; две звездочки – $P=0.001-0.01$; три звездочки – $P<0.001$. P – вероятность того, что данное значение дисперсии несущественно отличается от предыдущего.

В табл. 46 приведены данные обработки трансекты, заложенной на засоленном морском побережье Австралии. Она состоит из 1024 примыкающих квадратных площадок по 1 дм². На площадках отмечалось покрытие видов. В табл. 46 звездочкой отмечены те значения дисперсии, которые существенно отличаются от предыдущего, полученного для блоков меньшего размера. Из данных табл. 46 видно, что увеличение размеров блоков от 4 до 8 дм сопровождается значимым увеличением дисперсии для четырех из шести видов. С другой стороны, каждое увеличение размера блоков (кроме случая между 256 и 512 дм, где очень мало число степеней свободы) сопровождается значимым увеличением дисперсии по крайней мере для одного вида. Отсюда Гудол делает вывод, что эти данные не указывают на существование площади выявления для данного сообщества. Он выдвигает гипотезу, что увеличение расстояния между площадками сопровождается непрерывным возрастанием дисперсии по уравнению:

$$\eta_x = \alpha + \beta x,$$

где $\eta_x = \log \sigma_x^2$, σ_x^2 – дисперсия между площадками, логарифм расстояния между которыми равен x , α и β – константы.

Действительно, в большом числе случаев эта зависимость оказывается линейной, но для ряда видов она носит более сложный характер. Для некоторых видов можно найти таким путем площадь выявления, но она у каждого вида имеет свои размеры и далеко не все виды ее имеют. В связи с этим Гудол приходит к выводу, что среда варьирует непрерывно от точки к точке, и поэтому различия в среде увеличиваются с увеличением расстояния между точками. Это определяет в значительной мере и непрерывное возрастание дисперсии растительности. Пики на кривой дисперсии по

отношению к размеру блока, полученные в работах Грейг-Смита, Кершо и др., по мнению Гудола, часто незначимы.

Гипотеза непрерывного увеличения дисперсии несовместима с концепцией гомогенного растительного сообщества, но она полностью соответствует идее растительного континуума. Гудол отмечает, что хотя некоторые виды и зависят в своем распределении друг от друга, каждый из них живет по своим законам.

По этому вопросу разгорелась полемика. Со статьей, разъясняющей свою позицию, выступили Грейг-Смит, Кершо и Андерсон (Greig-Smith et al., 1963). Им вновь ответил Гудол (Goodall, 1963a). Как выяснилось из дискуссии, расхождения в точках зрения не так уж велики. Спор в основном шел о существенности серии пиков, полученных ранее для ряда видов. Грейг-Смит, Кершо и Андерсон также признают тенденцию к непрерывному возрастанию дисперсии в связи с увеличением размера блока. Гудол же, со своей стороны, не исключает возможности существования пиков в ряде случаев, но считает, что прежде всего нужно проверять как наиболее простую гипотезу о непрерывном возрастании дисперсии, и лишь после этого возникает потребность в более сложных объяснениях. По-видимому, правильнее всего считать гипотезу о непрерывном возрастании дисперсии общим правилом, на фоне которого могут быть выявлены отдельные пики.

Пробные площади, на которых закладывается серия мелких площадок или каких-то других учетных единиц, должны быть пространственно гомогенны. Только при этом условии можно находить средние значения признаков и затем оперировать с ними. Поэтому после описания пробной площади необходимо удостовериться в том, что она гомогенна.

В ряде работ американских геоботаников (Curtis a. McIntosh, 1951; Brown a. Curtis, 1952; Loucks, 1962; Maucosk, 1963, и др.) пространственная гомогенность оценивалась следующим образом: пробная площадь делилась на четыре равные части, и серии площадок из каждой части сравнивались друг с другом. Возьмем для примера распределение *Galium ruthenicum* по трансекте из 500 примыкающих площадок в 1 м², заложенной в тырсово-типчаковой степи в 30 км к западу от с. Кайнар Семипалатинской области. Разобьем эту трансекту на пять частей по 100 площадок в каждой и найдем число площадок, на которых встречается *G. ruthenicum* в каждом из отрезков трансекты. Эти данные приведены в табл. 47.

Таблица 47 Распределение *Galium ruthenicum* по пяти отрезкам трансекты и сравнение этого распределения с максимально равномерным

Число площадок с <i>Galium ruthenicum</i>	Отрезки трансекты					Итого
	I	II	III	IV	V	
Найденное	6	15	7	15	9	52
Ожидаемое	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	52
χ^2	1.86	2.04	1.10	2.04	0.19	7.23

Ожидаемое число площадок с *G. ruthenicum* в каждом отрезке трансекты находим, разделив общее число площадок с *G. ruthenicum* на число отрезков трансекты. Затем обычным методом вычисляем χ^2 . Для данного ряда $\chi^2=7.23$, а число степеней свободы равно 4. χ^2 не достигает 5%-го уровня значимости, и мы можем считать, что встречаемость *G. ruthenicum* одинакова по всей длине трансекты и распределение его пространственно гомогенно.

Американские геоботаники обычно ограничивались проверкой гомогенности распределения основных древесных видов, и в большинстве случаев их данные говорили о том, что площади гомогенны.

Этот метод в общем не очень удачен по целому ряду причин:

- 1) оценивается пространственная гомогенность лишь отдельных признаков, поэтому необходимо исследовать большое число признаков, прежде чем можно будет сказать, что растительность в целом гомогенна;
- 2) число частей, на которое мы делим исследуемую площадь, совершенно произвольно: чем больше частей мы выделили, тем больше шансы, что распределение вида окажется негомогенным, так как в общем небольшие участки всегда варьируют сильнее; здесь трудность заключается в том, чтобы определить как можно более объективно размер тех частей, гомогенность которых необходимо сравнивать;
- 3) подробность описания каждой части сильно влияет на результаты, одно дело разделить 40 площадок на четыре части, а другое – 400 площадок на те же четыре части, во втором случае окажутся достоверными более мелкие различия.

В табл. 48 приведено распределение встречаемости *G. ruthenicum* на той же трансекте, что и в табл. 47, но здесь она разделена не на пять, а на

Таблица 48 Распределение *Galium ruthenicum* по 10 отрезкам трансекты и сравнение этого распределения с максимально равномерным 10 частей.

Число площадок с <i>Galium ruthenicum</i>	Отрезки трансекты										Итого
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
Найденное	6	0	14	1	3	4	13	2	2	7	52
Ожидаемое	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	5.2	52
χ^2	0.12	5.20	14.8	3.39	0.93	0.28	11.7	1.96	1.96	0.62	40.96

Оценка гомогенности производится тем же самым методом, но результат совсем иной. В этом случае $\chi^2=40.96$ при девяти степенях свободы, что показывает на очень высокую неравномерность распределения ($P<0.001$). Табл. 47 и 48 показывают, насколько условны данные о пространственном гомогенитете, полученные этим методом.

Для того чтобы можно было оценить пространственную гомогенность не отдельных признаков, а растительности в целом, можно предложить следующий метод: измерить сходство между каждой парой площадок (конечно, можно и объединять их в различные блоки), а затем найти корреляцию между сходством площадок и расстоянием между ними. Если растительность гомогенна, сходство не будет связано с тем, как далеко друг от друга располагаются площадки на местности, и корреляция между этими двумя величинами будет незначимой. Так как эта связь может быть криволинейной, правильнее будет вычислять корреляционное отношение.

В табл. 49 показано вычисление корреляционного отношения расстояний между площадками на местности и в многомерной системе координат, т. е. их сходства.

Таблица 49 Вычисление корреляционного отношения сходства между площадками к их положению на трансекте

Расстояние между площадками	Среднее сходство (расстояние в многомерном пространстве)	Отклонение от общего среднего сходства	Квадраты отклонений	Численность класса	Взвешенный квадрат
1	4.28	-1.53	2.341	19	44.50
2	4.55	-1.26	1.588	18	28.55
3	5.08	-0.73	0.533	17	9.07

Расстояние между площадками	Среднее сходство (расстояние в многомерном пространстве)	Отклонение от общего среднего сходства	Квадраты отклонений	Численность класса	Взвешенный квадрат
4	5.40	-0.41	0.168	16	2.69
5	5.78	-0.03	0.001	15	0.02
6	6.30	+0.51	0.260	14	36.35
7	6.74	+0.93	0.865	13	11.28
8	7.12	+1.31	1.716	12	20.55
9	7.52	+1.71	2.924	11	32.20
10	7.62	+1.81	3.276	10	32.76
-	-	-	-	145	217.97

$$\sigma_{mx}^2 = 1.505, \quad \sigma_{mx} = 1.227,$$

$$\sigma_x = 1.883, \quad \eta = \frac{1.227}{1.883} = 0.652,$$

$$\sigma_\eta = \frac{1 - \eta^2}{\sqrt{n}} = \frac{0.576}{12.05} = 0.047.$$

Эти данные представляют собой результаты обработки трансекты, состоящей из 20 площадок по 1 м², которые располагались через равный интервал в 2.5 м. Из таблицы сходства между этими площадками сначала были выбраны значения сходства между соседними площадками. Затем были взяты значения сходства между площадками, расположенными через 1, т. е. между первой и третьей площадками, между второй и четвертой и т. д.

Уже из просмотра данных второго столбца табл. 49 видно, что расстояние между площадками сильно влияет на их сходство. И действительно, корреляционное отношение оказывается равным 0.652, а его ошибка 0.047, что говорит о довольно тесной связи варьирования данной растительности с местностью. Растительность этой трансекты никак нельзя считать пространственно гомогенной. В данном случае результат довольно тривиален, так как трансекта располагалась на склоне.

Этот метод еще интересен тем, что он показывает, какая доля общего варьирования данного участка приходится на пространственную неоднородность. Квадрат корреляционного отношения является частным от деления дисперсии, вызываемой исследуемым фактором, на общую дисперсию. В данном случае квадрат корреляционного отношения равен 0.433. Это показывает, что более 0.4 всего варьирования растительности приходится на ее варьирование вдоль трансекты.

Теперь можно дать более строгое определение пространственной однородности: какой-либо участок мы будем называть пространственно однородным, если состав и строение, любой площадки на нем не зависит от положения ее внутри данного участка.

Вполне вероятно, что уменьшение сходства между площадками в связи с увеличением расстояния между ними будет продолжаться лишь до определенного предела, а дальнейшее увеличение расстояния между ними не будет существенно отражаться на величине сходства. Если это так, данный метод можно будет использовать для поисков площади выявления. Имеющийся в нашем распоряжении материал пока крайне мал, но все же его можно использовать для иллюстрации. На трансекте, заложенной в сообществе сухой типчаково-тырсовой степи, были получены следующие средние величины сходства (квадраты расстояния в многомерной системе координат): для соседних площадок 7.008, для площадок через одну 9.523, для площадок через две 10.438 и далее 10.028, 10.208, 11.173, 12.727, 12.899, 11.825 и 11.959. Из этих данных видно, что при увеличении расстояния между площадками различия между ними растут все более медленно.

Интересный метод анализа гомогенитета мозаичного сообщества разработан Пило (Pielou, 1964, 1965). Если мы возьмем участок, который состоит из нескольких типов пятен, причем размеры пятен каждого типа варьируют случайно, и они перемешаны в случайном порядке на местности, то для исследования такого случая можно применить теорию марковских цепей.

Если в сообществе имеется ряд пятен типов A, B, C, \dots, N и в нем через равный интервал вдоль заданного направления заложен ряд площадок, то в результате мы можем получить последовательность типов площадок следующего вида: $AACBBDDDDNNAAAA$. . ., которая показывает, к какому типу пятен относится каждая площадка. Если мы считаем полученную последовательность марковской цепью, то это значит, что тип пятна, наблюдаемый на данной площадке, зависит лишь от типа пятна на предыдущей площадке. Если мы найдем, что найденную последовательность можно считать марковской, то этим мы покажем, что линейные размеры пятен варьируют случайно, точнее, их длины имеют геометрическое распределение. Кроме того, если предположить, что пятна разных типов чередуются в случайном порядке, матрица вероятностей переходов будет иметь следующую форму:

$$\begin{array}{cccc}
 & A & B & C \dots N \\
 A & P_1 & p_2 & p_3 \dots p_n \\
 B & p_1 & P_2 & p_3 \dots p_n \\
 P = C & p_1 & p_2 & P_3 \dots p_n \\
 & \dots & \dots & \dots \\
 N & p_1 & p_2 & p_3 \dots P_n
 \end{array}$$

Каждый элемент этой матрицы показывает, какова вероятность, что за площадкой данного типа будет следовать площадка какого-либо типа. Так, вероятность того, что за площадкой типа A будет следовать опять площадка типа A , равна P_1 переход от площадки типа A к площадке типа C имеет вероятность p_3 и т.д. В этой матрице все элементы, не лежащие на главной диагонали (идущей из левого верхнего угла), в колонках равны между собой. Это значит, что вероятность появления пятна какого-либо типа после всех типов пятен одинакова, т. е. то, что пятна перемешаны в случайном порядке.

Однако Пило пишет, что неслучайная мозаика пятен, при которой B всегда может следовать за A , но никогда не предшествовать ей, очень вероятна в растительности.

Работа по проверке, является данная мозаика случайной или нет, проводится следующим образом: закладывается на площади одна большая трансекта или ряд коротких, на которых через равные интервалы берутся площадки и определяется их принадлежность к пятну того или иного типа. Пило считает, что удобнее закладывать серию мелких трансект, это дает равную вероятность описания всех частей мозаики. В результате составляем матрицу $\{m_{jk}\}$ частот переходов от одного типа пятен к другим. Нужно сравнить эту матрицу с теоретической, дающей частоты переходов при условии, что выполняются все правила построения матрицы P , а затем сравнить частоты методом χ^2 . Если наша мозаика является случайно в вышеизложенном понимании, то элементы матрицы $\{m_{jk}\}$ мы можем получить таким путем:

$$m_{jk} = Ma_j p_k (j \neq k) \text{ или } m_{jk} = Ma_j P_j,$$

где M – число пар площадок, a_j – вероятность того, что какая-либо площадка относится к пятну j -того типа. Величины a_j могут быть определены независимо, так как они равны доле площадок, занятых пятнами j -того типа. Внедиагональные элементы матрицы p можно получить по следующей формуле:

$$p_j = \frac{a_j(1 - P_1)}{(1 - a_1)}.$$

Элементы главной диагонали

$$P_j = \frac{[P_1(1 - a_j) + (a_j - a_1)]}{(1 - a_1)}.$$

В обеих формулах неизвестен только элемент P_1 . Он находится по более сложной формуле:

$$\frac{m_{11}}{P_1} - \sum_{k \neq j} \frac{m_{jk}}{1 - P_1} + \sum_{j > 1} \frac{m_{jj}(1 - a_j)}{P_1(1 - a_j) + (a_j - a_1)} = 0.$$

Решая это уравнение относительно P_1 находим его значение и подставляем в вышеприведенные формулы для p_j и P_j .

В своей статье Пило (Pielou, 1965) приводит два примера мозаики, обработанной таким образом. Приводить мы их здесь не будем из-за недостатка места, да к тому же они не имеют прямого отношения к рассматриваемым вопросам.

Но, по-видимому, этот метод в дальнейшем может стать очень перспективным. Он заслуживает самого пристального внимания со стороны геоботаников, так как сравнительно легко дает очень богатую информацию. Возможно, что сферу его применения можно будет значительно расширить.

Мы будем называть фитоценоз (или какой-либо другой участок растительности) клинально гомогенным, если в каком-либо направлении в пределах его изменение характеристик фитоценоза происходит равномерно, пропорционально расстоянию от исходной точки. Иначе говоря, существует линейная зависимость между признаками фитоценоза и их положением на трансекте. Эту зависимость можно выразить следующим образом:

$$Y = A + Bx$$

где Y – обилие какого-либо вида в точке, находящейся на расстоянии x от исходной, A – обилие этого вида в исходной точке, B – коэффициент регрессии, показывающий изменение обилия на единицу расстояния. Для всего набора видов в целом это уравнение можно представить в векторной форме. Тогда Y – вектор обилия видов в точке, находящейся на расстоянии x от исходной, A – вектор обилия видов в исходной точке, B – вектор коэффициентов регрессии. По-видимому, правильнее считать изменения, происходящие в клинально гомогенной растительности, пропорциональными не расстоянию, а логарифму расстояния. В пользу этого предположения говорит то, что во многих случаях нарастание изменений в растительности происходит пропорционально логарифму площади.

В клинально гомогенной растительности существует прямолинейная корреляция сходства площадок и расстояния между ними на местности. В негомогенной растительности эта корреляция должна быть криволинейной, а в гомогенной растительности она должна отсутствовать.

Пило (Pielou, 1965) предложила различать несколько типов гомогенности мозаики. Ее классификацию можно использовать и для немозаичной растительности. Если растительность гомогенна лишь в одном направлении, ее можно назвать однонаправленно гомогенной (uni-dimensionally random, по Пило), если растительность гомогенна по всем направлениям, но параметры этого гомогенитета меняются с направлением – анизотропно гомогенной растительностью и если эти параметры остаются константными по всем направлениям – изотропно гомогенной растительностью.

Проблема гомогенности растительности, т. е. однородности типа, в основном решается так же, как задача выделения ассоциаций в таксономическом континууме.

Анализируя сходство между площадками в пределах одного фитоценоза, мы должны показать, распадаются ли они на группы, а затем дать их характеристику. Выделенные группы мы можем использовать как элементы мозаики и анализировать однородность их распределения по площади. Сложнее обстоит дело с выбором размеров площадок. Размер площадок должен соответствовать размерам элементов мозаики. Когда эта мозаичность ясно выражена, трудностей не возникает. Но когда границы между пятнами нечеткие, необходимо предварительно провести работу по определению их размеров, используя методику анализа дисперсии по отношению к размеру площадки по Грейг-Смиту.

В 20–30-х годах широкое распространение в качестве критерия гомогенности получила кривая распределения встречаемости Раункиера. Нужно сказать, что сам Раункиер (Raunkiaer, 1918) не придавал ей такого большого значения в суждении о гомогенности, как было сделано некоторыми его последователями. Впервые Нордхаген в 1922 г. начал использовать ее как критерий гомогенитета. Раункиер на ряде примеров нашел эмпирическим путем, что если разбить виды на пять классов по встречаемости: I – 1–20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80% и V – 81–100%, кривая распределения частот видов, попадающих в эти классы, имеет две вершины. Больше всего видов в классе с наиболее низкой встречаемостью, вторая вершина – в классе с наиболее высокой встречаемостью, от первого к четвертому классу кривая понижается. Раункиер полагал, что наличие такой кривой говорит о состоянии равновесия, достигнутом растительностью, позволяющем процветать одному или немногим видам в ущерб соседям. В то же время он показал, что такую кривую дают виды флоры Финляндии, разбитой на 28 провинций, и виды флоры Ирландии, разбитой на 12 округов.

Этот критерий гомогенитета подвергся почти сразу же суровой критике. Дело не в том, что эта кривая во многих случаях не имеет места. Напротив, в ряде работ положение Раункиера было подтверждено (Kenouer, 1927; Беклемишев, 19286; Гордягин, 1933). Некоторые критиковали разбивку встречаемости на классы, указывая, что равные классы встречаемости соответствуют неравным классам по обилию, причем первый и последний классы включают наиболее широкие амплитуды обилия. Отсюда и большое число видов в этих классах (Ashby, 1935). Прежде всего данный метод не позволяет сказать ничего о пространственной гомогенности. Весьма условна и по существу не доказана пригодность кривой встречаемости в качестве критерия однородности типа. Уже одно то, что это правило подтверждается в подавляющем большинстве случаев, говорит о том, что данный критерий является довольно слабым.

Кривая частот Раункиера показывает, как распределяются виды по их обилию, измеренному с помощью встречаемости, в пределах той или иной совокупности. Эта совокупность не обязательно должна быть одним фитоценозом или серией площадок из одной ассоциации. Уже сам Раункиер показал, что его правило пригодно и для очень широких совокупностей, когда в качестве учетных единиц берутся целые районы. Многие из критиков закона частот Раункиера не поняли смысла этой закономерности и требовали от нее того, что совершенно ей не свойственно.

Хотя многие чувствуют важность этого показателя для понимания существа растительного сообщества и были предложены разные методы измерения разнообразия видов по обилию в сообществе (*species diversity*). биологический смысл его не очень ясен. Никто до сих пор не определил, каким требованиям он должен удовлетворять, что будет означать, когда растительность того или иного участка окажется негомогенной по этому признаку. В отличие от предыдущих критериев гомогенитета здесь идет речь о гомогенности совокупности видов, поэтому данный критерий гомогенитета по существу может быть применен к любой совокупности видов.

Характеру распределения видов по их обилию уделено довольно много внимания в теоретических работах, но его редко используют для описания конкретных сообществ. Эта проблема тесно связана с проблемой соотношения между числом видов и площадью, так как обычно предполагается, что число видов пропорционально исследуемой площади. Существует несколько моделей распределений видов по обилию. Согласно первой из них, логарифмическому распределению Фишера и Вильямса (Williams, 1944, 1949, 1964), число видов, имеющих на данном участке 1,2,3, . . . n особей, дается следующим рядом:

$$n_1, n_1 \frac{x}{2}, n_1 \frac{x^2}{3}, \dots, n_1 \frac{x^{n-1}}{n},$$

где n_1 – число видов, представленных лишь одной особью, x константа менее 4. Если заменим n_1/x на α , получим такой ряд:

$$\alpha x, \alpha \frac{x^2}{2}, \alpha \frac{x^3}{3}, \dots$$

Константа α служит мерой разнородности данной совокупности видов. Она мала, когда мало число видов по отношению к числу особей. Чем больше α , тем больше разнородность данного сообщества. В логарифмической серии каждый последующий член ее меньше предыдущего. Это значит, что больше всего видов, представленных одной особью, меньше – двумя и т. д.

Константы α и x можно найти, решив систему таких уравнений:

$$S = \alpha [-\log_e (1 - x)],$$

$$N = \frac{\alpha x}{1 - x},$$

где S – общее число видов, N – общее число особей. Учтывая, что $\alpha = n_1/x$ из второго уравнения находим:

$$x = \frac{N - n_1}{N}.$$

Отсюда

$$\alpha = \frac{n_1 N}{N - n_1}.$$

Несколько позднее появилась другая гипотеза, по которой распределение видов по обилию имеет логарифмо-нормальный характер (Preston, 1948). Согласно этой гипотезе, максимум числа видов приходится на среднее обилие, а видов с высоким и малым обилием сравнительно мало. Сравнительно недавно появилась монография Вильямса (Williams, 1964), посвященная специально этому вопросу. В ней, к сожалению, нельзя найти ясного ответа, какое распределение, логарифмическое или логарифмо-нормальное, более правильно отражает существо явлений. Многочисленные примеры, приведенные в этой работе, показывают, что одни распределения лучше соответствуют логарифмическому, а другие – логарифмо-нормальному распределению. Видимо, во многих случаях различия можно объяснить влиянием размера выборки. Дело в том, что при малом объеме выборки ряд малообильных видов в нее не попадет и даже виды со средним обилием будут представлены в ней малым числом экземпляров. Отсюда ясно, что в такой выборке мода числа видов может быть сильно сдвинута влево, т. е. больше всего будет видов с малым обилием, и выборка может показать соответствие логарифмическому распределению. Престон (Preston, 1948) писал, что ряд видов должен быть представлен в выборке менее, чем одним экземпляром ($1/2$, $1/200$, $1/2000$). Все эти виды будут отсутствовать в выборке, находясь слева от «линии занавеса» (veil line), которая скрывает часть генеральной совокупности. С уменьшением размера выборки кривая становится все более срезанной на левом конце.

Логарифмо-нормальная кривая часто довольно точно соответствует имеющимся в природе распределениям. Так, Бешел и Веббер (Beschel a. Webber, 1963) нашли, что логарифмо-нормальное распределение числа видов по их обилию имеет место для лесов Северной Америки. Они обработали данные Кэртиса (Curtis, 1959) и Мейкока (Maycock, 1963), используя в качестве меры обилия «величины важности» (importance values). Аналогичные кривые ими были получены и при использовании одних относительных встречаемостей, относительного доминирования и относительных численностей. Они справедливо отмечают, что линейный, а не логарифмический масштаб не делает достаточных различий между редкими видами, в связи с чем и не удастся показать, что больше всего видов имеет какое-то среднее обилие.

Сравнивая распределение обилии видов в разных типах сообществ, Р. Виттекер (Whittaker, 1965) нашел, что в крайних условиях среды, в сообществах с малым числом видов, эти распределения больше соответствуют логарифмической серии. Но в большинстве сообществ максимум числа видов приходится на среднее обилие. Когда число видов в сообществе велико и определяется комплексом факторов, распределение видов стремится к логарифмо-нормальному. Виттекер рассматривает это распределение как общую модель, наиболее удовлетворительно описывающую распределение видов по обилию в конкретном сообществе.

Все эти работы показывают, что данные распределения имеют существенный экологический интерес. Так, при исследовании сообществ почвенных текамеб Л. Боне (Bonnet, 1964) пришел к выводу, что величина σ/α , где σ – среднее квадратическое для распределения видов по обилию в сообществе, α – показатель разнородности, может характеризовать условия среды. В крайних условиях эта величина значительно выше, чем в оптимальных. По мнению некоторых экологов (Odum et al., 1960), если число видов мало по отношению к числу особей, это говорит о низкой степени организации сообщества.

В связи с тем, что минимум-ареал сообщества определяется на основании соотношения между числом видов и площадью, целесообразно именно здесь рассмотреть этот вопрос. При оценке минимум-ареала, так же как и площади выявления, исходят из того, что существуют принципиальные различия между мелкой площадкой и пробной площадью, представляющей сообщество в целом. Однако до сих пор не удалось найти четких критериев, показывающих, где проходит эта граница.

Чаще всего, особенно на Западе, площадь выявления рассматривали как минимум-ареал, т. е. площадку такого размера, при котором выявляется или достаточно большое число видов, или все константные виды. В первом случае размер минимум-ареала определяют по так называемой «кривой виды-площадь» (species-area curve). Строится эта кривая следующим образом: по оси абсцисс откладывают размер площадок, а по оси ординат – среднее число видов, приходящееся на площадку данного размера. Вначале число видов возрастает быстро, а затем все медленнее. Точку, где переходит перелом этой кривой, и предлагали считать минимум-ареалом. Но нужно отметить, что обычно число видов растет пропорционально логарифму площади, и если бы мы откладывали на оси абсцисс не величину площадки, а ее логарифм, то получили бы кривую, непрерывно поднимающуюся вверх. Действительно, и логарифмическое распределение, и логарифмо-нормальное показывают, что число видов будет постоянно возрастать при увеличении числа особей в выборке, что пропорционально площади. Зная индекс разнородности α , легко можно найти число видов, которое ожидают найти на площади любого размера:

$$S = \log_e \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right),$$

где S – число видов, а N – число особей, которое пропорционально площади. В действительности никакого реального перелома в кривой виды–площадь не наблюдается, на что уже указывали ранее, и поэтому С. Кейн (Cain, 1938) предложил рассматривать как минимум-ареал такую точку на кривой виды–площадь, где 10%-е увеличение числа видов соответствует 10%-му увеличению площади. Арчибальд (Archibald, 1949) предложила новую характеристику – площадь, на которой встречается 50% всех видов сообщества. Но это общее число видов определить практически невозможно. Аналогично обстоит дело и в том случае, когда минимум-ареал определяют по нарастанию числа константных видов с увеличением площади. Характер кривых в обоих случаях очень близок, и объективно определить размеры минимум-ареала не удастся. Еще в 1924 г. Пирсол (Pearsall, 1924) указал, что число констант растет непрерывно с увеличением размера площадок. В связи с этим приходится согласиться с мнением геоботаников, что понимаемый таким образом минимум-ареал имеет малую практическую ценность (Кац, 1934; Rice a. Kelting, 1955; Hopkins, 1957b).

Не следует думать, что все геоботаники Запада рассматривают минимум-ареал лишь с формальной стороны выявления достаточного числа видов или констант. В настоящее время многие понимают минимум-ареал как площадь выявления, рассматривая число видов лишь как средство определения ее. Так, С. Кейн (Cain, 1943) определяет минимум-ареал как наименьшую площадь, на которой сообщество может развить типичную композицию и структуру. Он также пишет, что размер его определяется по кривой виды–площадь и на нем должны быть представлены все или почти все доминантные и характерные виды.

Самое странное в проблеме минимум-ареала (или площади выявления) – то, что обычно, решая эту задачу статистическими методами, многие авторы рассчитывали получить результат, который противоречил бы статистическому пониманию строения фитоценоза. Что предполагали найти наиболее оптимистические исследователи минимум-ареала? Пытались найти такой размер площадки, небольшой по сравнению с площадью всего фитоценоза, который достаточно полно представлял бы фитоценоз в целом. Дальнейшее увеличение размеров площадки, по их мнению, уже не дало бы ничего существенно нового. Действительно, на этой площади должны присутствовать почти все виды сообщества, выявляться доминирующие виды, константные и характерные. Отсюда каждый достаточно большой фитоценоз должен состоять из ряда участков, равных площади выявления и существенно не отличающихся друг от друга. Такие фитоценозы должны быть полностью пространственно гомогенны. Площадь выявления должна включать почти все разнообразие растительности, почти все варьирование в пределах фитоценоза. Кстати, такое определение площади выявления предлагает П. Д. Ярошенко (1961).

Хотя обычно употребляют термин «площадь выявления ассоциации», определение ее размеров проводится в пределах одного растительного сообщества. Значит ли это, что один участок размером в площадь выявления достаточно полно отражает все основные черты ассоциации. Ясного ответа на этот вопрос в литературе найти нельзя, но еще довольно часто ассоциации характеризуются лишь по одному описанию, а условия среды – по наблюдениям, сделанным в одной точке. Отсюда следует, что при таком подходе считают различия между фитоценозами одной ассоциации малосущественными. В этом случае значительная часть варьирования растительности фактически разделяется на две части: варьирование внутри участков, соответствующих площади выявления, и варьирование между таксономическими единицами. В свете современных представлений о варьировании и непрерывности растительного покрова это нельзя считать соответствующим действительности.

Но в этих представлениях о площади выявления есть, несомненно, рациональное зерно. По существу под площадью выявления понимают нередко участки такого размера, которые уже можно классифицировать как фитоценозы. Действительно, участок в 1 м² в лесу или 10 см² на верховом болоте никто не станет рассматривать как фитоценоз. На основании его никто не выделит ассоциацию. Но где проходит граница между таким маленьким участком, который является фрагментом фитоценоза, и достаточно большим участком, пока неясно. Вполне возможно, что нам не удастся найти количественных критериев для размеров площади выявления и придется определять ее путем соглашения, установив общие правила для всех типов растительности.

ГЛАВА X

МЕТОДЫ АНАЛИЗА РАСТИТЕЛЬНЫХ КОНТИНУУМОВ

За последние два десятилетия в геоботанике получил широкое распространение взгляд на растительность как на непрерывно варьирующую систему – континуум. До сих пор нет общепринятого определения растительного континуума, что приводит к разнобою в его понимании и временами – к напрасной полемике. Чаще всего континуум определяют как такое состояние, когда растительные сообщества не образуют четко обособленных таксономических единиц, а связываются переходными сообществами в непрерывно варьирующую систему (Curtis, 1959; Hanson, 1962). Это определение, хотя и совершенно верное в принципе, несколько неопределенно, так как здесь не дана граница между случаями наличия континуума и его отсутствия. Но такое резкое противопоставление и не вполне правильно. Проблему континуума растительности нельзя рассматривать как сведение всего разнообразия к двум взаимно исключаящим случаям: непрерывность или дискретность. Ставя вопрос таким образом, мы никогда не сможем разрешить его. Нужно учитывать, что непрерывность и дискретность растительного покрова образуют сложное единство. Это подчеркивали в своих работах целый ряд геоботаников (Ярошенко, 1961; Juhacz Nagy, 1964), В. Д. Александрова (1966, стр. 197) пишет: «...растительный континуум не бесструктурен, не аморфен, не гомогенен, напротив, это континуум структурный, гетерогенный, неравноценный в своих частях, и поэтому непрерывность его относительна». Отсюда наличие переходов между фитоценозами или между ассоциациями само по себе не предполагает признания искусственности тех и других. По-видимому, чаще всего мы будем встречаться не со случаями абсолютной дискретности или абсолютной непрерывности, а с промежуточной ситуацией, когда фитоценозы или типы сообществ, соответствующие растительным ассоциациям, выявляются более или менее хорошо, но из-за наличия переходов довольно трудно провести между ними границу.

В основе учения о континууме растительности лежит так называемая индивидуалистическая концепция, основные положения которой были сформулированы независимо Л. Г. Раменским (1910, 1925) и Г. А. Глизоном (Gleason, 1917, 1926, 1939). Сущность ее заключается в том, что каждый вид специфичен по своим отношениям к внешней среде и имеет экологическую амплитуду, не совпадающую полностью с амплитудами других видов. Каждое растительное сообщество образуют виды, экологические амплитуды которых перекрываются в данных условиях среды. При изменении какого-либо фактора или группы их постепенно уменьшают обилие и исчезают одни виды, появляются и увеличивают обилие другие виды, и таким путем осуществляется переход от одного типа растительных сообществ к другому. Вследствие специфичности экологических амплитуд видов эти изменения происходят не синхронно, и при постепенном изменении среды растительность меняется также постепенно.

Уже сейчас мы можем считать непрерывность растительного покрова универсальным явлением, хотя степень непрерывности может быть самой разной. Наличие континуума является следствием следующих свойств растительности (Василевич, 1966б):

- 1) экологической специфичности видов, в связи с чем отсутствуют хорошо обособленные экологические группы видов; при изменении условий среды видовой состав растительных сообществ меняется постепенно; к тому же в природе нет дискретных типов экотопов;
- 2) относительной неспецифичности воздействия видов на среду; разные виды могут производить почти одинаковый эффект, в связи с чем имеется очень

мало видов, абсолютно приуроченных к местам, где растет какой-то другой вид.

Но и при этих условиях могли бы существовать дискретные типы растительных сообществ, если бы воздействие некоторых видов на среду было настолько сильным, что таким путем создавались бы дискретные типы местообитаний, соответствующие определенному эдификатору. При этом эдификаторы должны быть еще антагонистами, т. е. образовывать преимущественно чистые насаждения, а не смешанные. Но такая ситуация в большинстве случаев отсутствует.

В настоящее время различают несколько форм растительного континуума, каждая из которых требует своей методики сбора материала. Прежде всего различают топографический и таксономический континуум (Василевич, 1962а). Топографический континуум отражает наличие переходных участков между соседними фитоценозами в поле. Таксономический континуум отражает наличие переходных по строению ценозов между растительными ассоциациями. Венгерский геоботаник П. Юхач Наги (Juhacz Nagy, 1964) даже предлагает разные термины для обозначения прерывности в обоих случаях. Прерывность вообще он предлагает называть отличительностью (*distinctiveness*), прерывность в случае топографического (пространственного) континуума – прерывистостью (*discontinuasnes*), и прерывистость в случае таксономического континуума, который Юхач Наги называет абстрактным, – дискретностью (*discreteness*). В. Д. Александрова (1966) упоминает еще одну форму континуума – временной континуум. Но и таксономический, и топографический континуумы могут быть временными. В первом случае будет исследоваться переход от одной ассоциации к другой в ходе сукцессии, а во втором – смена одного фитоценоза другим на каком-то конкретном участке. В связи с этим можно предложить такую схему классификации форм континуума:

I. Пространственный континуум – а) топографический, б) таксономический.

II. Временной континуум – а) топографический, б) таксономический.

Временные континуумы в настоящее время совершенно не изучены, так как работа с ними требует постановки многолетних стационарных исследований.

Первые методы исследования непрерывности растительного покрова были разработаны Л. Г. Раменским (1938; Раменский и др., 1956). В послевоенные годы американские геоботаники школы Дж. Т. Кэртиса подробно описали, исходя из этих представлений, растительность штата Висконсин. Итог работы подведен в монографии Дж. Т. Кэртиса «Растительность Висконсина» (Curtis, 1959). Большой вклад в разработку этой проблемы внесли также Р. Виттекер (Whittaker, 1952, 1956, 1960) и Д. У. Гудол (Goodall, 1954b, 1963b). В последние годы эти вопросы начали широко разрабатывать английские геоботаники.

При анализе континуума всеми учеными широко используются методы так называемой ординации. Суть их заключается в том, что полученные описания конкретных участков растительности располагаются вдоль одной оси, представляющей какой-либо признак растительности или среды (одномерное расположение), или вдоль нескольких осей (многомерное расположение). Одномерное расположение обычно рассматривается как рабочее упрощение, так как варьирование растительности обычно многомерно. Но и такой метод может дать очень много для понимания закономерностей строения растительности.

Если описания разбиваются на классы в зависимости от величины какого-либо фактора среды, а затем прослеживается изменение обилия отдельных видов по этим классам, такой метод носит название градиент-анализа (*gradient-analysis*, по: McIntosh, 1958). Обычно такого рода данные представляют в виде графика, где на оси абсцисс

откладывается величина какого-то одного фактора среды, а на оси ординат – обилие вида, соответствующее определенным значениям данного фактора. Рассмотрим в качестве примера несколько таких графиков из работы Дж. Т. Кэртиса и П. Мейкока (Maycock a. Curtis, 1960). На рис. 30 приведены кривые изменения величин важности (подробнее об этом показателе см. в гл. V) в зависимости от влажности местообитания.

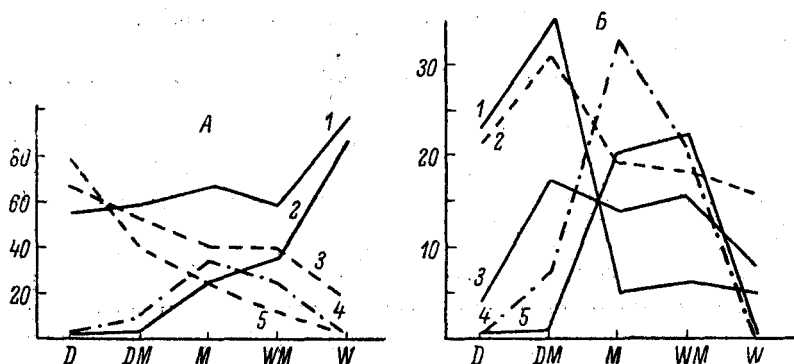


Рис. 30. Кривые, показывающие изменение величины важности видов по пяти классам градиента влажности.

По оси абсцисс – классы влажности: D – наиболее сухие местообитания, W – наиболее влажные; по оси ординат – величина важности вида (Importance value). А: 1 – *Abies balsamea*, S – *Thuja occidentalis*, 3 – *Picea glauca*, 4 – *Acer saccharum*, S – *Pinus strobus*; Б: 1 – *Pinus resinosa*, S – *Betula papyrifera*, 3 – *Acer rubrum*, 4 – *Betula lutea*, S – *Tsuga canadensis* (Maycock a. Curtis, 1960).

В данном случае авторы выделили пять классов: сухие местообитания, умеренно сухие, мезофильные, умеренно влажные и влажные. Все описания были распределены по этим классам влажности на основании данных по типам почв, их механическому составу, условиям дренажа, положению в рельефе, содержанию органического вещества, глубине грунтовых вод, наличию оглеения и т. п. Естественно, что такая оценка довольно субъективна, но она вполне пригодна для сравнительно грубого деления. Как можно видеть из рис. 30, кривая для каждого вида действительно специфична, и сто такому материалу трудно провести объективное разделение этих видов на экологические группы. Анализируя распределение всех 358 видов по этому градиенту, авторы приходят к выводу, что нет ни одного вида, который занимал бы позицию, исключаящую все другие виды, и нет такой группы видов, которая в центре распространения исключала все другие группы. Это, по их мнению, исключает всякие попытки выделить естественные группы видов. Такая совокупность видов представляет растительный континуум.

При рассмотрении такого рода материалов обычно отмечают, что не наблюдается скопления максимумов обилия видов в одних участках градиента и почти полного отсутствия их в других отрезках. Но П. Мейкок (Maycock, 1963) нашел при анализе распределения видов по градиенту влажности, что очень мало древесных пород имеет максимум обилия в среднем отрезке градиента по сравнению с крайними. Он это объясняет тем, что такие сильные эдификаторы, как *Acer saccharum* и *Fagus grandifolia*, исключают другие виды в мезофитных условиях. Можно использовать таблицы, приведенные в этой же статье, откуда взят рис. 30, и посмотреть, как распределяются максимумы всех видов по градиенту влажности. Для видов всех жизненных форм приведены проценты встречаемости по каждому отрезку градиента. Мы использовали эти данные, чтобы найти число видов, имеющих максимум встречаемости в каждом отрезке градиента, начиная от сухого отрезка к влажному: 73, 86, 54, 62, 93. Мы видим, что .и в этом случае наименьшее число видов имеет максимум в мезофитных условиях. Вполне возможно, это также объясняется наличием мощных эдификаторов в данных условиях, благодаря чему там формируются растительные сообщества с менее богатым

видовым составом. Но это положение нуждается в проверке на самом разнообразном материале.

Некоторые авторы не использовали для построения градиентов прямые данные среды, а оценивали ее по растительности. Так, Виттекер (Whittaker, 1956) положение описаний на градиенте влажности определял с помощью взвешенного обилия древесных видов. Эти виды были разделены на четыре группы: мезофиты, субмезофиты, субксерофиты и ксерофиты. Затем число стволов каждого класса на пробной площади умножалось на нуль для мезофитов, на единицу для субмезофитов, на два для субксерофитов и на три для ксерофитов. Все эти числа суммировались, и результат делился на общее число стволов на пробной площади. Полученное число, являющееся показателем экологического состава древостоя, использовалось для отнесения описания к тому или иному отрезку градиента влажности. Этот метод более субъективен, чем прямое построение градиента по данным среды, но, видимо, он не вносит больших искажений при таком уровне детальности. Результаты получаются в общем сходные. Виттекер также пишет, что ему не удалось найти на градиенте точек, где резко менялся бы флористический состав или доминанты в каком-нибудь ярусе.

Но по существу наиболее широкое применение метод градиентов получил в работах Л. Г. Раменского (1929, 1938; Раменский и др., 1956). Методика построения экологических шкал была разработана им еще в 20-х годах. Составленные им и его сотрудниками таблицы включают около 1400 видов растений, для которых определено среднее обилие по разным градациям увлажнения, богатства почвы, а для некоторых видов дополнительно – по переменной увлажненности, пастбищной дигрессии и аллювиальности. При построении таких шкал вначале отбираются однородные группы описаний, представляющие контрастные условия среды. В каждой из групп находятся средние обилия растений. Затем по группам определяется положение всех остальных описаний в этом ряду. В результате ряд уже можно разбить далее, выделяя промежуточные ступени. Работа продолжается до тех пор, пока не будет достигнута нужная степень подробности.

Эти таблицы, при составлении которых было использовано более 20 тыс. описаний, представляют собой единственный обширный источник данных по сравнительной экологии видов. К сожалению, эта работа в настоящее время не продолжается.

Такие градиенты, построенные на основе факторов среды, мы будем называть экоклинами, следуя предложению Виттекера (Whittaker, 1960). Примеры экоклин можно найти в целом ряде работ (Gause, 1930; Curtis a. Greene, 1949; Whittaker, 1952; Christensen et al., 1959; Whittaker a. Niering, 1965).

Другим методом изучения непрерывности растительного покрова является построение градиента по фитоценотическим признакам (compositional analysis; McIntosh, 1958). Сущность этого метода заключается в том, что исследуется характер распределения видов в зависимости от изменения признаков растительности. Американские исследователи школы Дж. Т. Кэртиса поступали обычно следующим образом: вся совокупность полученных описаний делилась на группы по преобладающему виду. В лесах это были древесные породы, которые они называли ведущими доминантами. Ведущие доминанты располагались в ряд в зависимости от их встречаемости в группах описаний с определенным ведущим доминантом. В лесах переходной полосы от лесной зоны к прериям штата Висконсин четырьмя основными ведущими доминантами являются *Quercus velutina*, *Q. alba*, *Q. rubra* и *Acer saccharum* (Curtis a. McIntosh, 1951). Они были ведущими доминантами в 80 из 95 описаний, в связи с чем их и выбрали за отправной пункт при разграничении сообществ. Средние

значения величин важности (importance value) четырех видов в группах с разными ведущими доминантами приведены в табл. 50.

Таблица 50 Средние величины важности видов в группах описаний с разными ведущими доминантами (по: Curtis a. McIntosh, 1951)

Вид	Ведущий доминант			
	<i>Q. velutina</i>	<i>Q. alba</i>	<i>Q. rubra</i>	<i>Acer saccharum</i>
<i>Quercus velutina</i>	165.1	39.6	13.6	0.0
<i>Q. alba.</i>	69.9	126.8	52.7	13.7
<i>Q. rubra</i>	3.6	39.2	152.3	37.2
<i>Acer saccharum.</i>	0.0	0.8	11.7	127.0

На основании этих данных четыре ведущих доминанта можно расположить в следующий ряд: *Quercus velutina* → *Q. alba* → *Q. rubra* → *Acer saccharum*. Этот же метод был использован и для расположения в ряд других менее важных доминирующих видов. На основе этой информации был построен следующий ряд видов, начиная от видов пионерных группировок и кончая видами климаксовых сообществ: *Quercus macrocarpa* → *Q. velutina* → *Prunus serotina* → *Q. alba* → *Carya ovata* → *Juglans nigra* → *Q. rubra* → *Acer rubrum* → *Fraxinus americana* → *Tilia americana* → *Juglans cinerea* → *Carya cordiformis* → *Ulmus rubra* → *Ostrya virginiana* → *Acer saccharum*.

Далее все насаждения располагались в ряд так, чтобы величины важности *Quercus velutina*, *Q. alba*, *Q. rubra* и *Acer saccharum* соответствовали ранее полученному ряду. Это не очень точный метод, но он дает достаточно хорошее приближение. В ряду рассматривалось распределение каждого вида. Для того чтобы устранить случайные колебания обилии, данные выравнивали, объединяя описания в группы по пять (рис. 31). В зависимости от того, в какой части градиента имеет оптимум тот или иной вид, он получал определенный балл, называемый «числом адаптации к климаксу» (climax adaptation number). *Acer saccharum* рассматривался как наиболее климаксовый вид, и он получил балл 10.0. *Quercus macrocarpa* – типичный вид пионерных группировок, получил балл 1.0. Остальные виды занимают промежуточное положение: *Q. velutina* – 2.0, *Q. alba* – 4.0, *Q. rubra* – 6.0 и *Ostrya virginiana* – 8.0.

Далее адаптационное число каждого вида умножалось на величину важности его в конкретном описании. Результаты суммировались по всем видам в описании, что давало так называемый индекс континуума, служащий основой расположения описаний по отношению друг к другу. Этот индекс может принимать значения от 300 до 3000. Далее строился градиент на основе индекса континуума и рассматривалось распределение видов вдоль этого градиента.

Анализ такого рода материалов привел авторов к выводу, что данная растительность представляет собой континуум, в котором нет ясно очерченных типов сообществ. Но все же варьирование растительности не является неограниченным, а существуют определенные градиенты, по которым растительность изменяется более или менее закономерно.

Д. Андерсон (Anderson, 1963) предлагает заменить термин «число адаптации к климаксу» на «число континуума», подчеркивая этим, что не всегда виды должны располагаться в ряд от пионерных к климаксовым. Могут быть построены и другие градиенты в зависимости от задач исследования.

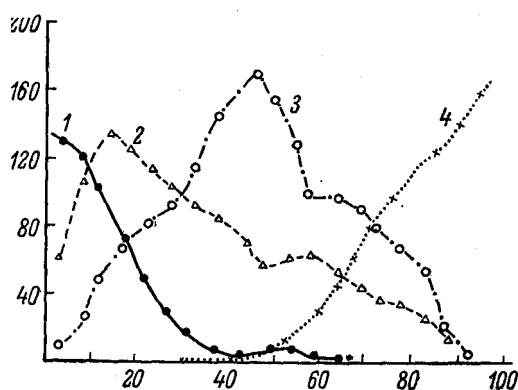


Рис. 31. Изменение величины важности четырех ведущих доминантов по градиенту сообществ от пионерных к климаксовым

1 – *Quercus velutina*, 2 – *Q. alba*, 3 – *Q. rubra*, 4 – *Acer saccharum* (no: Curtis a. McIntosh, 1951). По оси абсцисс – индекс континуума; по оси ординат – величина важности.

Градиенты, построенные на основе изменения признаков растительности, мы, следуя Виттекеру, будем называть ценоклинами. Примеры ценоклинов приводятся во многих работах (Segadas-Vianna, 1951; Culberson, 1955; Hale, 1955; Orpurt a. Curtis, 1957; Rice a. Penfound, 1959; Dix a. Butler, 1963).

Оба типа градиентов не являются прямым доказательством существования растительного континуума, если под ним понимать отсутствие обособленных таксономических единиц растительности. По существу эти методы устанавливают не взаимосвязь растительных ассоциаций и формаций, а характер корреляции между видами (ценоклины) и между видами и факторами среды (экоклины). Кривые, показывающие поведение видов вдоль градиента, – фактически линии регрессии.

Многочисленные примеры экоклин показывают, что нет групп видов, одинаково реагирующих на изменения среды, что реакция каждого вида индивидуальна и экологические группы видов не являются дискретными естественными единствами. Примеры ценоклинов еще раз убеждают нас в том, что любой вид не является абсолютно приуроченным к местам, где встречается или доминирует какой-либо другой вид. Существует лишь довольно слабая корреляция во взаимном распределении видов.

Но из того факта, что виды распределены более или менее равномерно по градиенту и что отсутствуют четко разграниченные группы видов, еще не следует, что межвидовые отношения не являются важным фактором в организации сообществ. Принцип индивидуальности экологии видов не означает, что виды распределены независимо друг от друга. Нет причин, по которым конкурентные отношения организовывали бы виды в группы (Whittaker, 1962).

В 1961 г. Р. Брей (Braу, 1961) разработал оригинальный метод, позволяющий судить о том, насколько закономерны изменения растительности вдоль того или иного градиента. Брей исходил из следующего положения: если фактор, положенный в основу данного градиента, является крайне существенным для растительности, наилучшей разбивкой на классы этого градиента будет та, при которой каждый вид будет встречаться лишь в одном классе и каждый класс будет содержать лишь один вид. Это, конечно, идеальный случай. Если же признак, положенный в основу градиента, не существен, каждый вид будет встречаться в одинаковом количестве во всех отрезках градиента. Каждый признак, а следовательно, и каждый градиент, как бы содержат разное количество информации о растительности. На основании этого Брей и строит свой показатель относительной информативности градиента. Степень приуроченности вида к определенному отрезку градиента может быть измерена

разницей между его максимальным и минимальным значениями. В примере 1 табл. 51 эта разница равна 90. Если максимум встречается в среднем отрезке градиента, измеряется сумма разниц между максимумом и минимумами на обоих концах градиента. В примере 2 сумма равна 120. Эти величины можно обозначить как порядок в распределении. Всякие отклонения от такого закономерного возрастания обилия обозначаются как беспорядок. Брей определяет беспорядок как сумму значений, на которую должен быть изменен градиент, чтобы он дал плавные изменения от максимума до минимума (или до двух минимумов). Величина информации определяется как порядок минус беспорядок. В тех случаях, когда возможны два варианта (пример 4 в табл. 51), выбирается тот, который дает меньший беспорядок. Брей предложил три критерия информативности градиента: 1) определяется число отрезков градиента с нулевыми значениями обилия, чем оно выше, тем больше информативность градиента; 2) измеряется разница между максимумом и минимумом, чем она больше, тем более информативен градиент; 3) измеряется взвешенная сумма значений в отрезках градиента. Максимальное значение умножается на пять, прилежащие к нему на четыре и так далее до единицы. Чем выше эта сумма, тем более информативен градиент.

Таблица 51 Примеры критериев информативности градиентов (по: Bray, 1961)

№	Интервал градиента					Порядок	Беспорядок	Информация	Критерии		
	1	2	3	4	5				1	2	3
1	90	80	50	10	0	90	0	90	1	90	940
2	0	30	60	30	0	120	0	120	2	60	510
3	80	60	20	0	15	80	15	65	1	80	715
4	100	0	20	40	80	100	140	-40	1	100	620
5	40	0	60	0	10	120	50	70	2	60	390
6	90	40	0	40	90	90	130	-40	1	90	780
7	90	50	0	20	90	90	110	-20	1	90	780
8	10	5	10	5	10	10	10	0	0	5	115.

При сравнении двух или более градиентов, т. е. разных способов. ординации одной и той же совокупности описаний, показатели информативности суммируются по всем видам, и сравниваются уже эти конечные величины. Брей сравнивал восемь различных градиентов, построенных по признакам растительности и по признакам среды. Для сравнения был использован градиент со случайным расположением площадок. По всем трем критериям случайный градиент мало отличается от остальных. Разница заметна больше, когда сравнивается суммарная величина информации по градиентам.

Метод Брея – пока единственный метод, с помощью которого можно сравнивать градиенты. Его можно использовать для предварительной оценки того, какую роль в определении композиции растительности играет тот или иной фактор, положенный в основу градиента. К тому же вычисления здесь крайне просты и не требуется много времени для сравнения градиентов.

Интересный метод построения ценоклинов был разработан Гимингемом (Gimingham, 1961). Изучая географическую изменчивость вересковых пустошей Северной Европы, он пришел к выводу, что варьирование этой группы сообществ более или менее непрерывно и в то же время расположение сообществ в линию не дает удовлетворительного результата. Поэтому он построил так называемую сетку варьирования (network of variation), используя покрытия видов, играющих наибольшую роль в сообществе. Но покрытие *Calluna vulgaris* не принималось во внимание, так как он преобладает во всех сравниваемых сообществах. Гимингем начал строить сетку вариации с сообщества, имеющего максимальное покрытие *Erica cinerea*. Затем

образуется ряд сообществ с постепенным уменьшением покрытия этого вида. Так как варьирование состава сообществ идет в разных направлениях, этот ряд разветвляется. Одна ветвь, например, характеризуется увеличением покрытия *Empetrum nigrum*, другая – снижением роли *Vaccinium myrtillus* и т. д. В результате образуется сетка, показывающая основные направления варьирования данной группы сообществ.

Этот метод не является объективным статистическим приемом обработки материалов. Но при решении любой большой проблемы нам нужны методы разной степени сложности и разной степени точности. Метод Гимингема удобен тем, что он дает возможность быстро сориентироваться в разнообразии растительности. Этот метод позволяет работать с любым набором описаний, какой имеется в распоряжении исследователя. После этого уже можно переходить к получению репрезентативных выборок и их статистической обработке.

В связи с тем, что варьирование растительности является многомерным, это подчеркивал Х. Гамс еще в 1918 г. (Gams, 1918), были разработаны методы расположения сообществ не по одной, а по нескольким осям (Bray a. Curtis, 1957; Curtis a. Maucosk, 1960). Основной посылкой при разработке метода было положение о том, что степень сходства сообществ должна быть показана расстоянием между ними. Для этого вычислялись коэффициенты сходства между всеми возможными парами описаний (каждое описание сравнивалось со всеми остальными), а затем расстояние между какими-либо двумя описаниями оценивалось как 100 минус коэффициент сходства. Если же вместо коэффициентов сходства вычисляются расстояния между описаниями в многомерной системе координат (см. гл. VII), такие величины можно использовать без преобразования. Затем два наименее сходных описания (наиболее удаленных друг от друга) берут в качестве концов первой оси. Чтобы избежать влияния случайностей выборки, иногда берут не по одному фитоценозу на каждом конце оси, а по три или пять. Затем остальные фитоценозы располагаются на этой оси в зависимости от их сходства с крайними фитоценозами. Брей и Кэртис (Bray a. Curtis, 1957) предложили геометрическое решение этого вопроса (рис. 32), для чего вычерчивается линия, связывающая два наиболее удаленных описания. Длина отрезка между этими описаниями равна найденному расстоянию между ними. Затем из концов оси (описания 1 и 2) делают засечки радиусом, равным расстоянию третьего фитоценоза от этих двух, и точки пересечения засечек с обеих сторон от оси соединяют линией, пересечение которой с осью и даст координату третьего описания по данной оси. В других работах (Clausen, 1957; Maucosk a. Curtis, 1960; Christensen, 1963) дается такая формула для определения положения описания на оси:

$$X = \frac{IW + CRW}{2}, \quad (1)$$

где X – координата данного описания (длина проекции на данную ось), IW – его расстояние от первого конца оси, RW – его расстояние от второго конца оси, CRW – наибольшее расстояние от концов оси до какого-либо описания минус RW . Нужно сказать, что при таком методе определения координат нарушается геометрическая четкость.

Для определения координат описаний можно использовать следующую формулу геометрии:

$$a^2 = b^2 + c^2 - 2b \text{пр}_{AC} AB$$

где a , b , c – длины сторон треугольника, а $\text{пр}_{AC} AB$ – проекция стороны AB на AC . В применении к нашей задаче b – расстояние между концами осей, a – расстояние от

данного описания до второго конца оси, c – расстояние до первого конца оси, $pr_{AC}AB=X$ – расстояние по оси от данного описания до первого конца оси,

$$X = \frac{(b^2 + c^2) - a^2}{2b}. \quad (2)$$

Вычисления по этой формуле более трудоемки, но зато сохраняется четкость геометрических представлений. Для целей ординации сообществ формулу (2) впервые использовал Э. Билс (Beals, 1960).

Возьмем в качестве примера следующий случай: расстояние между концами осей равно 100 ед., и в данной совокупности описаний наибольшее расстояние до какого-либо описания от концов осей равно 95. Описание A отстоит от концов оси X на 40 и 70 ед. Тогда по формуле (1) расстояние описания A от первого конца оси (его координата).

$$X = \frac{40 + (95 - 70)}{2} = 32,5.$$

По формуле (2) это расстояние

$$X = \frac{(100^2 + 40^2) - 70^2}{200} = 32,5.$$

Если в качестве концов оси берется не одна пара описаний, а несколько (три-пять), находят для описания A координату X сначала по первой паре концевых описаний, затем по второй, третьей и т. д., и из полученных результатов находят среднюю арифметическую.

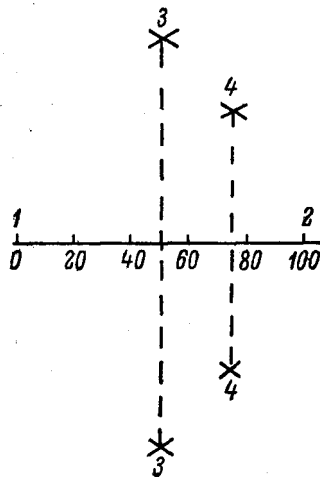


Рис. 32. Геометрический метод нахождения координат сообщества по оси, образованной сообществами 1–2 (по: Bray a. Curtis, 1957).

Объяснения в тексте.

Далее приступают к вычислению координат описаний по второй оси. В качестве концов этой оси выбираются те пары описаний, которые имеют близкие значения координаты X , но расположены на большом расстоянии друг от друга. Такие пары вероятнее всего будут занимать центральное положение на оси X . Брей и Кэртис (Bray a. Curtis, 1957) предложили такой критерий для выбора пар описаний в качестве концов второй оси: из расстояния между описаниями вычитается разница в их координатах по оси X и выбирается та пара описаний, которая дает наибольшее значение этой величины. Далее определяется величина координаты Y для каждого описания тем же самым способом.

В качестве концов третьей оси Z аналогичным путем выбирается пара описаний, имеющих близкие значения координат X и Y , но удаленных на большое расстояние друг от друга. Можно, конечно, продолжать эту работу и далее, конструируя четвертую, пятую оси, но обычно ограничиваются нахождением трех осей. Этого, видимо, вполне достаточно, чтобы выявить наиболее существенные направления варьирования растительности.

Недавно был разработан несколько иной метод построения осей и нахождения координат описаний (Ogloci, 1966). Этот метод в отличие от метода Брея и Кэртиса дает в результате ординацию, оси которой перпендикулярны друг другу. В качестве концов первой оси также выбираются описания, наиболее удаленные друг от друга, т. е. имеющие минимальную величину коэффициента сходства. Проекция какого-либо описания на эту ось определяется тем же способом:

$$X'_{1j} = D_{1j} \cos \alpha_{2j} = \frac{D_{1j}^2 + D_{12}^2 - D_{2j}^2}{2D_{12}},$$

где X'_{1j} – проекция j -того описания на первую ось, т. е. его координата по первой оси, D_{1j} , D_{2j} , и D_{12} , – расстояния между точками 1, 2 и j соответственно, причем точки 1 и 2 выбраны в качестве концов первой оси. После того как найдены координаты всех точек по первой оси, можно найти расстояние каждой точки от этой оси.

$$h_j = (D_{1j}^2 - X_{1j}^2)^{1/2}.$$

Затем находим точку, наиболее удаленную от первой оси, т. е. имеющую h_{\max} . Возьмем ее в качестве конца второй оси и найдем координаты всех описаний по этой оси:

$$X'_{2j} = \frac{u_j^2 + h_{\max}^2 - D_{3j}^2}{2h_{\max}}$$

где $u_j^2 = h_j^2 - (X'_{1j} - X'_{13})^2$, u_j – расстояние от описания j до места пересечения осей. Расстояние какой-либо точки от плоскости, определяемой двумя первыми осями,

$$q_j = (D_{1j}^2 - X_{1j}^2 - X_{2j}^2)^{1/2}.$$

Снова точка, имеющая максимальное расстояние от этой плоскости, выбирается в качестве конца третьей оси. И координата j -ой точки по третьей оси

$$X'_{3j} = q_{\max} - (D_{4j}^2 - (X'_{1j} - X'_{14})^2 - (X'_{2j} - X'_{24})^2)^{1/2}$$

Аналогичным образом можно построить и следующие оси. Расстояние между точками в такой ординации определяется по формуле

$$D_{jh}^2 = d_{1jh}^2 + d_{2jh}^2 + \dots + d_{kjh}^2 + \dots + d_{Njh}^2,$$

где $d_{kjh} = X'_{kj} - X'_{kh}$ т. е. разница координат точек j и h по k -той оси.

Эффективность j -той оси ординации определяется по формуле

$$\frac{\sum_{j, h=1}^n d_{kjh}^2}{\sum_{j, h=1}^n D_{jh}^2},$$

показывающей, какую долю расстояний между точками в ординации дает k -тая ось.

Эта методика, с одной стороны, является более строгой математически, а с другой, – оказывается более эффективной. Большая эффективность этого метода

определяется тем, что при проведении ординации по методике Брея и Кэртиса направление осей не совпадает с направлениями наибольшего варьирования растительности. Крайние (наиболее несходные) описания обычно не лежат в направлении максимальной вариации (Austin a. Orloci, 1966).

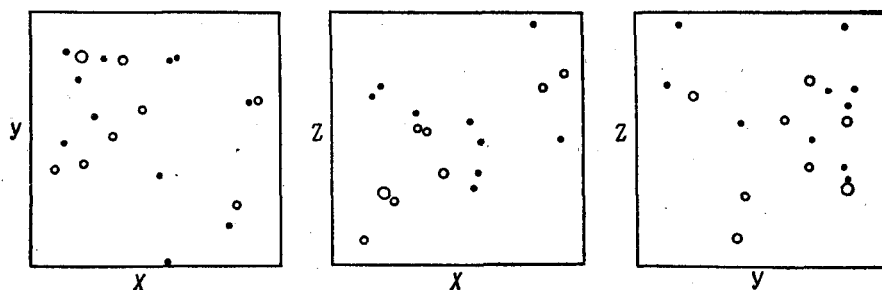


Рис. 33. Распределение *Carya ovata* в трехмерной ординации (по: Bray a. Curtis, 1957).

Размер кружков соответствует величине важности вида.

Однако и этот метод, который Орлоци (Orloci, 1966) называет методом перпендикулярных осей, не является наиболее эффективным. Он показал, что гораздо эффективнее оказывается анализ главных компонент вариации. Этот метод заключается в нахождении k осей, причем первая выбирается так, чтобы она проходила в направлении максимальной вариации через центр системы. Последующие оси должны удовлетворять этому же условию в отношении остаточной вариации.

Орлоци и Остин провели ординации одной совокупности площадок тремя разными методами: 1) методом Брея и Кэртиса, 2) разработанным ими методом перпендикулярных осей и 3) методом анализа главных компонент. Анализ распределения сообществ в каждой из ординации показал, что метод Брея и Кэртиса дает наиболее равномерное расположение сообществ, степень непрерывности растительности оказывается наибольшей. Методом анализа главных компонент типы растительных сообществ выделяются более отчетливо, хотя континуум и в этом случае сохраняется.

Во многих работах, где описания растительности были обработаны таким методом, рассматривается распределение обилии видов в этом трехмерном пространстве. В качестве примера на рис. 33 изображено распределение *Carya ovata* из статьи Брея и Кэртиса. Такие данные подтверждают выводы о характере распределения видов, полученные с помощью одномерных ординации. Распределение каждого вида и в этом случае оказывается специфическим, и точно так же не удастся выделить четко обособленные группы видов.

Брей и Кэртис сделали попытку оценить, насколько хорошо их ординация отражает сходство сообществ. Для этого определялось расстояние между описаниями в трехмерной ординации по формуле

$$D = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2 + (z_1 - z_2)^2},$$

где x_1, y_1, z_1 – координаты первого описания, а x_2, y_2, z_2 – координаты второго описания. Затем вычислялся коэффициент корреляции между этими величинами и величинами сходства сообществ, найденными по формуле $C = \frac{2w}{a+b} \cdot 100 = w$, которые служили основой для проведения ординации. Проведя такую работу, Брей и Кертис нашли, что коэффициент корреляции равен -0.35 . Отрицательная величина корреляции получена в результате того, что в одном случае оценивалось сходство сообществ, а во втором – их различия. Величина коэффициента корреляции в данном случае показывает, насколько

полно учитывается варьирование растительности ординацией по этим трем осям. Очевидно, чем больше осей мы построим, тем выше будет коэффициент корреляции.

Низкое значение коэффициента корреляции показывает, что трех осей оказалось недостаточно, чтобы более или менее полно отразить варьирование данной растительности. Нужно сказать, что эта работа была проведена в лесах со сложным видовым составом, где было много как бореальных, так и широколиственных видов. Аналогичная работа, проведенная в бореальных лесах Канады (Swan a. Dix, 1966), где видовой состав значительно однообразнее и имеется всего лишь восемь древесных видов, дала значительно более высокое значение коэффициента корреляции. Коэффициент корреляции расстояний между сообществами в трехмерной ординации с первичными показателями различий между ними оказался равен +0.78 для ординации по древесным видам и +0.66 – для двухмерной ординации по видам трав и кустарников. В качестве первичного показателя различий бралась следующая величина: $C_{\max} - C_{ik}$, где C_{\max} – максимальная величина коэффициента сходства, найденная в изучаемой серии сообществ, а C_{ik} – коэффициент сходства между сравниваемыми сообществами. Так как Свен и Дайке проводили ординацию (и определение сходства) отдельно по древесным видам и по травянистым с кустарниковыми, они имели возможность найти корреляцию между величинами расстояний в этих двух ординациях. Коэффициент корреляции оказался равен +0.53. Эта величина показывает, насколько тесно связано варьирование в обоих ярусах. Гилберт и Кэртис (Gilbert a. Curtis, 1953) находили корреляцию непосредственно между индексами сходства по древесному и нижним ярусам. Интересно отметить, что если учитывалось лишь присутствие видов, $r=+0.726$, а если принималась во внимание и встречаемость, $r=+0.765$. Как видим, учет встречаемости добавляет мало нового в данном случае. Высокая величина коэффициента корреляции говорит о том, что все ярусы сходно реагируют на изменения среды.

По-видимому, более правильно вычислять для этих целей не коэффициент корреляции, а корреляционное отношение, учитывая, что связь между расстояниями в разных ординациях может быть не прямолинейной.

В литературе нет данных о том, какое количество осей достаточно, чтобы полно отразить варьирование растительности. Гринвуд (Groenewoud, 1965) проводил анализ главных компонент, который более эффективен, чем ординация, и нашел, что для ельников Швейцарии первые две оси дают 64.06% всей вариации, первые три оси – 76.09% и первые пять – 89.06%.

Эта методика трехмерного (а в принципе многомерного) расположения описаний растительности имеет громадное значение для геоботанических исследований. Основные, ее достоинства заключаются не в том, что она дает возможность проследить характер распределения видов, это можно проще сделать по серии одномерных градиентов. Она совершенно не нужна и для изучения характера распределения сообществ в абстрактном «пространстве растительности» (vegetational space; Goodall, 1963b), для чего можно использовать с не меньшим успехом непосредственно величины сходства сообществ или расстояний между ними. Эта методика ценна как серьезный шаг в направлении создания удобного для наших целей эквивалента факторного анализа. Сам факторный анализ был отвергнут Бреем и Кэртисом по следующим причинам: 1) громадный объем вычислений, особенно при большом числе описаний и видов, 2) невозможно во всех случаях использовать коэффициент корреляции r для оценки корреляции между видами или между сообществами, 3) результаты факторного анализа очень трудно интерпретировать. Предложенная методика значительно проще по вычислениям и более наглядна, что облегчает интерпретацию полученных результатов. Последнее обстоятельство очень важно, так

как довольно часто результаты факторного анализа не находят никакого рационального объяснения.

Таким образом, становится ясно, что все рассмотренные методы ординации по существу являются методами анализа взаимозависимости между видами и между видами и факторами среды.

При истолковании результатов той или иной ординации растительности необходимо иметь в виду, с континуумом какого масштаба мы имеем дело. Вначале мы определяли масштаб континуума как отношение числа описаний к исследованной площади (Василевич, 19626). Но так как в разных условиях равные площади могут содержать различное число вариантов растительности (таксономических единиц любого ранга), под масштабом континуума следует понимать отношение числа описаний не к исследованной площади, а к числу вариантов растительности, исследуемых в данном случае (Василевич, 19666). Второе определение масштаба континуума более правильно, но в то же время оно гораздо труднее поддается количественному выражению. Что понимать в данном случае под вариантом растительного покрова? Это должна быть единица достаточно определенная, чтобы избежать субъективизма в определении их числа, и в то же время достаточно узкая, чтобы ее можно было считать элементарной единицей растительности.

Чем больше масштаб континуума, тем большее число таксономических единиц мы можем выявить, тем больше вероятность вскрыть прерывность в растительном покрове (Василевич, 19626; Juhacz Nagy, 1964). При сравнительно мелком масштабе континуума целый ряд таксономических единиц может, не выявиться, так как каждая из них будет представлена в выборке лишь одним-двумя описаниями. Большинство работ, проведенных американскими геоботаниками, было довольно мелкомасштабно. Число описаний, подвергаемых обработке, чаще всего у них было около 100, а исследуемая площадь нередко включала целый штат или даже ряд штатов. Хотя в этих работах рассматривались не все возможные группировки растительности, а лишь определенная часть их, например прерии, леса избыточно увлажненных местообитаний (lowland forests) или леса повышенных местообитаний (upland forests), все же разнообразие растительности в таких рамках очень велико. При таком масштабе исследования трудно обнаружить прерывность, обусловленную существованием более, или менее дискретных растительных ассоциаций, в какой-то мере соответствующих нашим представлениям об объеме этой единицы. Правда, при таком масштабе можно было бы ожидать наличия прерывности, обусловленной существованием более крупных дискретных единиц, соответствующих по рангу формациям. Однако этого не оказалось. По-видимому, дело в том, что обособленность более высоких единиц еще меньше, чем ассоциаций. Растительность не в состоянии создать разрывы между формациями или их группами, но дискретность отдельных ассоциаций более вероятна.

В одной работе, посвященной анализу растительности облесенных болот штата Висконсин (Clausen, 1957), удалось обнаружить довольно четкое деление описаний на две группы с помощью многомерной ординации на основе сходства сообществ. Одну из этих групп образовывали сообщества с доминированием *Larix laricina* и *Picea mariana*, а другую – сообщества с *Abies balsamea* и *Thuja occidentalis*. На наш взгляд, этот случай ясного существования скоплений объясняется значительно большим масштабом континуума, чем во многих других работах. И это определяется в основном не площадью, а тем, что набор вариантов растительности в данном случае был сравнительно небольшим. И нет оснований считать эти результаты артефактом, как делает Гудол (Goodall, 1963b).

Как известно, выделение растительных ассоциаций на лугах – дело очень сложное, так как степень непрерывности растительности здесь очень велика. Л. Г.

Раменский весьма скептически относился к выделению таксономических единиц в этих условиях. Другие исследователи также отмечали наличие многочисленных переходов между луговыми ассоциациями (Regel, 1921; Motyka a. Zawadski, 1953; Раменская, 1958; King, 1962). Однако, проведя очень подробное исследование (50 описаний на площади 4 га), мы смогли выделить более или менее четкие ассоциации (Василевич, 1963в). При более мелком масштабе исследования таких результатов получить бы не удалось.

За последние годы в адрес концепции растительного континуума и методов его изучения был высказан ряд замечаний и возражений. Т. А. Работнов (1963) отметил ряд методических недостатков, свойственных работам Кэртиса и его учеников: 1) при изучении лесных сообществ используются только древесные растения, 2) метод вычисления индекса сходства весьма условен, 3) данные относительного участия менее пригодны для изучения поведения видов. Все эти замечания совершенно справедливы, так как методика анализа растительных континуумов еще далека от совершенства. М. Пур (Poore, 1962) пишет, что методика, используемая при анализе градиентов, может значительно увеличить непрерывность по следующим причинам. 1. Брались слишком большие пробные площади, и очень мало вероятно, что они были полностью однородны. Если в пределах каждой площадки имеется какая-то амплитуда варьирования, они могут перекрываться у соседних площадок, и серия окажется в целом непрерывной. 2. Травы и кустарники, используемые для ординации, зависят в своем распространении от древесных видов. Первое замечание поднимает чрезвычайно важный вопрос, на который до настоящего времени не обращается достаточного внимания. Действительно, как велика амплитуда варьирования в пределах одной пробной площади по сравнению с амплитудой варьирования всего градиента? Этого мы обычно не знаем. За счет усреднения данных в пределах не вполне гомогенных пробных площадей может произойти увеличение непрерывности растительности. Но сейчас трудно сказать, какой отсюда можно найти выход. Просто уменьшить размеры пробных площадей нельзя, так как это приведет к увеличению случайного варьирования данных. Пур также не дает ответа на этот вопрос.

Второе замечание Пура не совсем понятно, так как если между травами и кустарниками, с одной стороны, и древесными породами, – с другой, существует тесная зависимость, непрерывность растительности должна уменьшаться, а не увеличиваться. Он также пишет, что американские работы школы Кэртиса не дают строгих доказательств непрерывности растительности, так как в разных частях градиента концентрация сообществ несколько иная. Но такие данные отнюдь не опровергают концепции континуума, а лишь показывают, что в большинстве случаев мы имеем дело не с абсолютной непрерывностью.

Пур (Poore, 1964) подчеркивает, что в результате воздействия человека на растительность ее непрерывность становится значительно меньше. В то же время Добенмайр (Daubenmire, 1966) отмечает, что непрерывность растительности при этом возрастает, а так как большая часть работ по изучению континуума была проведена на нарушенной растительности, их ценность для познания закономерностей коренной растительности невелика. Противоположность этих точек зрения только кажущаяся. Действительно, мы имеем очень резкие границы между лесом и вырубкой, между лугом и граничащим с ним полем. Но как только прекращается воздействие человека, сразу же начинаются сукцессии, на первых этапах которых возникают группировки, гораздо менее тесно связанные со средой и имеющие менее четко выраженные типы, чем в коренной растительности. Добенмайр (Daubenmire, 1966) посвятил специальную статью опровержению концепции растительного континуума. Но приведенный им материал слишком мал, чтобы на анализе его можно было делать какие-то выводы. Приводимые им доказательства дискретности выделенных ассоциаций не

выдерживают серьезной критики (Vogel, 1966). Его ассоциации отличаются в основном лишь наличием или отсутствием одного доминирующего вида, да и изменения их обилия на границе ассоциаций скорее постепенны, чем резки (Cottam и McIntosh, 1966). Приводимые Добенмайром материалы и методы их обработки значительно субъективнее, чем в критикуемых им работах. Любая критика методов должна быть подтверждена данными, полученными с помощью методик по крайней мере не менее объективных и точных. В противном случае критик оказывает медвежью услугу тем положениям, которые он защищает.

Недавно резкий выпад против концепции континуума сделал Б. А. Быков (1966). Он пишет, что если мы не хотим опуститься до изучения растительности как континуума, мы должны исходить из того, что сообщество – это исторически сложившаяся система с вполне определенными взаимоотношениями, реализующимися в виде консортивных и фитосредных связей. Никаких фактов за или против Б. А. Быков не приводит. А почему, собственно говоря, эта «исторически сложившаяся закономерная система с вполне определенными взаимоотношениями» не должна реагировать постепенными изменениями состава и строения на постепенные изменения среды как в пространстве, так и во времени? Почему «исторически сложившиеся закономерные системы» должны образовывать дискретные классы или типы? До каких высот мы поднимемся, если будем закрывать глаза на существование переходных сообществ между ассоциациями и переходных участков между фитоценозами? На эти вопросы в статье Б. А. Быкова ответов найти нельзя.

В последние годы, по-моему, неправильно стали рассматривать соотношение субординационных и координационных построений в классификации растительности. В работе, посвященной специально этому вопросу, Д. Андерсон (Anderson, 1965) правильно пишет о том, что классификация как метод выделения взаимоисключающих классов объектов и построения их иерархии и ординация как метод расположения объектов по ряду осей основаны на совершенно различном понимании природы растительности. Но далее он пишет, что необходимо найти общую основу, которая может быть принята обеими школами. Но ведь дело не в том, что мы имеем два метода систематизации объектов, каждый из которых имеет свои достоинства и недостатки. Выбор одного из них должен определяться тем, какова природа растительности, насколько велика степень ее непрерывности. Если растительность образует какие-то естественные классы, они могут быть выявлены и сгруппированы в более крупные единицы. Но если непрерывность растительности настолько велика, что никакие естественные классы выделить невозможно, остается единственный путь отразить действительные отношения между объектами – ординация. Ординация или классификация – эта дилемма может быть разрешена лишь после того, как мы будем знать, насколько велика непрерывность растительности. Эта точка зрения высказывается и в недавно вышедшей работе Х. Трасса (1966).

Изучение континуумов растительности часто сопровождается изучением континуумов среды. Такое сопоставление дает важные сведения о характере связи растительности со средой. Экоклины строятся на основе каких-либо факторов среды. Вдоль таких градиентов можно проследивать изменение других факторов, не использованных при построении градиента, и таким образом устанавливать взаимосвязь между факторами.

Гораздо шире применяется исследование поведения факторов среды при изучении ценоклинов. Ценоклины отражают изменения в композиции растительности, и проследивание изменений факторов в связи с этим может дать очень много для познания закономерностей растительности. Для каждого из отрезков ценоклина мы можем вычислить среднее значение того или иного признака среды, а затем составить

график изменения этих признаков вдоль градиента. Проведенные такого рода работы показали, что вдоль ценоклина происходят плавные изменения факторов среды и континуум растительности отражает континуум местообитаний.

При проведении многомерной ординации по методике Брея и Кэртиса можно для определения сходства сообществ и их положения на осях использовать не обилия видов, а признаки среды. Так, например, Монк (Monk, 1965) взял данные по влажности почвы, содержанию в ней Ca, Mg, K и P для проведения ординации. Он считает, что этот способ проведения ординации более удобен для изучения распределения видов, так как мы избегаем порочного круга. Перед вычислением сходства сообществ данные по среде были преобразованы в относительные величины в процентах от максимального значения. Затем вычисление коэффициентов сходства проводилось по формуле $C = \frac{2w}{a+b}$, где w – наименьшее значение признака в двух сравниваемых сообществах.

Сравнение ординации, проведенных по факторам среды и по признакам растительности, показало, что между этими двумя ординациями имеется заметное соответствие, причем оси фитосоциологической ординации являются диагоналями ординации по факторам среды (Loucks, 1962). Это показывает, что изменения растительности во многом определяются изменениями среды, и в то же самое время изменения растительности связаны не с каким-то одним фактором среды, а с целым их комплексом.

Недавно Гиттинс (Gittins, 1965b) предложил, кроме ординации сообществ на основе их сходства, проводить и ординацию видов. Для этого прежде всего необходимо определить сходство между видами. Гиттинс использует для этой цели те же данные, что и для вычисления сходства сообществ, а именно встречаемость видов. При вычислении сходства сообществ сравниваются два столбца сводного списка, соответствующих двум описаниям, а при вычислениях сходства между видами сравниваются две строки сводного списка, соответствующие двум видам. Сходство между видами здесь понимается не как морфологическое систематическое сходство, а как сходство их экологии. Сходство экологии оценивается на основе характера распределения видов по исследуемой площади. Для вычисления коэффициента сходства между видами использовалась та же формула $C = \frac{2w}{a+b}$, где w – сумма наименьших величин встречаемости для этих двух видов в каждой площади, a и b – суммы встречаемостей для сравниваемых видов по всем пробным площадям. Нужно сказать, что этот метод оценки сходства видов, а точнее, сходства экологии видов, не совсем удачен. C близкое к 1 (или 100%) можно получить только для видов, суммы встречаемостей которых примерно равны. При сравнении каждого вида с каждым такая ситуация будет возникать не часто. Вероятно, будет более правильно использовать для целей ординации видов коэффициенты сопряженности между ними. Именно так поступил Э. Билс (Beals, 1965). В качестве меры сопряженности он взял величину χ^2 , полученную в результате анализа таблиц 2×2 . Для того чтобы превратить χ^2 в меру расстояния между видами, Билс извлекал квадратный корень из значений χ^2 , а затем вычитал эти величины из максимальной в данной выборке. Максимальное значение χ^2 было равно 24.81. Округлив квадратный корень из этого числа до 5, он пользовался следующей формулой:

$$D = 5 - \sqrt{\chi^2},$$

причем перед корнем ставился знак, соответствующий знаку сопряженности (плюс или минус).

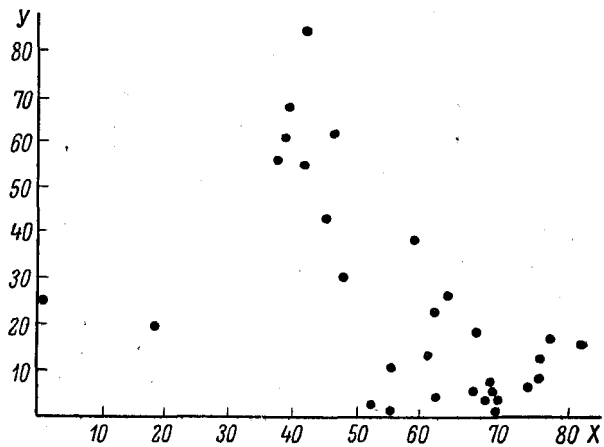


Рис. 34. Прямая ординация видов (по: Gittins,

Рис. 34. Прямая ординация видов (по: Gittins, 1965в).

После вычисления коэффициентов сходства между видами Гиттинс провел ординацию этих видов по двум осям, используя обычную методику.

Результаты ординации показаны на рис. 34. Расположение точек в этой двухмерной ординации показывает, что большинство видов располагается вблизи главной диагонали (идущей из левого верхнего угла в нижний правый). В нижней части диагонали располагаются кальцифильные виды, в левой части – эвтрофные. Связь между видами в общем непрерывная, и имеется лишь одна дискретная группа, составленная *Phleum bertolonii* и *Dactylis glomerata*. Можно согласиться с выводом Гиттинса, что этот метод дает большую информацию о взаимоотношениях видов, чем метод показа поведения видов при ординации сообществ. Результаты, полученные Гиттинсом, еще раз подтверждают, что в природе, как правило, отсутствуют хорошо изолированные экологические группы видов.

Параллельно Гиттинс проводил и ординацию сообществ. Результаты обеих ординации оказались довольно сходными (рис. 34, 35). Направления вариации в обоих случаях одинаковы. Интересно и то, что характер распределения точек в двухмерных ординациях в обоих случаях примерно одинаков. Здесь мы имеем относительно равномерное распределение точек в определенной части плоскости. При ординации площади имеется лишь одна хорошо изолированная группа из двух площадок, а при ординации видов два из них образуют обособленную группу.

Следует отметить, что результаты, полученные Гиттинсом, очень близки к нашим результатам (Василевич, 1963в). В работе Гиттинса два описания, образующих дискретную группу, представляют растительность на месте загона для скота. В нашей работе одно хорошо изолированное от всех остальных описание представляет сообщество с доминированием *Anthriscus silvestris*, появившееся на месте, где стояли стога сена. Мы видим: в обоих случаях появление дискретных групп сообществ связано с воздействием человека, что подтверждает точку зрения Пура (Poore, 1964).

В области количественной оценки степени непрерывности растительности сделано пока довольно мало. Разработка таких показателей наталкивается на объективные трудности, связанные с многомерностью варьирования растительности. Этими вопросами занимался Р. Виттекер (Whittaker, 1960), который предложил следующую методику: изменение растительности вдоль какого-либо градиента среды оценивается с помощью уравнения $y=ab^x$, где y – коэффициент сходства сообществ, x – номер интервала вдоль градиента, сходство растительности которого с началом градиента определяется величиной y , a – сходство для начала градиента, b – константа,

величина которой определяет скорость изменения растительности вдоль градиента. Можно определить расстояние, выраженное в числе классовых интервалов, на котором величина сходства сообществ уменьшается в два раза:

$$\beta = \frac{\log a - \log z}{\log z}, \quad z = a2^{-\beta},$$

где β – число интервалов в градиенте, на которых величина сходства уменьшается в два раза, z – сходство насаждений в крайних отрезках градиента.

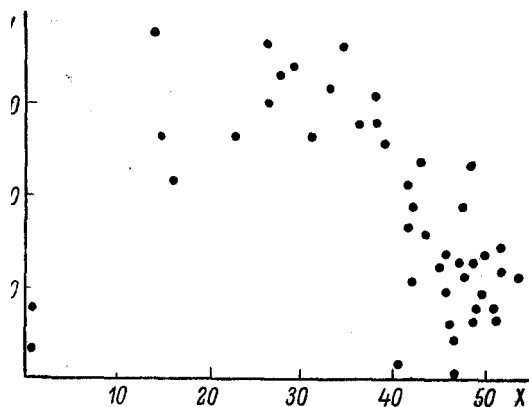


Рис. 35. Двумерная ординация сообществ (по: Gittins, 1965a).

Изучив таким методом изменения растительности вдоль целого ряда градиентов среды, Виттекер смог сделать ряд интересных выводов: 1) изменения в строении растительности вдоль градиента влажности происходят быстрее в травянистом ярусе, медленнее – в кустарниковом и еще медленнее – в древесном ярусе; 2) на разных горных породах изменения вдоль градиента влажности происходят с разной скоростью, она выше на серпентинах, чем на диоритах; 3) с увеличением высоты над уровнем моря скорость изменений вдоль градиентов падает. Виттекер делает из всего этого совершенно правильный вывод, что скорость изменений вдоль градиента или степень дифференциации его определяется экологической емкостью градиента. Следовательно, эту методику мы можем использовать для оценки экологической емкости того или иного набора местообитаний, что будет служить важной экологической характеристикой района.

Следует подчеркнуть, что любую ординацию можно проводить не только на уровне Сообществ, но и на уровне таксономических единиц любого ранга. Так, например, в саваннах Нигерии Рамзай и де Лёв (Ramsay a. de Leeuw, 1965) выделили 26 типов сообществ, которые они и подвергли ординации. Положение каждого типа сообществ в системе координат было определено с помощью метода Брея и Кэртиса (Braу a. Curtis, 1957). После проведения ординации было выделено пять групп типов сообществ. Оказалось, что группы значительно теснее связаны между собой, чем отдельные типы сообществ друг с другом. Значит, группы значительно хуже отчленены друг от друга по сравнению с типами сообществ. Это подтверждает выдвинутое нами выше положение, что степень дискретности ниже у более высоких таксономических единиц растительности.

ГЛАВА XI

АНАЛИЗ ГРАНИЦ ФИТОЦЕНОЗОВ

Вопрос о том, расчленен ли растительный покров какого-либо участка или района на ясно выраженные однородные площади, которые мы обычно называем фитоценозами, имеет чрезвычайно большое значение. Геоботаники, которые не разделяют концепцию растительного континуума, исходят из того, что варьирование растительности в пределах таких однородных площадей незначительно по сравнению с общим варьированием растительности в данном районе. К тому же они считают, что переходная полоса между фитоценозами невелика по отношению к их площади, и ее в большинстве случаев можно не принимать во внимание. Сторонники континуума, напротив, отрицают наличие сколько-нибудь резких границ между фитоценозами, подчеркивают непрерывный характер варьирования растительности.

По-видимому, обе точки зрения в крайнем выражении неправильно оценивают реальное состояние растительности. Но к большому сожалению, эта проблема довольно редко была предметом объективных количественных исследований. До сих пор мы не имеем достаточно данных, чтобы судить о том, какие переходы между фитоценозами наиболее часто встречаются в растительном покрове. Не имеем мы и достаточно разработанной методики. И уж совершенно неясным является вопрос о том, насколько велико варьирование растительности в пределах фитоценоза по сравнению с общим варьированием растительности. Отчасти это объясняется тем, что хотя понятие фитоценоза как участка однородной растительности является центральным во многих теоретических построениях, при практической работе часто обходятся без выделения фитоценозов.

Если мы поставим перед собой задачу разделить растительность какого-либо конкретного участка на ряд однородных участков, соответствующих фитоценозам, эта задача во многом аналогична делению совокупности площадок (описаний) на таксономические единицы. Для деления участка на фитоценозы, видимо, более информативной, хотя и не всегда, будет регулярная выборка. Описав серию площадок, мы, как и в случае выделения ассоциаций, должны будем разделить ее таким образом, чтобы в пределах выделенных групп площадки оказались наиболее сходными и чтобы различия между группами были как можно большими. Но при выделении фитоценозов необходимо учитывать и пространственное расположение площадок, так как сходные площадки должны образовывать один или несколько определенных на местности контуров, а не перемешиваться беспорядочно. Очевидно, размер выборки, используемой для описания участка, и величина площадок будут оказывать влияние на получаемые результаты. Чем мельче будут площадки, тем более разнообразными они будут и тем меньше вероятность, что они будут образовывать ясно очерченные на местности контуры. Среди таких площадок будут попадаться фрагменты других фитоценозов, различные микрогруппировки и т. п. Казалось бы, выгоднее брать большие площадки. Но они уже могут быть неоднородны в себе, и на границе между двумя контурами они могут исказить характер перехода.

В случае комплекса фитоценозов задача несколько усложняется. Но здесь необходимо разделить две разные задачи: выделение элементов комплекса и выделение комплексов. В первом случае любая площадка должна находиться в пределах одного элемента комплекса и в результате группы сходных площадок будут соответствовать ценозам, образующим комплексы. Во втором случае площадки должны быть значительно больше, чтобы включать все элементы комплекса. Группы сходных площадок при этом будут соответствовать участкам, занятым комплексом определенного типа.

Вряд ли будет правильным рассматривать границу между двумя соседними фитоценозами как линию. Обычно имеется более или менее широкая полоса, где растительность меняется гораздо быстрее, чем в центральных частях фитоценоза. В связи с этим нужно учитывать, что переходная полоса выявится лишь в том случае, когда выборка достаточно подробна, для того чтобы ряд площадок попал на переходную полосу.

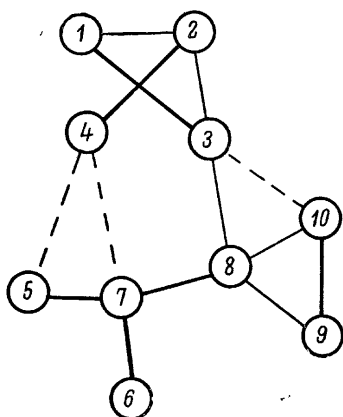


Рис. 36. Схема взаимосвязей площадок на трансекте № 3.

Жирными линиями соединены площадки, имеющие различия не более 4 ед., сплошными тонкими – от 4 до 4.5 ед., прерывистыми – от 4.5 до 5 ед.

Как уже говорилось, работ, посвященных количественному анализу границ фитоценозов, чрезвычайно мало. Бешел и Веббер (Beschel a. Webber, 1962), анализируя трансекту, заложенную в заболоченном лесу из *Larix laricina* и *Thuja occidentalis* от края озера к суходолу, вычисляли коэффициент корреляции между каждой парой соседних площадок. Они нашли, что все соседние площадки значительно коррелируют друг с другом. Не было найдено таких мест на трансекте, где коэффициенты корреляции менялись бы очень сильно, а это не дает оснований для проведения каких-то границ.

Т. Трацик (Traczyk, 1960) исследовал границы между рядом лесных сообществ с помощью примыкающих друг к другу площадок по 25 м². Вычисляя сходство по формуле Жаккара для всех пар площадок, Трацик использовал диаграммы Чекановского для проведения границы между сообществами.

Я. Фалински (Falinski, 1962) изучал сезонные сдвиги в границах между фитоценозами. Он оценивал сходство между соседними площадками на основе флористического состава.

Такая методика пригодна для изучения резких границ, но там, где изменения растительности довольно постепенны, гораздо правильнее оценивать сходство каждой площадки с каждой и лишь после этого искать границу.

Исследовать границы между фитоценозами можно и с помощью трансект, проложенных так, чтобы захватить значительные части обоих контактирующих фитоценозов. Слишком короткая трансекта, большая часть которой будет лежать в переходной полосе, не даст возможности выявить границу.

Измерив расстояние в многомерном пространстве от каждой площадки до всех остальных, мы должны разделить эти площадки на группы таким образом, чтобы среднее расстояние между площадками, отнесенными к одной группе, было минимальным, а среднее расстояние между площадками разных групп – максимальным. Когда трансекта состоит из *n* площадок, границу между фитоценозами

можно провести после первой площадки, второй, третьей и т. д., всего $n-1$ способами. Мы будем, выбирать тот способ, который удовлетворяет вышеприведенному критерию.

Рассмотрим конкретный пример. В горах Чингизтау (Семипалатинская обл., в 60 км к северо-западу от г. Аягуз) была заложена трансекта по склону небольшой сопки южной экспозиции. Она начинается в холоднопопынно-типчаковом сообществе, занимающем вершину и верхнюю часть склона сопки, а заканчивается в разнотравном красноковыльнике у подножия сопки. Вдоль трансекты через 2.5 м закладывались площадки в 1 м^2 , на которых отмечалось покрытие каждого вида. Всего было заложено 10 площадок. Величины квадратов расстояний между всеми парами площадок приведены в табл. 52. Для предварительной ориентировки в материале, чтобы не проверять все возможные способы деления, составим схему взаимосвязей этих площадок (рис. 36). Из схемы рис. 36 видно, что данная серия площадок распадается на две группы, хотя степень изолированности их не очень высокая. Если судить по схеме, то правильнее всего провести границу фитоценозов между четвертой и пятой площадками. Но в схеме учтены не все величины расстояний, и поэтому следует, используя все данные табл. 52, проверить, какое положение границы даст более четкое деление на группы.

Таблица 52 Квадраты расстояний между площадками (меры их различий), полученные с помощью шкалы $A1/2$ (корень квадратный из покрытия)

2	3	4	5	6	7	8	9	10	
17.77	10.11	25.55	32.44	46.78	32.73	30.55	39.93	33.22	1
	16.14	11.00	32.39	41.81	26.38	29.93	37.72	31.91	2
		26.66	27.49	46.92	25.94	18.54	32.26	23.97	3
			21.77	30.02	21.32	34.40	34.80	33.63	4
				27.93	14.93	35.49	39.45	41.68	5
					14.46	31.22	28.90	43.10	6
						13.13	25.68	29.07	7
							18.01	18.10	8
								6.07	9

Данные табл. 53 показывают, что с увеличением объема группы среднее расстояние между площадками внутри группы увеличивается. Это вполне понятно, так как каждая площадка добавляет что-то новое и общее варьирование группы возрастает. Иначе ведет себя среднее расстояние между членами разных групп. Оно сначала возрастает, но достигает максимума при проведении границы между пятой и шестой площадками, а затем снова падает. Эту границу мы и будем считать окончательной, так как она дает максимальную дискретность выделенных групп.

Таблица 53 Средние квадраты расстояний внутри групп и между группами при различном делении на группы

Группы площадок	Средний квадрат расстояния в первой группе	Средний квадрат расстояния во второй группе	Средний квадрат расстояния между группами	Общий средний квадрат расстояния
1-3, 4-10	14.67	26.86	28.14	28.03
1-4, 5-10	17.90	25.80	31.90	
1-5, 6-10	22.13	22.77	32.49	
1-6, 7-10	27.65	16.68	30.68	

Остается выяснить, насколько существенна граница, действительно ли на этом рубеже меняется характер растительности и выделенные нами группы площадок представляют две различные совокупности, два фитоценоза. При двух группах это

можно сделать с помощью критерия t . Мы будем сравнивать расстояние между средними обеих групп с варьированием внутри групп. Дисперсии групп и расстояние между их центрами находим по формулам, приведенным в гл. IX.

Дисперсии первой и второй групп соответственно равны 11.65 и 11.38, а расстояние между центрами равно 3.08. Найдем ошибки средних и вычислим t . В этом случае $t=1.44$, что значительно ниже значения t для 5%-го доверительного уровня. Следовательно, у нас нет доказательств, что эти две группы существенно отличаются друг от друга. Хотя на протяжении трансекты происходят заметные изменения растительности, характер изменений оказывается довольно плавным.

При контакте фитоценозов, довольно сильно отличающихся и по экологии основных видов, и по условиям среды, в переходной полосе, где и условия среды являются промежуточными, появляются виды, не свойственные ни одному из граничащих фитоценозов. Впервые на это обратил внимание А. А. Ниценко (1948). В таких случаях в переходной полосе имеется как бы сжатый до предела экологический ряд сообществ, в системе эколого-фитоценологических рядов находящихся между ассоциациями, к которым относятся граничащие сообщества. Такие пограничные фрагменты представляют большой интерес, так как их анализ поможет построению систем эколого-фитоценологических рядов как для отдельных небольших районов, так и для подзон, провинций и т. п.

Рассмотрим другой пример границы. Трансекта, аналогичная предыдущей, заложена также в горах Чингизтау. Она проходит поперек склона сопки юго-восточной экспозиции и захватывает ряд выпуклых и вогнутых участков склона в средней его части. На выпуклых участках склона встречаются ломкоколосниково-холоднопопынные (*Psathyrostachys juncea*–*Artemisia frigida*) или типчаково-холоднопопынные (*Festuca sulcata*–*Artemisia frigida*) сообщества. Вогнутые части склона обычно заняты морковниково-красноковыльными (*Peucedanum morisonii*–*Stipa rubens*) сообществами. В переходных полосах часто обилён *Stipa lessingiana*. Границы между сообществами на глаз довольно резкие. Схема взаимосвязей площадок этой трансекты показана на рис. 37. Из схемы рис. 37 видно, что имеется компактная группа площадок, довольно четко отделенная от другой, гораздо более диффузной группы. Но каждая из этих групп представляет собой не отдельные фитоценозы, а ряд участков (фитоценозов), относящихся к одной ассоциации. Так, верхняя группа содержит площадки с 1 по 7 и с 18 по 20, а вторая – с 8 по 17 и с 21 по 27. Проверяем дискретность этих групп: $\sigma_1^2=20.29$, $\sigma_{II}^2=12.58$ и расстояние между центрами составляет 6.19 ед. Используя эти данные, находим $t=3.73$, что значительно превышает даже 1%-й доверительный уровень при числе степеней свободы, равном 25. Но разделить далее первую группу на две подгруппы, площадки 1–5 и 6–7, 18–20 не удастся. В этом случае t равно всего лишь 0.95.

Интересно теперь выяснить, каким образом раскладывается общее варьирование этой трансекты на следующие компоненты: варьирование растительности в пределах отдельных фитоценозов, варьирование между фитоценозами одной ассоциации, варьирование между ассоциациями. Для этой цели мы используем обычный однофакторный дисперсионный анализ. Некоторые различия возникают лишь в ходе вычислений в связи с тем, что мы будем вычислять дисперсию и ее компоненты по расстояниям между объектами.

В трансекте № 7 (рис. 37) всего было описано 27 площадок. Они разбились на две группы, соответствующие двум ассоциациям. Каждая из этих ассоциаций представлена на трансекте двумя фитоценозами. По данным квадратов расстояний между каждой парой площадок мы находим, что общая сумма квадратов расстояний равна 17348.61. Отсюда средний квадрат расстояния между площадками (их сходство в многомерной

системе координат) $17348.61/351=49.426$. Как мы показали ранее (гл. IX), средний квадрат расстояния между объектами равен удвоенной дисперсии, т. е. удвоенному среднему квадрату расстояния объектов от центра. Следовательно, общая дисперсия 27 площадок трансекты равна 24.713. Теперь, зная дисперсию, найдем сумму квадратов отклонений этих площадок от их общего центра. В данном случае умножим 24.713 на число степеней свободы, равное 26 (27–1). Получим 642.538. Эту сумму квадратов нам и нужно разложить на составляющие ее компоненты.

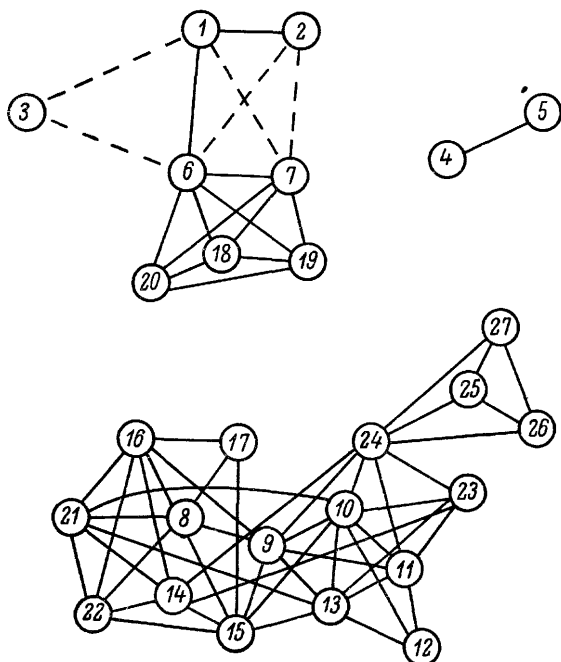


Рис. 37. Схема взаимосвязей площадок на трансекте № 7.

Сплошными линиями соединены площадки, имеющие различия не более 5 ед., прерывистыми – от 5 до 5.5 ед.

Прежде всего найдем средний квадрат отклонения площадок от центра своих групп (дисперсии внутри групп). Для этого найдем аналогичным путем дисперсии отдельных групп, используя квадраты расстояний между членами групп. Затем найдем общую дисперсию для этих групп, помножив каждую на соответствующее число степеней свободы (в данном случае 9 и 16) и разделив на сумму числа степеней свободы. Эта дисперсия равна 15.355 и сумма квадратов 383.881 соответственно.

Теперь остается найти сумму квадратов отклонений двух групповых средних от общей средней. Для этого расстояние между центрами групп, найденное выше и равное 6.19 ед., разделим на 27 частей и результат умножим на 10 и 17 соответственно. Общий центр отстоит от центра первой группы на 3.89, а от центра второй группы на 2.29 ед. Отсюда сумма квадратов между ними, а также и дисперсия, так как в этом случае мы имеем лишь одну степень свободы, равна 20.374. Для того чтобы получить отсюда оценку среднего квадрата отклонения, аналогичную предыдущим, нужно эту величину умножить на число наблюдений в группе. Так как число площадок в группах у нас не равное, то эту дисперсию мы умножим на величину n_0 (Снедекор, 1961):

$$n_0 = \frac{1}{a-1} \left(n - \frac{\sum n_i^2}{n} \right),$$

где a – число групп, n – общее число наблюдений, а n_i – число наблюдений в группах. В нашем случае получаем $n_0=12.6$. Отсюда средний квадрат для групповых средних равен 256.661.

Сведем эти данные в таблицу (табл. 54).

Таблица 54 Дисперсионный анализ варьирования растительности (варьирование между ассоциациями)

Источник варьирования	Число степеней свободы	Средний квадрат	Сумма квадратов
Общее	26	24.713	642.720
Средние ассоциаций	1	256.66	256.661
Внутри ассоциаций	25	15.335	383.881

В последнем столбце табл. 54 сумма двух нижних чисел должна быть равна верхнему. В действительности имеется разница около 2. Она возникла за счет округления при вычислениях. Используем отношение дисперсий F , чтобы показать, что данная серия площадок действительно состоит из двух различных групп и что различия между средними нельзя приписать случайному варьированию в пределах одной однородной совокупности:

$$F = \frac{256.66}{15.34} = 16.73,$$

что значительно превышает 1%-й доверительный уровень. Следовательно, различия в варьировании между и внутри ассоциаций мы должны считать очень существенными. Это согласуется с результатами, полученными выше другим методом ($t=3.73$).

Для двух групп не обязательно использовать дисперсионный анализ, критерий t в этом случае более прост для вычисления. Но дисперсионный анализ неизбежен, когда число групп больше двух.

Проведем более детальный анализ той же трансекты. Разделим площадки на четыре группы, соответствующие фитоценозам, и посмотрим, каким образом теперь разложится дисперсия. Соответствующие числовые данные приведены в табл. 55. В данном случае мы не вычисляли прямо сумму квадратов отклонений для средних групп, а находили ее вычитанием суммы квадратов для внутригруппового варьирования из общей суммы квадратов. В этом случае $F=100.58/14.82=6.89$, что также превышает 1%-й доверительный уровень. И мы можем с уверенностью утверждать, что варьирование внутри фитоценозов в этом случае значительно меньше варьирования между средними фитоценозами. Объективность существования (реальность) фитоценозов в данном случае не вызывает сомнения.

Таблица 55 Дисперсионный анализ варьирования растительности (варьирование между фитоценозами)

Источник варьирования	Число степеней свободы	Средний квадрат	Сумма квадратов
Общее	26	24.72	642.72
Внутри ценозов	23	14.82	340.97
Между средними групп	3	100.58	301.75

Остается выяснить последний вопрос, существенно ли выше варьирование между фитоценозами одной ассоциации варьирования внутри фитоценозов. Для этой цели тем же способом, как и предыдущие таблицы, составим табл. 56. Новой в ней является лишь третья строка, данные которой мы получаем из квадратов расстояний между площадками, относящимися к разным фитоценозам одной ассоциации. $F=22.54/14.82=1.52$, что ниже 5%-го доверительного уровня, и мы можем считать, что средние фитоценозов одной ассоциации друг от друга существенно не отличаются.

Таблица 56 Дисперсионный анализ варьирования растительности (варьирование между фитоценозами одной ассоциации и между ассоциациями)

Источник варьирования	Число степеней свободы	Средний квадрат	Сумма квадратов
Общее	26	24.72	642.72
Средние ассоциаций	1	256.66	256.66
Средние фитоценозов одной ассоциации	2	22.54	45.09
Внутри ценозов	23	14.82	340.97

Подведя итог всему анализу трансекты, мы можем сказать, что ее варьирование распадается на два основных компонента: варьирование между средними ассоциаций и варьирование внутри ценозов, причем последний компонент составляет около 50% от общей суммы квадратов, и его никак нельзя сбрасывать со счета. Варьирование между фитоценозами одной ассоциации в данном случае невелико, но читатель не должен делать отсюда поспешных выводов об отсутствии таксономического континуума. Здесь рассматривалось лишь по два фитоценоза каждой ассоциации, лежащих на местности очень близко друг от друга. Эти данные еще ничего не говорят о том, как резко различаются две ассоциации в целом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

После того как мы рассмотрели методы количественной обработки геоботанических материалов и результаты, которые были получены с их помощью, целесообразно наметить перспективы дальнейшего более широкого внедрения математических методов в науку о растительных сообществах. Этот процесс не должен заключаться лишь в выборе и соответствующей подгонке методов, уже созданных в математике. Существенный прогресс может быть достигнут лишь тогда, когда мы начнем математизировать саму теорию растительного покрова, когда сама формулировка проблем потребует математического подхода к их решению. Скольконибудь последовательное применение математики должно базироваться на глубоких исследованиях математических свойств растительных сообществ и других объектов, с которыми нам придется иметь дело.

Вполне вероятно, что когда-нибудь будет создана наука, которая будет называться математической фитоценологией; скорее это будет единая математическая биоценология, она с достаточной полнотой будет рассматривать количественные аспекты всех сторон сообществ. И основная задача в этом направлении лежит сейчас не столько в разработке новых методов анализа, хотя и здесь необходимо сделать еще очень многое, сколько в разработке геоботанической теории, поддающейся строгой математической формализации. Прежде всего нужна система понятий, достаточно полная и логически непротиворечивая, опираясь на которую, можно будет строить широкую систему гипотез.

В идеале необходимо просмотреть весь арсенал современной математики и отобрать те теории, те разделы ее, которые помогут нам наиболее полно и в то же время наиболее просто описать растительные сообщества. В настоящее время сообщества рассматриваются обычно как векторы. Каждый вид соответствует одному компоненту вектора, а значит, место вида в сообществе определяется лишь одним числом. Если окажется, что этого недостаточно с практической точки зрения при решении ряда задач, с теоретических позиций недостаточность такого подхода ясна и сейчас, необходимым будет переход к тензорному анализу, когда уже каждый вид будет описываться набором чисел (скажем, покрытие, вес, интенсивность обмена и т. п.), а все сообщество будет записываться в виде матрицы. Принципиальных трудностей здесь нет, но работа сильно усложняется из-за возрастания объема вычислений.

Широкое применение математики требует глубокого анализа сути тех математических операций, которые мы совершаем над растительными сообществами. Что значит сложить два фитоценоза? Фактически мы совершаем эту операцию при определении расстояния между фитоценозами в многомерном пространстве, при нахождении центра тяжести системы фитоценозов и т. п. Однако до сих пор нет формально математического определения этих операций. Нужна ли здесь какая-то особая алгебра или достаточно внести некоторые коррективы в уже существующие, сказать пока трудно. Надо учитывать, что большинство признаков сообществ выражается в единицах, отнесенных к площади, что относительные показатели чаще имеют больший смысл, чем абсолютные.

В связи с этим встает вопрос и об единицах измерения. Вряд ли наилучшей мерой площади фитоценоза является квадратный метр, ведь разные виды имеют очень разные размеры. Для сообществ *Sphagnum fuscum* 1 м², по-видимому, уже большая площадь, в то время как для сообщества с *Quercus robur* она крайне мала. Вряд ли наилучшей мерой времени для всех фитоценозов будет один год, так как *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* могут жить 200–300 лет, а *Eremopyrum triticeum* однолетник. Устойчивость и климаксовость сообществ мы измеряем мерой, которая имеет очень разный смысл в

разных сообществах. Вряд ли наилучшей мерой роли вида в сообществе является его вес: интенсивность обмена может варьировать у разных видов в очень широких пределах, одна и та же масса у разных видов будет соответствовать разному числу особей, разным возможностям расселения.

Сейчас широко используются различные индексы «фитоценотической значимости вида», получаемые в результате сложения и умножения таких показателей, как встречаемость, покрытие, масса и т. п. Некоторые считают, что такие манипуляции совершенно недопустимы, но здесь как раз очень ясно видно отсутствие количественной теории фитоценоза, так как без нее нельзя показать, почему нельзя складывать покрытие с весом или умножать встречаемость на вес. Если их рассматривать как отдельные числа, то почему бы этого и не делать, ведь математика позволяет умножать и складывать любые числа. Но если их рассматривать как элементы общей системы признаков растительности, некоторые операции окажутся недопустимыми, так как алгебра фитоценозов будет накладывать свои ограничения.

Уже сейчас становится ясным, что серьезные успехи в области количественной геоботаники невозможны без разработки количественной экологии растений. Для анализа структуры сообществ, для прогнозирования их изменений необходимо знать, как связаны с условиями среды отдельные виды, как они изменяют среду и как реагируют на ее изменения. Для геоботаника более важно оценить реакцию вида в изменениях его продуктивности, способности к возобновлению, чем получить характеристику физиологических процессов в каких-то одних условиях. Для многих целей вполне достаточно рассматривать лишь реакцию видов (популяций) на изменение условий среды, не вдаваясь в физиологию организмов.

Какие же задачи являются первоочередными для количественной экологии растений?

1. Определение экологической амплитуды видов, т. е. того диапазона условий среды, в которых вид встречается. Эта задача может быть решена с помощью параллельного изучения среды и растительности, причем для выявления амплитуды вида необходимо изучать среду и в тех местах, где вид не встречается. Только такая методика дает возможность оценить, с какими особенностями среды связан вид. Кроме того, необходимо учитывать, что в пределах своей экологической амплитуды вид встречается обычно не на каждом участке. В связи с этим мы получим искаженные результаты, если будем сравнивать условия среды на площадках, где вид найден и где он не найден. Правильнее сравнивать встречаемость или обилие вида в классах площадок с разными градациями факторов среды.

2. Оценка реакции вида на изменение факторов среды в пределах экологической амплитуды, оценка экологического и фитоценотического оптимума. Вполне вероятно, что ближе к центру амплитуды вид менее чутко реагирует на изменения факторов среды. Интересно также выяснить, во всех ли случаях реакция вида на изменения среды будет непрерывной, не будут ли при некоторых значениях факторов среды обилие вида или какие-то другие характеристики популяции меняться скачком.

3. Оценка наименьших изменений факторов среды, на которые реагирует вид. Вполне вероятно, что какие-то изменения в среде будут безразличны для популяции в целом. Знание ранга таких изменений дает нам обоснованную оценку того, с какой подробностью нужно изучать среду.

4. Определенным синтезом этих задач является проблема фитоиндикации, т. е. вероятностного прогноза условий среды по состоянию растительности. Хотя работы по фитоиндикации ведутся сейчас довольно широким фронтом, особенно в аридных

областях, количественный подход здесь почти не применяется (Викторов и др., 1962; Виноградов, 1964).

Широкая работа по изучению экологических амплитуд видов проводилась Л. Г. Раменским и его учениками в 20–30-е годы. Результаты ее опубликованы в виде широко известных экологических шкал видов (Раменский и др., 1956). Ряд исследований, проведенных с помощью этих шкал, показал, что они могут служить хорошей основой при изучении растительных сообществ. Но необходимо строить эти шкалы по большому числу факторов, создавать региональные шкалы для зон и областей, связывать их, с конкретными величинами факторов среды. К сожалению, такая работа у нас в стране сейчас нигде не ведется.

Пожалуй, самой основной проблемой, удовлетворительное решение которой невозможно без количественного статистического подхода, является проблема фитоценоза. Здесь важно прежде всего различать две стороны: фитоценоз как совокупность растений, находящихся во взаимодействии друг с другом, и фитоценоз как однородный контур растительности. По существу здесь мы одним термином обозначаем два разных явления, которые довольно часто не совпадают и требуют различных методов изучения.

При исследовании фитоценоза как однородного контура растительности перед нами прежде всего встает задача изучения варьирования растительности в пределах большого участка, который может включать целый ряд фитоценозов, но должен иметь резкие границы с соседними контурами, благодаря чему варьирование растительности в его пределах значительно меньше, чем варьирование между контурами. Такой контур с резкими границами мы должны исследовать с помощью регулярной выборки, что даст возможность связать варьирование растительности с расположением участков в пространстве. Путем анализа варьирования мы сможем выделить однородные участки, оценить степень непрерывности между ними, установить различные формы однородности. Такое исследование будет более плодотворным, если оно будет сопровождаться изучением варьирования факторов среды, что даст возможность связать варьирование растительности с варьированием местообитания, оценить, насколько совпадают границы однородных участков растительности с границами однородных экотопов, в какой мере растительность связана со средой и в какой независима от нее.

В настоящее время геоботаники предпочитают искать соответствие между растительностью и средой. Но правильное решение этого вопроса должно включать поиск и соответствия, и несоответствия. Только такой подход даст возможность оценить роль среды в существовании растительности.

Состояние растительности на любом участке земной поверхности определяется следующими группами факторов:

факторами среды, понимаемыми здесь максимально широко, включающими как абиотические, так и биотические факторы;

историческими факторами, представляющими по существу последствие экологических факторов;

взаимоотношениями между растениями как межвидовыми, так и внутривидовыми;

случайными факторами.

Последняя группа факторов, по-видимому, наименее ясна для геоботаников, так как роли случайностей в определении состояния растительности до сих пор уделяется довольно мало внимания. Математики определяют случайное событие как такое событие, которое может произойти или не произойти. В связи с этим под случайными

факторами, действующими на растительность, мы понимаем такие факторы (или их величины), которые могут встретиться, а могут и не встретиться на данном участке, т. е. их появление носит вероятностный, однозначно не предсказуемый характер. Так, например, для какого-либо участка ельника-черничника, находящегося в Костромской области, совершенно закономерным будет наличие подзолистой почвы, но в то же время мощность гумусового и подзолистого горизонтов будет различной как в разных частях этого участка, так и на разных участках ельника-черничника.

В общем случае мы можем предложить следующую математическую модель варьирования фитоценоза:

$$\sigma^2 = \sigma_0^2 + \sigma_B^2 + \sigma_{сл}^2,$$

где σ^2 – дисперсия варьирования фитоценоза; σ_0^2 – часть общей дисперсии, вызванная варьированием факторов среды; σ_B^2 – часть общей дисперсии, вызванная взаимоотношениями между растениями как межвидовыми, так и внутривидовыми; $\sigma_{сл}^2$ – часть общей дисперсии, вызванная случайными факторами.

Эта модель может видоизменяться в зависимости от конкретных целей исследования, σ_0^2 и σ_B^2 мы можем расчленять на составляющие их части, выделяя, скажем, варьирование, определяемое почвенными факторами, и варьирование, определяемое микроклиматом, и т. п. Эта модель в самой общей форме должна служить установлению относительной роли каждого фактора в определении структуры и состава фитоценозов. Изучение связи растительности с любым фактором или группой их должно проводиться на фоне общего варьирования растительности, так как только это дает возможность оценить значение фактора.

При исследовании связей между видами и между ними и факторами среды геоботаники столкнулись с довольно сложной ситуацией, выражающейся в том, что корреляции оказываются в большинстве случаев довольно слабыми. Даже если мы возьмем сумму коэффициентов корреляции какого-либо вида со всеми остальными она оказывается довольно низкой. Однако отсюда еще не следует, что все виды в целом не оказывают существенного влияния на этот вид. Видимо, мы смогли бы получить гораздо более высокие значения коэффициентов, если бы считали множественные корреляции этого вида с какими-то группами видов. Выделение таких групп и представляет серьезную фитоценотическую проблему. Мы должны найти группу видов, отношение которых к исследуемому виду довольно сходно. Как следует ожидать на основании имеющихся данных, эти группы будут довольно рыхлыми, поэтому далеко не всегда их состав будет одинаков для разных видов. Предварительную ориентировку в составлении таких групп можно получить из таблиц межвидовых сопряженностей. Но будет крайне желательна разработка статистической методики формирования таких групп.

Динамика растительности является областью, где математические методы пока находят лишь очень ограниченное применение. Этот процесс тормозится отсутствием количественных данных о состоянии растительности на протяжении ряда лет. Сейчас еще трудно сказать, какой математический аппарат окажется здесь наиболее удобным. Видимо, будет целесообразно использовать в данном случае теорию случайных процессов, рассматривающих переход от одного состояния к другому на каждом этапе как событие, имеющее определенную вероятность. Вполне возможно, что в большинстве случаев эти процессы можно будет рассматривать как марковские, т. е. процессы, каждое состояние которых зависит лишь от предшествующего этапа и не зависит от более ранних.

В тесной связи с проблемой развития стоит проблема, которую можно назвать проблемой организованности фитоценоза и растительности вообще. В ходе сукцессионных смен и вековых изменений растительность обычно проходит ряд стадий, одни из которых более кратковременны, другие – более устойчивы. Выведенная из состояния равновесия какими-то внешними воздействиями (катастрофическое изменение среды, воздействие человека), растительность обычно возвращается к состоянию, близкому к исходному или по крайней мере к устойчивому состоянию. Устойчивость, по-видимому, можно считать признаком организованных сообществ, но наличие погодных (разногодичных) изменений не может служить признаком низкой организованности. Кстати, эта проблема очень тесно связана с пониманием объема ассоциации. В зависимости от того, как будет определен ее объем, мы и будем рассматривать ее устойчивость.

Несомненно одно: хотя растительность тесно связана с условиями среды, в какой-то степени она независима от нее. Чем выше организация растительности, тем больше ее независимость от среды, хотя здесь большую роль играют отдельные эдификаторные виды, а не сообщества в целом. Для анализа организованности можно использовать аппарат теории информации, и в частности понятие негэнтропии. Негэнтропия может служить мерой организации, так как она служит мерой ограничения варьирования объекта. Проблемы, связанные с организованностью, в настоящее время разработаны очень слабо, и сейчас можно наметить лишь самые общие пути их решения.

При изучении связи растительности со средой мы сталкиваемся с одной принципиальной трудностью, для преодоления которой нужен несколько иной подход к среде. Дело в том, что число признаков среды чрезвычайно велико и измерить их все не представляется никакой возможности. Пока мы ограничиваемся изучением связи отдельных факторов среды с отдельными признаками растительности, мы можем выбирать более существенные признаки и той, и другой стороны, но в то же время этот метод не дает нам ответа, как связана растительность со средой в целом. В этом случае мы можем использовать следующую гипотезу: все факторы среды образуют сложное единое целое, каждый фактор не является независимым от других, а в значительной мере определяется другими факторами или, наоборот, определяет некоторую часть их. Это по существу лишь иная формулировка идеи о глубокой взаимосвязи природных процессов и явлений, высказанной в свое время В. В. Докучаевым. Можно ожидать, что если мы возьмем некоторое (не слишком малое) число признаков среды, их можно рассматривать как выборку из громадной генеральной совокупности всех мыслимых признаков. Следовательно, если мы исследуем связь растительности с такой выборкой признаков среды, полученные результаты можно переносить на среду в целом.

Аналогичная ситуация существует и в количественной систематике. Число признаков любого организма также чрезвычайно велико, и поэтому степень их сходства и различия определяется на основании изучения небольшой выборки признаков. В частности, величина различия между организмами будет возрастать с увеличением числа используемых признаков, но можно подобрать такое сравнительно небольшое число признаков, при котором мы приблизимся к предельной величине различия (Любищев, 1963).

Многие признаки растительных сообществ до сих пор с большим трудом поддаются количественному выражению, поэтому работы по количественной систематике растительности строятся в основном на таких признаках, как различные показатели обилия видов. Такие построения оказываются довольно удобными для систем низких таксономических единиц, таких, как ассоциация или группы ассоциаций, но строить систему таксонов более высокого ранга этим методом практически невозможно. Малоэффективно определять сходство между формациями

или типами растительности, если они не имеют или почти не имеют общих видов. Решение этой задачи может быть найдено двумя путями.

1. Сравнивать такие единицы не по их составу и обилию видов, а по каким-то другим показателям (жизненным формам, продуктивности, характеру почвенных процессов и т. п.). При создании объективной классификации этим признакам необходимо дать количественное выражение. Это не значит, что продуктивность или тип почвообразования нужно будет выражать каким-то одним числом. Каждая такая характеристика может быть задана набором величин (вектором), определяющих отдельные ее стороны.

2. Разработать единую экологическую шкалу для видов широких регионов, а в идеале для всего Земного шара, что дало бы возможность строить единое пространство растительности для широкого диапазона условий.

Не следует думать, что тот математический аппарат, который в настоящее время используют геоботаники, дает наилучшие решения. С одной стороны, его необходимо углублять и дополнять, совершенствовать уже существующие методы, а с другой стороны, необходимо искать принципиально новые пути решения проблем. Авторитет старых методов так же опасен, как и авторитет старых теорий.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. 1961. Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 66, вып. 3;
- Александрова В. Д. 1963. Опыт анализа явлений саморегуляции в фитоценозе с точки зрения некоторых идей кибернетики. В сб.: Применение математических методов в биологии, II, Л.
- Александрова В. Д. 1966. О единстве непрерывности и дискретности в растительном покрове. В сб.: Философские проблемы современной биологии, М.–Л.
- Андерсон Т. 1963. Введение в многомерный статистический анализ. М.
- Баскина В. и Г. Фридман. 1928. Статистическое исследование животного населения, двух сообществ камской поймы. Тр. Биол. н.-иссл. инст. при Пермск. гос. унив., т. I, вып. 2–3.
- Беклемишев В. 1928а. Организм и сообщество. (К постановке проблемы индивидуальности в биоценологии). Тр. Биол. н.-иссл. инст. при Пермск. гос. унив., т. I, вып. 2–3.
- Беклемишев В.Н. 1928б. Добавление к ст. К. Н. Игошиной «Материалы к экологии и растительности двух участков камской поймы». Тр. биол. н.-иссл. инст. при Пермск. гос. унив., т. I, вып. 2–3.
- Беклемишев В.Н. 1961. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов. Зоол. журн., т. 40, № 2.
- Беклемишев В. Н. и К. Н. Игошина. 1928. О статистическом распределении индивидов разного порядка внутри сообщества (асе. Filipenduletum hexapetalae и Deschampsietum). Тр. биол. н.-иссл. инст. при Пермск. гос. унив., т. I, вып. 2–3.
- Берг А. 1963. Кибернетику – на службу коммунизму. В сб.: Возможное и невозможное в кибернетике, М.
- Борисова И.В. 1961. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана. Тр. БИН, сер. III, Геоботаника, вып. 13.
- Браун Д. 1957. Методы исследования и учета растительности. М.
- Быков Б. А. 1957. Геоботаника. Изд. 2. Алма-Ата.
- Быков Б. А. 1966. Проблема эдификаторов растительного покрова. Ботан. журн., т. 51, №9.
- Василевич В. И. 1960. О применении статистических методов для характеристики ассоциаций растительности. Вестн. ЛГУ, № 9.
- Василевич В. И. 1961. Сопряженность между видами и структура фитоценоза. Докл. АН СССР, т. 139, № 4.
- Василевич В. И. 1962а. О количественной мере сходства между фитоценозами. Пробл. ботан., т. 6, М.–Л.
- Василевич В. И. 1962б. [Рецензия.] P. F. Maucosk a. J. T. Curtis. The phyto-sociology of boreal conifer-hardwood forests of the Great Lake region. Ботан. журн., т. 47, № 5.
- Василевич В. И. 1963 а. Статистический подход к растительной ассоциации. Тр. БИН, сер. III, Геоботаника, вып. 15.

- Василевич В. И. 1963б. Использование парциальных сопряженностей для анализа структуры фитоценоза. Докл. АН СССР, т. 148, № 1.
- Василевич В. И. 1963в. Опыт морфологического анализа лугового континуума. Ботан. журн., т. 48, № 11.
- Василевич В. И. 1965. Обзор работ по использованию межвидовых корреляций для классификации растительности. Ботан. журн., т. 50, № 1.
- Василевич В. И. 1966а. Что считать естественной классификацией. В сб.: Философские проблемы современной биологии, М.–Л.
- Василевич В. И. 1966б. Учение о непрерывности растительного покрова. Тр. МОИП, т. 27.
- Василевич В. И. 1967. Континуум в хвойно-мелколиственных лесах Карельского перешейка. Ботан. журн., т. 52, № 1.
- Викторов С. В. 1947. Изучение распределения и дисперсии растений по аэрофотоснимку. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 52, вып. 4.
- Викторов С. В., Е. А. Востокова, Д. Д. Вышивкин. 1962. Введение в индикационную геоботанику. М.
- Виноградов Б. В. 1964. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М.
- Воронов А. Г. 1963. Геоботаника. М.
- Выханду Л. К. 1964а. Опыт преподавания высшей математики и биометрии биологам и врачам. В сб.: Применение математических методов в биологии, т. III, Л.
- Выханду Л. К. 1964б. Об исследовании многопризнаковых биологических систем. В сб.: Применение математических методов в биологии, т. III, Л.
- Гнеденко Б. В. 1960. О некоторых разделах теории вероятностей, имеющих непосредственное отношение к проблемам биологии и медицины. В сб.: Применение математических методов в биологии, т. I, Л.
- Гордягин А. Я. и др. 1933. Сводный отчет о работах геоботанических экспедиций в Чувашской АССР и некоторых прилегающих районах. Уч. зап. Казанск. гос. унив., кн. 6, вып. 1.
- Дмитриев Е. А. 1963. Об оценке относительного разнообразия исследуемого свойства и определении показателя относительной вероятности погрешности. Вести. МГУ, сер. биол. и почвовед., № 5.
- Дохман Г. И. и П. Е. Пороховник. 1953. Из истории русской фитоценологии. (О ранней работе Ф. Тецмана). Ботан. журн., т. 38, № 2.
- Дружинина Н. П. 1963. О достоверности повидового учета продуктивности травяного покрова степных физико-географических фаций. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, № 3.
- Жданов В. М. 1957. О применении математического метода в биологических науках. Вопр. фил ос., № 2.
- Злобин Ю. А. 1960а. Отношение елового подростка к свету. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 4.
- Злобин Ю. 1960б. Живой покров еловых лесов как фактор естественного возобновления ели. Тюмень.
- Ипатов В.С. 1960. Типы осиновых лесов северо-запада РСФСР. Вести. ЛГУ, № 3.

- Ипатов В. С. 1961. (Рецензия). В. М. Понятовская и И. В. Сырокомская. Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества. Ботан. журн., т. 46, № 9.
- Ипатов В. С. 1962а. Сравнение методов определения роли вида в структуре травяного покрова дубового леса. Ботан. журн., т. 47, № 3.
- Ипатов В. С. 1962б. О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений. Ботан. журн., т. 47, № 7.
- Ипатов В. С. 1969. О выборе типичных объектов в геоботанике. Пробл. ботан., т. 11, Л.
- Ипатов В. С., Л. А. Кирикова, Т. Н. Линдеман. 1966. Об оценке степени участия вида в структуре растительного покрова. Ботан. журн., т. 51, № 8.
- Ипатов В. С. и Т. Н. Линдеман. 1966. О зависимости между густотой корней и их весом. Тр. МОИП, т. 27.
- Ипатов В. С., Т. Н. Тархова, С. Г. Заверюха. 1967. Изменчивость среды в пределах микрогруппировок и некоторые требования ее учета. Вести. ЛГУ, № 3.
- Исаченко Т. И., Е. И. Рачковская. 1961. Основные зональные типы степей Северного Казахстана. Тр. БИН, сер. III, Геоботаника, вып. 13.
- Каминский Л. С. 1960. О применении некоторых упрощенных методов определения коэффициентов корреляции. В сб.: Применение математических методов в биологии, т. I, Л.
- Каминский Л. С. 1964. О применении геометрической средней в биологии. В сб.: Применение математических методов в биологии, т. III, Л.
- Карманова И. В. 1960. Некоторые приемы определения обилия видов травяно-кустарничкового яруса таежных лесов. Ботан. журн., т. 45, № 2.
- Кац Н. Я. 1934. Об основных проблемах и новом направлении современной фитоценологии. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 43, вып. 2.
- Кац Н. Я., 1943. На пути к познанию структуры лесных фитоценозов. Ботан. журн., т. 28, № 4.
- Корчагин А.А. 1964. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения. Полевая геоботан., т. III. М.–Л.
- Курлюшкин М. И., М. П. Петров. 1938. Выявление минимальной площади описания растительности сазакново-илачных пастбищ пустыни Кара-Кум. Сов. ботан. № 3.
- Лопатин В. Д., 1960. К вопросу об установлении объема ассоциации и выделении фитоценоза в природе. Вест. ЛГУ, сер. геол. и геогр., вып. 3, № 18.
- Лопатин В. Д. 1965. Формула коэффициента сходства и опыт ее применения при анализе многолетних наблюдений по динамике растительности. Пробл. совр. ботан., т. I. М.–Л.
- Любищев А. А. 1958. К методике количественного учета и районирования насекомых. Фрунзе.
- Любищев А. А. 1963. О количественной оценке сходства. В сб.: Применение математических методов в биологии, т. II, Л.
- Ляпунов А. А. 1966. Математическая интерпретация биологических закономерностей. В сб.: Математическое моделирование жизненных процессов, М.
- Мазинг В. В. и Х. Х. Трасс. 1963. Развитие некоторых теоретических проблем в работах эстонских геоботаников. Ботан. журн., т. 48, № 4.

- Марков М. В. 1962. Общая геоботаника. М.
- Митропольский А. К. 1961. Техника статистических вычислений. М.
- Ниценко А. А. 1948. К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе. Ботан. журн., т. 33, № 5.
- Ниценко А. А. 1956. Франко-швейцарская геоботаническая школа на современном этапе. Ботан. журн., т. 41, № 6.
- Ниценко А. А. 1963. О некоторых спорных вопросах теории геоботаники. Ботан. журн., т. 48, № 4.
- Петров А. А. 1942. К познанию фитоценозов широколиственных лесов. Сов. ботан., № 4–5.
- Плохинский Н.А. 1961. Биометрия. Новосибирск.
- Поздняков А. К. 1962. О значении пространственной изменчивости температуры для изучения лесного микроклимата. Изв. Сибирск. отд. АН СССР, № 6.
- Понятовская В.М. 1964. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. Полевая геоботан., т. III. М.–Л.
- Понятовская В.М. и И. В. Сырокомская. 1960. Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества. Тр. БИН, сер. III, Геоботаника, вып. 12.
- Работнов Т. А. 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Пробл. ботан., т. I. М.–Л.
- Работнов Т. А. 1960. О флористической и ценотической полнотности ценозов. Докл. АН СССР, т. 130, № 3.
- Работнов Т. А. 1962. Новая работа о сопряженности растений в ценозах. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 67, вып. 2.
- Работнов Т. А. 1963. Опыт использования принципа непрерывности растительного покрова при изучении растительности штата Висконсин (США). Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 68, вып. 4.
- Работнов Т. А. 1965. О динамичности структуры полидоминантных луговых ценозов. Ботан. журн., т. 50, № 10.
- Раменская М. Л. 1958. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск.
- Раменский Л. Г. 1910. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ. Дневник XII съезда русск. естествоисп. и врачей в Москве с 15 дек. 1909 г. по 5 янв. 1910 г., № 7.
- Раменский Л. Г. 1925. Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Воронеж.
- Раменский Л. Г. 1929. К методике сравнительной обработки и систематизации списков и других объектов, определяемых несколькими несходно действующими факторами. Тр. совещ. геоботан.-луговедов 15–25 янв. 1928 г.
- Раменский Л. Г. 1937. Учет и описание растительности. М.
- Раменский Л. Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.
- Раменский Л. Г. 1966. Прямые и комбинированные методы количественного учета растительного покрова. Тр. МОИП, т. 27.

- Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.
- Сабардина Г. С., Я. Юкна. 1965. Использование математических методов для сравнения вариантов опыта на естественном лугу. Изв. АН ЛатвССР, № 2 (211).
- Смирнов Е. С. 1960. Таксономический анализ рода. Журн. общ. биол., т. 21, №2.
- Смирнов Е. С. 1962. О структуре трехчленного рода. Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. М.
- Смирнов Е. С. 1963. Проблема таксономического сходства в систематике. Журн. общ. биол., т. 24, № 3.
- Смирнов Е.С. 1966. О выражении таксономического сходства. Журн. общ. биол., т. 27, № 2.
- Смирнов Н. В., И. В. Дунин-Барковский. 1959. Краткий курс математической статистики для технических приложений. М.
- Снедекор Дж. У. 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М.
- Сукачев В.Н. 1931. Руководство к исследованию типов лесов. Изд. 3. М.–Л.
- Сукачев В. Н., С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов. 1957. Методические указания к изучению типов леса. М.
- Тахтаджян А. Л. 1957. Прямое приспособление или естественный отбор. (О статистических законах в биологии). Ботан. журн., т. 42, № 4.
- Терентьев П. В. 1959. Метод корреляционных плеяд. Вести. ЛГУ, № 9.
- Терентьев П. В. 1960. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В сб.: Применение математических методов в биологии, т. I, Л.
- Терентьев П. В. 1963. Опыт преподавания биометрии в Ленинградском университете. В сб.: Применение математических методов в биологии, т. II, Л.
- Терентьев П. В. 1964. Применение метода итераций в количественном учете животных. В сб.: Применение математических методов в биологии, т. III, Л.
- Травникова Л. С. 1961. О неоднородности почвенного покрова и методике взятия образцов почв в лесу для химического анализа. Тр. Воронежск. гос. заповедника, вып. 13.
- Трасс Х. Х. 1966. О дискретности и непрерывности растительного покрова. Тр. МОИП, т. 27.
- Уранов А. А. 1935. О сопряженности компонентов растительного ценоза. Уч. зап. Моск. Пед. инст. фак. естествозн., вып. 1.
- Уранов А. А. 1960. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 65, вып. 3.
- Уранов А. А. 1966. Число видов и площадь. Тр. МОИП, т. 27.
- Урбах В. Ю. 1960. О вычислении дисперсии при статистической обработке результатов малого числа наблюдений. Докл. АН СССР, т. 130, № 1.
- Фрей Т. (Frey T.). 1965. On the phytocoenological value of a species. Изв. АН ЭстССР, т. 14, сер. биол., № 1.
- Фрей Т. Э.-А. 1966. Некоторые аспекты фитоценологической значимости вида в растительном сообществе. Ботан. журн., т. 51, № 8.

- Шенников А. П. 1956. Заметки о методике классификации растительности по Браун-Бланке. Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.–Л.
- Шенников А. П. 1964. Введение в геоботанику. Л.
- Шмидт В. М. 1964. Биометрический метод в ботанической систематике. Ботан. журн., т. 49, № 1.
- Шреидер Ю. А. 1963. Что такое расстояние? М.
- Эшби У. Росс. 1959. Введение в кибернетику. М.
- Юл Дж. Э. и М. Дж. Кендэл. 1960. Теория статистики. Изд. 14. М.
- Ярошенко П. Д. 1953. Основы учения о растительном покрове. Изд. 2. М.
- Ярошенко П. Д. 1961. Геоботаника. М.–Л.
- Adams D. A. 1963. Factor influencing vascular plant zonation in North Carolina salt marshes. Ecology, v. 44, № 3.
- Agnew A. D. Q. 1961. The ecology of *Juncus effusus* L. in North Wales. Journ. Ecol., v. 49, № 1.
- Anderson D. J. 1961a. The structure of some upland plant communities in Caernarvonshire. I. The pattern shown by *Pteridium aquilinum*. Journ. Ecol., v. 49, № 2.
- Anderson D. J. 1961b. The structure of some upland communities in Caernarvonshire. II. The pattern shown by *Vaccinium myrtillus* and *Calluna vulgaris*. Journ. Ecol., v. 49, № 3.
- Anderson D. J. 1963. The structure of some upland plant communities in Caernarvonshire. III. The continuum analysis. Journ. Ecol., v. 51, № 2.
- Anderson D. J. 1965a. Studies on structure in plant communities. I. An analysis of limestone grassland in Monk's Dale, Derbyshire. Journ. Ecol., v. 53, № 1.
- Anderson D. J. 1965b. Classification and ordination in vegetation science: controversy over a non-existent problem. Journ. Ecol., v. 53, № 2.
- Andresen J. W., J. McCormick. 1962. An evaluation of devices for estimation of tree cover. Brot.-Cienc. natur., v. 31, № 1.
- Anscombe F. J. 1949. The statistical analysis of insect counts based on the negative binomial distribution. Biometrics, v. 5, № 2.
- Archibald E.E.A. 1948. Plant populations. I. A new application of Neyman's contagious distribution. Ann. Bot., N. S., v. 12, № 47.
- Archibald E. E. A. 1949. The specific character of plant communities. I. Herbaceous communities. II. A quantitative approach. Journ. Ecol., v. 37, № 2.
- Archibald E.E.A. 1950. Plant populations. II. The estimation of the number of individuals per unit area of species in heterogeneous plant populations. Ann. Bot., N. S., v. 14, № 53.
- Arrhenius O. 1921. Species and area. Journ. Ecol., v. 9, № 1.
- Arrhenius O. 1922. A new method for the analysis of plant communities. Journ. Ecol., v. 10, № 2.
- Ashby E. 1935. The quantitative analysis of vegetation. Ann. Bot., v. 49, № 196.
- Ashby E. 1936. Statistical ecology. Bot. Rev., v. 21, № 5.
- Ashby E. 1948. Statistical ecology- II. A reassessment. Bot. Rev., v. 14, № 4.

- Austin M.P. a. L. Orloci. 1966. Geometric models in ecology. II. An evaluation of some ordination technique. *Journ. Ecol.*, v. 54, № 1.
- Barnes H., F. A. Stanbury. 1951. A statistical study of plant distribution during the colonization and early development of vegetation on china clay residues. *Journ. Ecol.*, v. 39, № 1.
- Batschelet E. 1966. The applications of mathematics to biological problems. *Bioscience*, v. 16, № 1.
- Beals E. W. 1960. Forest bird communities in the Apostle Islands of Wisconsin. *Wilson. Bull.*, v. 72.
- Beals E. W. 1965. Species patterns in a lebanese poterietum. *Vegetatio*, 13, № 2.
- Beschel R. E., P. J. Webber. 1962. Gradient analysis in swamp forests. *Nature*, v. 194, № 4824.
- Beschel R. E. u. P. J. Webber. 1963. Bemerkungen zur log-normalen Struktur der Vegetation. *Ber. Naturwissensch. Mediz. Ver. in Innsbruck*, Bd. 53.
- Billings W. D. 1941. Quantitative correlations between vegetational changes and soil development. *Ecology*, v. 22, № 4.
- Blackman G.P. 1935. A study by statistical methods of the distribution of species in grassland associations. *Ann. Bot.*, v. 49, № 196.
- Blackman G. E. 1942. Statistical and ecological studies in the distribution of species in plant communities. I. Dispersion as a factor in the study of changes in plant populations. *Ann. Bot., N. S.*, v. 6, № 22.
- Bonnet L. 1964. Le peuplement thecamoebien des sols. *Theses presentees fac. sci. l'univ. Toulouse*, № 223.
- Bormann F.H. 1953. The statistical efficiency of sample plot size and shape in forest ecology. *Ecology*, v. 34, № 3.
- Bourdeau Ph. F. 1953. A test of random versus systematic ecological sampling. *Ecology*, v. 34, № 3.
- Bray J. R. 1956. A study of mutual occurrence, of plant species. *Ecology*, v. 37, № 1.
- Bray J. R. 1960. The composition of savanna vegetation in Wisconsin. *Ecology*, v. 41, № 4.
- Bray J. R. 1961. A test for estimating the relative informativeness of vegetation gradients. *Journ. Ecol.*, v. 49, № 3.
- Bray J. R. 1962. Use of non-area analytic data to determine species dispersion. *Ecology*, v. 43, № 2.
- Bray J. R. a. J.T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, v. 27, № 4.
- Brown R. T. a. J. T. Curtis. 1952. The upland conifer-hardwood forests of northern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, v. 22, № 3.
- Cain S. A. 1938. The species-area curve. *Amer. Midland Naturalist*, v. 19, № 2.
- Cain S. A. 1943. Sample-plot technique applied to alpine vegetation in Wyoming. *Amer. Journ. Bot.*, v. 30, № 3.
- Catana A. J. 1963. The wandering quarter method of estimating population density. *Ecology*, v. 44, № 2.

- Catana A. J. 1964. A distribution-free method for the determination of homogeneity in distance data. *Ecology*, v. 45, № 3.
- Catell R. B. 1965a. Factor analysis: an introduction to essential: I. The purpose and underlying models. *Biometrics*, v. 21, № 1.
- Catell R. B. 1965b. Factor analysis: an introduction to essentials: II. The role of factor analysis in research. *Biometrics*, v. 21, № 2.
- Christensen E. M. 1963. The foothill bunchgrass vegetation of central Utah. *Ecology*, v. 44, № 1.
- Christensen E. M., J. J. (Jones) Clausen a. J.T. Curtis. 1959. Phytosociology of the lowland forests of northern Wisconsin. *Amer. Midland Naturalist*, v. 62, № 1.
- Clapham A. R. 1932. The form of the observational unit in quantitative ecology. *Journ. Ecol.*, v. 20, № 1.
- Clapham A. R. 1936. Over-dispersion in grassland communities and the use of statistical methods in plant ecology. *Journ. Ecol.*, v. 24, № 1.
- Clark P. J. a. F. C. Evans. 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, v. 35, № 4.
- Clausen J. J. 1957. A phytosociological ordination of the conifer swamps of Wisconsin. *Ecology*, v. 38, № 4.
- Cole C. 1946. A theory for analysing contagiously distributed populations. *Ecology*, v. 27, № 4.
- Cole C. 1949. The measurement of interspecific association. *Ecology*, v. 30, № 4.
- Cole C. 1957. The measurement of partial interspecific association. *Ecology*, v. 38, № 2.
- Cottam G. a. J. T. Curtis. 1949. A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs of randomly selected trees. *Ecology*, v. 30, № 1.
- Cottam G. a. J. T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytoso-ciological sampling. *Ecology*, v. 37, № 3.
- Cottam G., J. T. Curtis a. A. J. Catana. 1957. Some sampling characteristics of a series of aggregated populations. *Ecology*, v. 38, № 4.
- Cottam G., J. T. Curtis, B. W. Hale. 1953. Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals. *Ecology*, v. 34, № 4.
- Cottam G. a R.P. McIntosh. 1966. Vegetational continuum. *Science*, v. 152, № 3721.
- Crocker R. L. a. N. S. Tiver. 1948. Survey methods in grassland ecology. *Journ. Brit. Grassl. Soc.*, v. 3, № 1.
- Culberson W. L. 1955. The corticolous communities of lichens and bryophytes in the upland forests of northern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, v. 25, № 2.
- Curtis J.T. 1955a. A note on recent work dealing with the spatial distribution of plants. *Journ. Ecol.*, v. 43, № 1.
- Curtis J.T. 1955b. A prairie continuum in Wisconsin. *Ecology*, v. 36, № 4.
- Curtis J.T. 1959. The vegetation of Wisconsin. An ordination of plant communities. Madison.
- Curtis J. T. a. H. C. Greene. 1949. A study of relict Wisconsin prairies by the species-presence method. *Ecology*, v. 30, № 1.

- Curtis J. T. a. R.P. McIntosh. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology*, v. 31, № 3.
- Curtis J. T. a R. P. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, v. 32, № 3.
- Dagnelie P. 1960. Quelques problemes statistiques poses par l'utilisation de l'analyse factorielle en phytosociologie. *Bull. Inst. Agron. Gembloux. Hors ser.*, v. 1.
- Dagnelie P. 1965. L'etude des communautés vegetales par l'analyse statistique des liaisons entre les especes et les variables ecologiques: un exemple. *Biometrics*, v. 21, № 4.
- Dahl B. E. 1963. Soil moisture as a predictive index to forage yield for the sandhills range type. *Journ. Range Manag.*, v. 16, № 3.
- Dahl E. 1960. Some measures of uniformity un vegetation analysis. *Ecology*, v. 41, №4.
- Dahl, E. a. E. Hadac. 1949. Homogeneity of plant communities. *Stud. Bot. Cechosl*, v. X, fasc. 4.
- Daubenmire R. 1966. Vegetation: Identification of typl communities. *Science*, v. 151, № 3708.
- David F. N. a. P. G. Moore. 1954. Notes on contagious distributions in plant populations. *Ann. Bot., N. S.*, v. 18, № 69.
- David F. N. a. P. G. Moore. 1957. A bivariate test of clumping of supposedly random individuals. *Ann. Bot., N. S.*, v. 21, № 82.
- Dawson G. W. P. 1951. A method for investigating the relationship between the distribution of individuals of different species in a plant community. *Ecology*, v. 32, № 2.
- Dice L. R. 1945. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology*, v. 26, № 3.
- Dice L. R. 1952. Measure of the spacing between individuals within a population. *Contrib. the Labor. Vertebrate Biol.*, № 55.
- Dix L. R. 1961. An application of the point-centered quarter method to the sampling of grassland vegetation. *Journ. Range Manag.*, v. 14, № 2.
- Dix R. L. a. J. E. Butler. 1960. A phytosociological study of a small prairie in Wisconsin. *Ecology*, v. 41, № 2.
- Ducker S. C., W. T. Williams a. G. N. Lance. 1965. Numerical classification of the Pacific forms of *Chlorodesmis* (Chlorophyta). *Australian Journ. Bot.*, v., 13, № 3.
- van Dyne G. M., W. G. Vogel, H. G. Fisser. 1963. Influence of small plot size and shape on range herbage production estimates. *Ecology*, v. 44, № 4.
- Edwards A. W. F. a. L. L. Cavalli-Sforza. 1965. A method for cluster analysis. *Biometrics*, v. 21, № 2.
- Evans F. C. 1952. The influence of size of quadrat on the distributional patterns of plant populations. *Contrib. Labor. Vertebrate Biol.*, № 54.
- Fager E. W. 1957. Determination and analysis of recurrent groups. *Ecology*, v. 38, № 4.
- Falinski J. B. 1958. Nomogramy i tablice wspotczynnikow podobienstwa miedzy zdjeciami fitosocjologicznymi wedlug wzoru -Jaccarda i Steinhausa. *Acta soc-bot. Poloniae*, v. 27, № 1.
- Falinski J. B. 1960. Zastosowanie taksonomii wroclawskiej do fitosoejologii. *Acta soc. bot. Poloniae*, v. 29, № 3.

- Falinski J. B. 1962. Variabilite saisonniere des frontieres des phytocenoses. Acta soc. bot. Poloniae, v. 31, № 2.
- Falinski J. B. 1964. O roznych sposobach rozumienia pojacia typu w fitosocjologii. Ecol. Polska, ser. B, t. X, № 4.
- Ferrari Th. J., H. Pijl, J. T. N. Venekamp. 1957. Factor analysis in agricultural research. Netheri. Journ. Agricult. Sci., v. 5, № 3.
- Finney D. J. 1947. Volume estimation of standing timber by sampling. Forestry, v. 21, № 2.
- Finney D. J. 1950. An example of periodic variation in forest sampling. Forestry, v. 23, № 2.
- Finney D. J. a. H. Palca. 1949. The elimination of bias due to edge effects in forest sampling. Forestry, v. 23, № 1.
- Florek K., J. Lukaszewicz, J. Percal, H. Steinhaus, S. Zubrzycki. 1951. Taksonomia Wrociawska. Przegl. antropol, t. 17.
- Forbers S.A. 1925. Method of determining and measuring the associative relation of species. Science v. 61.
- Fracker S. B. a. H. A. Brischle. 1944. Measuring the lokal distribution of *Ribes*. Ecology, v. 25, № 3.
- Gams H. 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Gesellsch. Zurich, Bd. 63.
- Gause G. F. 1930. Studies on the ecology of the Orthoptera. Ecology, v. 11, № 2.
- Gilbert M. L. a. J. T. Curtis. 1953. Relation of the understory to the upland forest in the prairie-forest border region of Wisconsin. Trans. Wisconsin Acad. Sci., Arts and Letters, v. 42.
- Gimingham C. H. 1961. North European heath communities: a «network of variation». Journ. Ecol., v. 49, № 3.
- Gittins R. 1965a. Multivariate approaches to a limestone grassland community. I. A stand ordination. Journ. Ecol., v. 53, № 2.
- Gittins R. 1965b. Multivariate approaches to a limestone grassland community. II. A direct species ordination. Journ. Ecol., v. 53, № 2.
- Gittins R. 1965c. Multivariate approaches to a limestone grassland community. III. Comparison of ordination and association analysis. Journ. Ecol., v. 53, № 2.
- Gleason H. A. 1917. The structure and development of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club, v. 44, № 10.
- Gleason H. A. 1920. Some applications of the quadrat method. Bull. Torrey Bot. Club, v. 47, № 1.
- Gleason H. A. 1922. On the relation between species and area. Ecology, v. 3, № 1.
- Gleason H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club., v. 53, № 1.
- Gleason H. A. 1939. The individualistic concept of plant association. Amer. Midland Naturalist, v. 21, № 1.
- Goodall D. W. 1952a. Quantitative aspects of plant distribution. Biol. Rev. v. 27, № 2.
- Goodall D.W. 1952b. Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. Australian Journ. sci. Res., ser. B, v. 5.

- Goodall D. W. 1953a. Objective methods for the classification of vegetation. I. The use of positive interspecific correlation. *Australian Journ. Bot.*, v. 1, № 1.
- Goodall D. W. 1953b. Objective methods for the classification of vegetation. II. Fidelity and indicator value. *Australian Journ. Bot.*, v. 1, № 3.
- Goodall D. W. 1954a. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Austral. Journ. Bot.*, v. 2, № 3.
- Goodall D. W. 1954b. Vegetational classification and vegetational continua, *Festschr. Erwin Aichinger*, Bd. 1.
- Goodall D. W. 1961. Objective methods for the classification of vegetation. IV. Pattern and minimal area. *Austral. Journ. Bot.*, v. 9, № 2.
- Goodall D. W. 1963a. Pattern analysis and minimal area some further comments. *Journ. Ecol.*, v. 51, № 3.
- Goodall D. W. 1963b. The continuum and individualistic association. *Vegetatio*, v. 11, fasc. 5–6.
- Goodall D. W. 1964. A probabilistic similarity index. *Nature*, v. 203.
- Goodall D. W. 1965. Plot-less tests of interspecific association. *Journ. Ecol.*, v. 53, № 1.
- Goodall D. W. 1966. Deviant index: a new tool for numerical taxonomy. *Nature*, v. 210, № 5032.
- Greig-Smith P. 1952a. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Ann. Bot., N. S.*, v. 16, № 62.
- Greig-Smith P. 1952b. Ecological observations on degraded and secondary forests in Trinidad, British West Indies. I. General features of the vegetation. *Journ. Ecol.*, v. 40, № 2.
- Greig-Smith P. 1952c. Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. II. Structure of the communities. *Journ. Ecol.*, v. 40, № 2.
- Greig-Smith P. 1957. *Quantitative plant ecology*. Ldn.
- Greig-Smith P. 1961a. Data on pattern within plant communities. I. The analysis of pattern. *Journ. Ecol.*, v. 49, № 3.
- Greig-Smith P. 1961b. Data on pattern within plant communities. II. *Ammo-phila arenaria* (L.) Link. *Journ. Ecol.*, v. 49, № 3.
- Greig-Smith P. 1961c. The use of pattern analysis in ecological investigations. *Rec. Adv. Bot.*, sect. 12.
- Greig-Smith P. 1964. *Quantitative plant ecology*. Ed. 2. Ldn.
- Greig-Smith P. a.M.J. Chadwick. 1965. Data on pattern within plant communities. III. *Acacia-Capparis* semi-desert scrub in the Sudan. *Journ. Ecol.*, v. 53, № 2.
- Greig-Smith P., K. A. Kershaw. 1958. The significance of pattern in vegetation. *Vegetatio*, v. 8, fasc. 3.
- Greig-Smith P., K. A. Kershaw, D. J. Anderson. 1963. The analysis of pattern in vegetation: a comment on a paper by D. W. Goodall. *Journ. Ecol.*, v. 51, № 1.
- Groenewoud H. 1965. Ordination and classification of Swiss and Canadian coniferous forests by various biometrics and other methods. *Ber. Geobot. Inst. Rubel in Zurich*, Bd. 36.
- Hale M. E., Jr. 1955. Phytosociology of corticolous cryptogams in the upland forests of southern Wisconsin. *Ecology*, v. 36, № 1.

- Hall A. V. 1965. The peculiarity index; a new function for use in numerical taxonomy. *Nature*, v. 206, № 4987.
- Hanson H. C. 1962. *Dictionary of ecology*. Ldn.
- Harberd D. J. 1960. Association-analysis in plant communities. *Nature*, v. 185, № 4705.
- Harberd D. J. 1962. Application of a multivariate technique to ecological survey, *Journ. Ecol.*, v. 50, № 1.
- Heiser Ch. B. Jr. 1966. *Methods in systematic research*. Bioscience, v. 16, № 1.
- Holgate P. 1965a. Tests of randomness based on distance method. *Biometrika*, v. 52, № 3–4.
- Holgate P. 1965b. Some new tests of randomness. *Journ. Ecol.*, v. 53, № 2.
- Hope-Simpson J. F. 1940. On the errors in the ordinary use of subjective frequency estimations in grassland. *Journ. Ecol.*, v. 28, № 1.
- Hopkins B. 1954. A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Ann. Bot., N. S.*, v. 18, № 70.
- Hopkins B. 1957a. Pattern in the plant community. *Journ. Ecol.*, v. 45, № 2.
- Hopkins B. 1957b. The concept of minimal area. *Journ. Ecol.*, v. 45, № 2.
- Horton J. S. 1941. The sample plot as a method of quantitative analysis of chaparral vegetation in southern California. *Ecology*, v. 22, № 4.
- Huber H. 1955. Über Verbreitung und Standortsansprüche Kalkfliehender Moose in der Umgebung Basels und ihre Beurteilung mit Hilfe statistischer Prüfverfahren. *Ber. Schweizerisch. Bot. Gesellsch.*, Bd. 65.
- Huber H. 1964. Über statistische Methoden zur Abgrenzung der Arten. *Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte u. Pflanzengeogr.*, Bd. 83, H. 3.
- Hughes R. E. a. D. V. Lindley. 1955. Application of biometric methods to problems of classification in ecology. *Nature*, v. 175, № 4462.
- Huheey J. E. 1965. A mathematical method of analysing biogeographical data. I. Herpetofauna of Illinois. *Amer. Midland Naturalist*, v. 73, № 2.
- Hunt O. J. 1964. An evaluation of the visual weight estimation method of determining botanical composition of forage plots. *Agron. Journ.*, v. 56, № 4.
- Hy der D. N., R. E. Bement, E. E. Remmenga a. C. Terwilliger. 1965. Frequency sampling of blue grama range. *Journ. Range Manag.*, v. 18, № 2.
- Hyder D. N., C. E. Conrad, P. T. Tueller, L. D. Calvin, C. E. Poulton, F. A. Sneva. 1963. Frequency sampling in sagebrush-bunchgrass vegetation. *Ecology*, v. 44, № 4.
- Iversen J. 1954. Über die Korrelationen zwischen den Pflanzenarten in einem gronlandischen Talgebiet. *Vegetatio*, v. 5–6.
- Jablonski B. 1964. Uwagi na temat stosowania wzoru Jaccarda w badaniach ornitologicznych. *Ecol. Polska*, ser. B, t. X, № 4.
- Jaccard P. 1901. Distribution de la flore alpine dans le Bassin de Dranses et dans quelques regions vausines. *Bull. Soc. vaudouse Sci, natur.*, v. 37.
- Jancey R. C. 1966. Multidimensional group analysis. *Austral. Journ. Bot.*, v. 14, № 1.
- Johnson W. M. a. E. H. Reid. 1964. Range condition classification of bunch-grass range at the Manitou Experimental Forest in Colorado. *Journ. Range Manag.* v. 17, № 3.

- Jowett G. H. a. G. Scurfield. 1949a. Statistical test for optimal conditions: note on a paper of Emmet and Ashby. *Journ. Ecol.*, v. 37, № 1.
- Jowett G. H. a. G. Scurfield. 1949b. A statistical investigation into the distribution of *Holcus mollis* and *Deschampsia flexuosa*. *Journ. Ecol.*, v. 37, № 1.
- Jowett G. H. a. G. Scurfield. 1952. Statistical investigations into the success of *Holcus mollis* L. and *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. *Journ. Ecol.*, v. 40, № 2.
- Juhasz Nagy P. 1964. Continuum studies on meadow vegetation. *Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae*, t. 10, fasc. 1–2.
- Juhacz Nagy P. 1965. Some theoretical models of coenological fidelity, *Acta Univ. Debrecen, Ser. biol.*, t. 3.
- Kayama R. 1961. New methods of quantitative representation of the structure of plant communities. IV. On the summed dominance ratio weighted by the plant weight. *Jap. Journ. Ecol.*, v. 11, № 4.
- Kendall M. G., B. Smith. 1950. Factor analysis. *Journ. Royal Statistical Soc. ser. B*, v. 12.
- Kendrick W. B. 1964. Quantitative characters in computer taxonomy. *Phenetic and Phylogenetic Classification*. Ldn.
- Kenrick W. B. a. J. R. Proctor. 1964. Computer taxonomy in the Fungi imperfecti. *Canadian Journ. Bot.*, v. 42, № 1.
- Kenoier L. A. 1927. A study of Raunkier's law of frequency. *Ecology*, v. 8, № 3.
- Kershaw K. A. 1957. The use of cover and frequency in the detection of pattern in plant communities. *Ecology*, v. 38, № 2,
- Kershaw K. A. 1958. An investigation of the structure of a grassland community. I. The pattern of *Agrostis tenuis*. *Journ. Ecol.*, v. 46, № 3.
- Kershaw K. A. 1959b. An investigation of the structure of a grassland community. II. The pattern of *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne*, and *Trifolium repens*. *Journ. Ecol.*, v. 47, № 1.
- Kershaw K. A. 1959b. An investigation of the structure of a grassland community. III. Discussion and conclusions. *Journ. Ecol.*, v. 47, № 1.
- Kershaw K. A. 1960. The detection of pattern and association. *Journ. Ecol.*, v. 48, № 1.
- Kershaw K. A. 1961. Association and co-variance analysis of plant communities. *Journ. Ecol.*, v. 49, № 3.
- Kershaw K. A. 1962. Quantitative ecological studies from Land mannahellier, Iceland. III. Variation of performance in *Carex bigelowii*. *Journ. Ecol.*, v. 50, № 2.
- Kershaw K. A. 1963. Pattern in vegetation and its causality. *Ecology*, v. 44, № 2.
- King J. 1962. The Festuca-Agrostis grassland complex on south-east Scotland. *Journ. Ecol.*, v. 50, № 2.
- Koch L. F. 1957. Index of biotal dispersity. *Ecology*, v. 38, № 1.
- Kulczynski St. 1928. Die Pflanzenassoziationen der Pieninen. *Bull. Acad. Polon. Sci. et Letters.*, ser. B., suppl 2.
- Kylin H. 1926. Uber Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. *Botaniska Notiser*. Lund.
- Lambert J. M., M. B. Dale. 1965. The use of statistics in phytosociology. *Adv. Ecol. Res.*, v. 2.

- Lambert J. M. a. W. T. Williams. 1962. Multivariate methods in plant ecology. IV. Nodal analysis. *Journ. Ecol.*, v. 50, № 3.
- Laycock W. A. 1965. Adaptation of distance measurements for range sampling. *Journ. Range Manag.*, v. 18, № 4.
- Levy E. B., E. A. Madden. 1933. The point method of pasture analysis. *New Zealand Journ. Agricult.*, v. 46, № 5.
- Looman J. a. J. B. Campbell. 1960. Adaptation of Sorensen's K (1948) for estimating unit affinities in prairie vegetation. *Ecology*, v. 41, № 3.
- Loucks O. L. 1962. Ordinating forest communities by means of environmental scalars and phytosociological indices. *Ecol. Monogr.*, v. 32, № 2.
- Mannetje L. a. K. P. Haydock. 1963. The dry-weight-rank method for the botanical analysis of pasture. *Journ. Brit. Grassland. Soc.*, v. 18, № 4.
- Marten G. C. 1964. Visual estimation of botanical composition in simple legume-grass mixtures. *Agron. Journ.*, v. 56, № 6.
- Maycock P. F. 1963. The phytosociology of the deciduous forests of extreme southern Ontario. *Canadian Journ. Bot.*, v. 41, № 3.
- Maycock P. F. a. J.T. Curtis. 1960. The phytosociology of boreal conifer-hardwood forests of the Great Lakes Region. *Ecol. Monogr.*, v. 30, № 1.
- McDonough W. T. 1961. A study of oldfield patterns. *Phyton*, Bd. 16, № 3.
- McDonough W. T. 1963. Interspecific associations among desert plants. *Amer. Midland Naturalist*, v. 70, № 2.
- McGinnies W. G. 1934. The relation - between frequency index and abundance as-applied to plant populations in a semiarid region. *Ecology*, v. 15, № 3.
- McIntosh R. P. 1958. Plant communities. *Science*, v. 128, № 3316.
- McIntosh R. P. 1962. Pattern in a forest community. *Ecology*, v. 43, № 1.
- Meyers E. a. V. J. Chapman. 1953. Statistical analysis applied to a vegetation type in New Zealand. *Ecology*, v. 34, № 1.
- Michael E. L. 1920. Marine ecology and the coefficient of association: a plea in behalf of quantitative biology. *Journ. Ecol.*, v. 8, № 1.
- Monk C. D. 1965. Southern mixed hardwood forests of northcentral Florida. *Ecol. Monogr.*, v. 35, № 4.
- Moore J. J. 1962. The Braun-Blanquet system: a reassessment. *Journ. Ecol.*, v. 50, № 3,
- Moore P. G. 1953, A test for non-randomness in plant populations. *Ann. Bot., N. S.*, v. 17, № 65.
- Morisita M. 1954. Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac., Sci. Kyushu Univ.*, ser. E, Biol, v. 1, № 4.
- Morisita M. 1957. A new method for the estimation of density by spacing method applicable to non-randomly distributed populations. *Seiro-Seitai*, v. 7.
- Morisita M. 1959a. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.*, ser. E, Biol., v. 2, № 4.
- Morisita M. 1959b. Measuring of interspecific accociation and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.*, ser. E, Biol., v. 3, № 1.

- Morisita M. 1962. Ig-index, a measure of dispersion of individuals. Res. Population Ecol., v. 4.
- Motyka J. iS. Zawadski. 1953. Badania nad lakami w dolinie Huczwy kolo Werbkowic. Ann. Univ. Marie Curie-Skladowska, sect. E, v. 8.
- Mountford M. D. 1961. On E. C. Pielou's index of non-randomness. Journ. Ecol., v. 49, № 2.
- Mountier N. S. a. J. E. Radcliffe. 1964. Problems in measuring pasture composition in the field. Part 3. An evaluation of point analysis, dry-weight analysis and tiller analysis. New Zealand Journ. Bot., v. 2, № 2.
- Nash C. B. 1950. Associations between fish species in tributaries and shore waters of western Lake Erie. Ecology, v. 31, № 4.
- Naveh Z., N. Landau, J. Putter a. D. Toledano. 1963. A comparison of several methods of determining the botanical composition of Mediterranean grassland. Israel Journ. Agric. Res., v. 13, № 2.
- Neyman J. 1939. On a new class of contagious distributions applicable in entomology and bacteriology. Ann. Mathem. Statistics, v. 10.
- Odum H. T., J. E. Cantlona. L. S. Kornicker. 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individual distribution species entropy, ecosystem evolution, and the meaning of a species-variety index. Ecology, v. 41, № 2.
- Okali D. U. U. 1966. A comparative study of the ecologically related tree species *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior*. I. The analysis of seedling distribution. Journ. Ecol., v. 54, № 1.
- Olson E. C. 1964. Morphological integration and the meaning of characters in classification systems. «Phenetic and Phylogenetic Classification». Ldn.
- Omura M. a. T. Hosokawa. 1959. On the detailed structure of corticolous community analysed on the basis of interspecific association. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., ser. E, Biol, v. 3, № 1.
- Orloci L. 1966. Geometric models in ecology. I. The theory and application of some ordination methods. Journ. Ecol., v. 54, № 1.
- Orpurt P. A. a. J. T. Curtis. 1957. Soil microfungi in relation to the prairie continuum in Wisconsin. Ecology, v. 38, № 4.
- Pandeya S. C. 1961. On some new concept in phytosociological studies of grasslands. II. Community coefficient (F×C) ICC. Joun. Indian Bot. Soc., v. 40, № 2.
- Pearsall W. H. 1924. The statistical analysis of vegetation: a criticism of the concept and method of the Upsala school. Journ. Ecol., v. 12, № 1.
- Penfound W. T. 1963. A modification of the point-centered quarter method for grassland analysis... Ecology, v. 44, № 1.
- Pfeiffer H. 1954. Uber den Treue-Begriff in der Pflanzensoziologie und ein Verfahren zu seiner objektiven Bestimmung. Phytion. Ann. rei bot., v. 5, fasc. 3.
- Philip J. R. 1965. The distribution of foliage density with foliage angle estimated from inclined point quadrat observations. Australian Journ. Bot., v. 13, № 2.
- Phillips M.E. 1954. Studies in the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth. II. Competition and dispersion. Joun. Ecol., v. 42, № 1.
- Pielou E. C. 1957. The effect of quadrat size on the estimation of the parameters of Neyman's and Thomas's distributions. Journ. Ecol., v. 45, № 1.

- Pielou E. C. 1959. The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. *Journ. Ecol.*, v. 47, № 3.
- Pielou E. C. 1961. Segregation and symmetry in two-species population as studies by nearest-neighbour relationships. *Journ. Ecol.*, v. 49, № 2.
- Pielou E. C. 1964. The spatial pattern of two-phase patchworks of vegetation. *Biometrics*, v. 20, № 1.
- Pielou E. C. 1965. The concept of randomness in the patterns of mosaics. *Biometrics*, v. 21, № 4.
- Pignatti S. e F. Mengarda. 1962. Un nuovo procedimento per l'elaborazione delle tabelle fitosociologiche. *Acad. Nat. dei Lincei, Rendiconti della classe di sci. fisiche, matem. e natur.*, ser. 8, v. 32, № 2.
- Poore M. E. D. 1955. The use of phytosociological methods in ecological investigations. I. The Braun-Blanquet system. *Journ. Ecol.*, v. 43, № 1.
- Poore M. E. D. 1962. The method of successive approximation in descriptive ecology. *Adv. Ecol. Res.*, v. 1.
- Poore M. E. D. 1964. Integration in the plant community. *British Ecol. Soc. Jubilee Symp.* London, 1963.
- Precsenyi S. 1957. The correlation between ground-cover and vegetation yield. *Portugaliae Acta Biol. (B)*, v. VI, № 1.
- Precsenyi I. 1959. Contributions a la question de l'estimation du rendement des plantes. *Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae*, t. 5, fasc. 3–4.
- Precsenyi I. 1964. A note on the problem of homogeneity. *Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae*, t. 10, fasc. 1–2.
- Preston F. W. 1948. The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, v. 29, № 3.
- Proctor J. R., W. R., Kendrick. 1963. Unequal weighting in numerical taxonomy. *Nature*, v. 197, № 4868.
- Quenouille M. H. 1949. A relation between the logarithmic, Poisson and negative binomial distribution. *Biometrics*, v. 5, № 2.
- Raabe E. W. 1952. Über den «Affinitätswert» in der Pflanzensoziologie. *Vegetatio*, v. 4, fasc. 1.
- Radcliffe J. E. a. N.S. Mountier. 1964. Problems in measuring pasture composition in the field. Part. I. Discussion of general problems and some considerations of the point method. *New Zealand Journ. Bot.*, v. 2, № 1.
- Ramsay D. 1964. An analysis of Nigerian savanna. II. An alternative method of analysis and its application to the Gombe sandstone vegetation. *Journ. Ecol.*, v. 52, № 3.
- Ramsay D. a. P. N. De Leeuw. 1964. An analysis of Nigerian savanna. I. The survey area and the vegetation developed over Bima sandstone. *Journ. Ecol.*, v. 52, № 2.
- Ramsay D. a. P. N. De Leeuw. 1965. An analysis of Nigerian savanna. IV. Ordination of vegetation developed on different parent materials. *Journ. Ecol.*, v. 53, № 3.
- Raunkiaer C. 1918. Recherches statistiques sur les formations vegetales. *Biol. Meddelelser*, v. 1, № 3.
- Regel K. 1921. Statistische und phisionomische Studien an Wiesen. *Acta commen. Univ. Dorpatensis*, ser. A, v. 1.

- Renkonen O. 1938. Statistisch-okologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. *Acta Zool. Soc. Zool.-Bot. Fennicae «Vanamo»*, t. 6, № 1.
- Rice E. L. a. R. W. Kelling. 1955. The species-area curve. *Ecology*, v. 36, № 1.
- Rice E. L. a. W. T. Penfound. 1955. An evaluation of the variable radius and pairs-tree methods in the blackjackpost oak forest. *Ecology*, v. 36, № 2.
- Rice E. L. a. W. T. Penfound. 1959. The upland forests of Oklahoma. *Ecology*, v. 40, № 4.
- Robinson P. 1954. The distribution of plant populations. *Ann. Botany, N. S.* v. 18, № 69.
- Robinson P. 1955. The estimation of ground cover by the point quadrat method. *Ann. Bot., N. S.*, v. 19, № 73.
- Rohlf F. J. a. R. R. Sokal. 1965. Coefficients of correlation and distance in numerical taxonomy. *Univ. of Kansas Sci. Bull.*, v. 45, № 1.
- Roux P. W. 1963. The descending-point method of vegetation survey. A point-sampling method for the measurement of semi-open grasslands and karoo vegetation in South Africa. *South. Africa Journ. Agric. Sci.*, v. 6, № 2.
- Rundfeldt H. 1964. Möglichkeiten und Grenzen der Biometrik in der biologischen Forschung. *Biol. Zentralbl*, Bd. 83, H. 1.
- Ruzicka M. 1958. Anwendung mathematisch-statistischer Methoden in der Geo-botanik. (Synthetische Bearbeitung von Aufnahmen). *Biologia, Roc.* 13, № 9.
- Ruzicka M. 1961. Flechten-Kieferwald auf den Flugsanden der Tiefebene Zahorska Nizina. *Biologia*, t. XVI, № 12.
- Segadas-Vianna F. 1951. A phytosociological and ecological study of cattail stands in Oakland County, Michigan. *Journ. Ecology*, v. 39, № 2.
- Shanks R. E. 1953. Biased forest stand estimates due to sample size. *Science*, v. 118, № 3077.
- Shoop M. C. a. E. H. McIlvain 1963. The micro-unit forage inventory method. *Journ. Range Manag.* v. 16, № 4.
- Simon T. 1965. Über die Seslerietum rigidae-Assoziationen in Siebenburgen. *Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae*, t. 11, fasc. 1–2.
- Simpson E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, v. 163. № 4148.
- Singh B.N. a. K. Das. 1939. Percentage frequency and quadrat size in analytical studies of weed flora. *Journ. Ecol.*, v. 27, № 1.
- Sixtl F. a. K. Wendler. 1964. Der Zusammenhang zwischen multidimensionalem Skalieren und Faktorenanalyse. *Biometr. Zeitschr.*, Bd. 6, H. 4.
- Smith A. D. 1944. A study of the reliability of range vegetation estimates. *Ecology*, v. 25, № 4.
- Sokal R. R. a. C. D. Michener. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, v. 38, № 2.
- Sørensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. skrifter*, Bd. V, № 4.
- Svedberg T. 1922. Ett bidrag till de statistiska metodernas användning inom vaxt-biologien. *Svensk Botanisk Tidskrift*, v. 16.
- Swan J. M. A. a. R. L. Dix. 1966. The phytosociological structure of upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. *Journ. Ecol.*, v. 54, № 1.

- Tagawa H. 1965. A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, southwest Japan. II. Distributional pattern and succession. *Jap. Journ. Bot.*, v. 19, № 1.
- Tarwid K. 1960. Szacowanie zbiezności i niez ekologicznych gatunków droga oceny prawdopodobieństwa spotykania się ich w polowach. *Ekol. Polska*, ser. B., v. 6, № 2.
- Thomas M. 1949. A generalization of Poisson's binomial limit for use in ecology. *Biometrika*, v. 36, part I–II.
- Thompson H. R. 1958. The statistical study of plant distribution patterns using a grid of quadrats. *Australian Journ. Bot.*, v. 6, № 4.
- Thomson G. W. 1952. Measures of plant aggregation based on contagious distribution. *Contrib. Labor. Vertebrate Biol.*, № 53.
- Thurstone L. L. 1947. *Multiple factor analysis*. Chicago.
- Tiwari D. K., J. A. Jacobs, S. G. Garmer. 1963. Statistical technique for correcting botanical or floristic estimates in pasture research. *Agron. Journ.*, v. 55, № 3.
- Traczyk T. 1960. Badania nad strefą przejścia zbiorowisk leśnych. *Ecol. Polska*, ser. A, v. 8, № 5.
- Tuomikoski R. 1942. Untersuchungen über die Untervegetation der Bruchmoore in Ostfinland. I. Zur Methodik der pflanzensoziologischen Systematik. *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fennicae «Vanamo»*, t. 17.
- Vogi R. J. 1966. Vegetational continuum. *Science*, v. 152, № 3721.
- de Vries D. M. 1954. Constellation of frequent herbage plants, based on their correlation in occurrence. *Vegetatio*, v. V–VI.
- Watson L., W. T. Williams, G. N. Lance. 1966. Angiosperm taxonomy, a comparative study of some novel numerical techniques. *Journ. Linnean Soc. London (Botany)*, v. 59, № 380.
- Weber E. 1957. *Grundriss der biologischen Statistik*. Aufl. 3. Jena.
- Whitford P. B. 1949. Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth. *Ecology*, v. 30, № 2.
- Whitman W. C. a. E. I. Siggeirsson. 1954. Comparison of line interception and point contact methods in the analysis of mixed grass range vegetation. *Ecology*, v. 35, № 4.
- Whittaker R. H. 1952. A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, v. 22, № 1.
- Whittaker R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, v. 26, № 1.
- Whittaker R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, v. 30, № 3.
- Whittaker R. H. 1962. Classification of natural communities. *Bot. Rev.*, v. 28, № 1.
- Whittaker R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, v. 147, № 3655.
- Whittaker R. H., W. A. Niering. 1965. Vegetation of the Santa Catalina mountains, Arizona: a gradient analysis of south slope. *Ecology*, v. 46, № 4.
- Wiegert R. G. 1962. The selection of an optimum quadrat size for sampling the standing crop of grasses and forbs. *Ecology*, v. 43, № 1.
- Williams C. B. 1944. Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems. *Journ. Ecol.*, v. 32, № 1.

- Williams C. B. 1949. Jaccard's generic coefficient and coefficient of floral community, in relation to the logarithmic series and the index of diversity. *Ann. Bot., N. S.*, v. 13, № 49.
- Williams C. B. 1954. The statistical outlook in relation to ecology. *Journ. Ecol.*, v. 42, № 1.
- Williams C. B. 1964. Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology, Ldn–N.Y.
- Williams W. T., M. B., Dale, P. Macnaughton-Smith. 1964. An objective method of weighting in similarity analysis. *Nature*, v. 201, № 4917.
- Williams W. T. a. J. M. Lambert. 1959. Multivariate methods in plant ecology. I. Association-analysis in plant communities. *Journ. Ecol.*, v. 47, № 1.
- Williams W. T., a. J. M. Lambert. 1961. Multivariate methods in plant ecology. III. Inverse association-analysis. *Journ. Ecol.*, v. 49, № 3.
- Williams W. T. a. G. N. Lance. 1965. Logic of computer-based intrinsic classification. *Nature*, v. 207, № 4993.
- Wilson J.W. 1959. Analysis of the spatial distribution of foliage by two-dimensional point quadrats. *New Phytologist*, v. 58, № 1.
- Wilson J. W. 1960. Inclined point quadrats. *New Phytologist*, v. 59, № 1.
- Wilson J.W. 1963. Errors resulting from thickness of point quadrats. *Australian Journ. Bot.*, v. 11, № 2.
- Winkworth R. E., D. W. Goodall. 1962. A crosswire sighting tube for point quadrat analysis. *Ecology*, v. 43, № 2.
- Winkworth R. E., R. A. Perrya. C. O. Rossetti. 1962. A comparison of methods of estimating plant cover in arid grassland community. *Journ. Range Maena*, v. 15, № 4.
- Wirth, M., G. F. Estabrook, D. J. Rogers. 1966. A graph theory model for systematic biology, with an example for the Oncidiinae (Orchidaceae). *Systematic Zool.*, v. 15, № 1.
- Yarranton G. A. 1966. A plotless method of sampling vegetation. *Journ. Ecol.*, v. 54, № 1.
- Zolyomi B. 1963. Synökologische Untersuchung einer basiphil-kalziphilien Inbi cator-Waldpflanzen (*Lithospermum purpureo-coeruleum*). *Acta Bot. Acad. Sep. Hungaricae*, t. 9, fasc. 3–4.