

## МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 51 (018) 576.16 : 581.521.4

В. С. Ипатов, Ю. И. Самойлов, Т. Н. Тархова

### ДУСТОРОННИЙ КОЭФФИЦИЕНТ МЕЖВИДОВОЙ СОПРЯЖЕННОСТИ

V. S. IPATOV, YU. I. SAMOYLOV, T. N. TARKHOVA.  
THE DUPLEX COEFFICIENT OF SPECIFIC CORRELATION

Предложен коэффициент межвидовой сопряженности, при расчете которого не принимает участие клетка  $d$  (число площадок, на которых отсутствуют оба вида) в четырехпольной таблице. Приводятся формулы критерия хи-квадрат для проверки достоверности коэффициента. Показаны некоторые его особенности.

В фитоценологических исследованиях широко используются коэффициенты сопряженности. Особенно популярны два из них — редуцированный коэффициент корреляции и коэффициент Коула. Их свойства и специфические особенности показаны в ряде работ (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Миркин, Денисова, 1970). Главная задача, которую исследователи пытаются разрешить с помощью коэффициентов корреляции, выявление видов, положительно сопряженных друг с другом, и с другой стороны, отрицательно сопряженных видов. В дальнейшем это служит основой для выделения экологических групп видов, видов-индикаторов и т. п. Каждый из коэффициентов имеет свою сферу приложения, условия, при которых он наилучшим образом позволяет решать поставленные задачи.

При эколого-фитоценологических исследованиях и редуцированный коэффициент корреляции, и коэффициент Коула имеют два главных недостатка. Первый, неоднократно отмечавшийся в литературе (Bray, 1956; Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Миркин и др., 1970), состоит в том, что на их значение влияет заполненность клетки  $d$ , т. е. число случаев совместного отсутствия видов, сопряженность которых выясняется. Если  $d$  мало, а это неизбежно при высоком постоянстве хотя бы одного вида из пары, коэффициенты показывают слабую связь. Простое расширение выборки за пределы экологического ареала видов (например, присоединение к луговым описаниям описаний болот) автоматически приведет к резкому возрастанию положительных сопряженностей. Это свойство меньше сказывается при региональных исследованиях, когда экологический диапазон выборки задается заранее, но крайне нежелательно при детальном изучении отдельных сообществ или ассоциаций в узкой амплитуде условий. Вторым недостатком — это усредненность получаемых значений сопряженности, невозможность различить сопряженность вида  $A$  по виду  $B$  и  $B$  по  $A$ . В действительности же при неравной встречаемости видов и сопряженности, отличной от  $-1$ , виды не могут быть сопряжены друг с другом одинаково.

Из сказанного следует, что желательно иметь коэффициент межвидовой сопряженности, свободный от этих недостатков. Коэффициенты, вычисляемые без учета клетки  $d$ , предлагались рядом исследователей (Iversen, 1954; Bray, 1956; Fager, 1957), однако оставалось невыполненным второе важное условие — двусторонность коэффициента, показывающая отношение вида  $A$  к виду  $B$  и  $B$  к  $A$ . Таким свойством обладает индекс Л. Дайса (Dice, 1945), но он неудобен, во-первых, тем, что изменяется от 0 до 1 и не позволяет разделить сопряженность на отрицательную и положительную, а во-вторых, для этого индекса (как и для соответствующего ему коэффициента Р. Брея) не предложено критерия существенности.

Нами в лаборатории геоботаники Биологического института Ленинградского университета сделана попытка построить и использовать коэффициент сопряженности, отвечающий перечисленным условиям (коэффициент двусторонней сопряженности  $ДС$ ). В основу вычисления положена таблица  $2 \times 2$ , но частота  $d$  не принимается во внимание.

Для построения  $ДС$  определим максимально возможные значения частот  $a$ ,  $b$  и  $c$  при найденных величинах  $(a+b)$  и  $(a+c)$ ; обозначим  $a_{\max} = k$ , где  $k$  — меньшая из сумм  $(a+b)$  и  $(a+c)$ , т. е. частота встреч вида  $c$  меньшей встречаемостью. Очевидно,  $b_{\max} = a+b$ ,  $c_{\max} = a+c$ . При построении  $ДС$  исходим из частот присутствия и отсутствия одного вида в присутствии другого. Рассмотрим в общем виде формулы  $ДС_{A/B}$  и  $ДС_{B/A}$ .

		A		
		+	—	
B	+	a	b	a + b
	—	c	d	
		a + c		

1)  $ДС_{A/B}$ . Условно назовем  $\frac{a}{k}$  «притяжением», а  $\frac{c}{c_{\max}} = \frac{c}{a+c}$  — «отталкиванием». Тогда сопряженность вида  $A$  и  $B$  выразится разностью этих величин:  $ДС_{A/B} = \frac{a}{k} - \frac{c}{a+c}$ .

2)  $ДС_{B/A} = \frac{a}{k} - \frac{b}{a+b}$  — «притяжение»;  $\frac{b}{b_{\max}} = \frac{b}{a+b}$  — «отталкивание».

$$ДС_{B/A} = \frac{a}{k} - \frac{b}{a+b}.$$

Значение  $k$  зависит от построения таблицы  $2 \times 2$ . При  $k = a+b$

$$ДС_{A/B} = \frac{a}{a+b} - \frac{c}{a+c} = \frac{a^2 - bc}{(a+b)(a+c)}, \quad (1)$$

$$ДС_{B/A} = \frac{a}{a+b} - \frac{b}{a+b} = \frac{a-b}{a+b}. \quad (2)$$

При  $k = a+c$

$$ДС_{A/B} = \frac{a}{a+c} - \frac{c}{a+c} = \frac{a-c}{a+c}, \quad (3)$$

$$ДС_{B/A} = \frac{a}{a+c} - \frac{b}{a+b} = \frac{a^2 - bc}{(a+c)(a+b)}. \quad (4)$$

Очевидно, что для одной и той же пары видов (1) и (4), (2) и (3) являются одними и теми же коэффициентами, поэтому при расчетах удобнее всегда пользоваться постоянной схемой. Например, удобно, чтобы всегда выполнялось неравенство  $(a+b) < (a+c)$ .

Коэффициент, показывающий сопряженность вида, имеющего меньшую встречаемость, с видом, встречаемость которого выше ( $ДС_{A/B} = \frac{a-b}{a+b}$ ), представляет собой «трансформированный коэффициент Дайса», предложенный Б. М. Миркиным с сотрудниками (1972).

Достоверность двустороннего коэффициента сопряженности мы предлагаем устанавливать при помощи критерия хи-квадрат; при этом формулы и значения хи-квадрат для сопряженностей  $A$  по  $B$  и  $B$  по  $A$  различаются. Рассмотрим оба случая, считая, что всегда  $(a+b) < (a+c)$ .

1)  $DC_{A/B}$ . Обозначим теоретические частоты  $a'$  и  $c'$ .<sup>1</sup> Нулевая гипотеза сводится к отсутствию связи, что предполагает  $\frac{a'}{c'} = \frac{a}{c}$ ; тогда  $\chi^2 = \frac{(a-rc)^2}{r(a+c)}$ , где  $r = \frac{a'}{c'}$ . При этой гипотезе  $\frac{a'}{a+b} = \frac{c'}{a+c}$ , отсюда  $\frac{a'}{c'} = \frac{a+b}{a+c} = r$ . Подставим полученное значение  $r$  в формулу и после преобразования получим:  $\chi^2 = \frac{(a^2 - bc)^2}{(a+b)(a+c)^2}$ .

2)  $DC_{B/A}$ . При нулевой гипотезе об отсутствии связи имеем

$$\frac{a'}{a+b} = \frac{b'}{a+b}; \quad \frac{a'}{b'} = \frac{a+b}{a+b} = 1 = r, \quad \chi^2 = \frac{(a-rb)^2}{r(a+b)} = \frac{(a-b)^2}{(a+b)}.$$

В обоих случаях одна степень свободы ( $df=1$ ).

Может возникнуть необходимость проверить существенность различия сопряженности  $A/B$  и  $B/A$ . О различии сопряженностей мы можем судить по соотношению частот  $b$  и  $c$ . Если сопряженности не различаются, то должно быть справедливо равенство  $b' + c' = b + c$ , а  $\frac{b'}{c'} = \frac{a+b}{a+c}$ . Исходя из этого, используем формулу  $\chi^2 = \frac{(b-rc)^2}{r(b+c)}$ , где  $r = \frac{b'}{c'} = \frac{a+b}{a+c}$ , и приходим к  $\chi^2 = \frac{a^2(b-c)^2}{(a+c)(a+b)(b+c)}$ .

Весь расчет сопряженностей сводится к следующему:

1) находим встречаемости вида  $A - (a+b)$  и вида  $B - (a+c)$  и их совместную встречаемость  $a$  (за вид  $B$  принимаем вид с меньшей встречаемостью), т. е.  $(a+b) < (a+c)$ ;

2) находим  $b = (a+b) - a$ ;  $c = (a+c) - a$ ;

3)  $DC_{A/B} = \frac{a}{a+b} - \frac{c}{a+c}$ ;  $\chi^2 = (DC_{A/B})^2 \cdot (a+b)$ ;

4)  $DC_{B/A} = \frac{a-b}{a+b}$ ;  $\chi^2 = (DC_{B/A})^2 \cdot (a+b)$ .

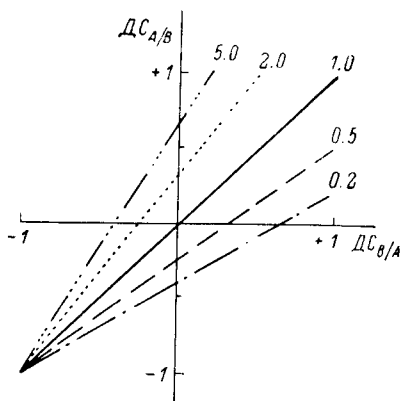
Некоторые свойства двустороннего коэффициента сопряженности показаны на рисунке. Прежде всего необходимо отметить, что оба коэффициента  $DC_{A/B}$  и  $DC_{B/A}$  могут быть равны друг другу только при равной встречаемости обоих видов ( $\frac{a+b}{a+c} = 1$ ) или при полной отрицательной сопряженности ( $DC = -1$ ). Для каждого из значений  $\frac{a+b}{a+c}$  коэффициенты  $DC_{A/B}$  и  $DC_{B/A}$  линейно связаны друг с другом. Последнее обстоятельство не свидетельствует о какой-либо ущербности этих коэффициентов, так как в соотношении  $\frac{a+b}{a+c}$  уже заключена часть информации о возможной сопряженности видов. Вид, имеющий меньшую встречаемость, всегда дает большее (алгебраически) значение коэффициента сопряженности. Эта особенность соответствует реальности, поскольку вид с большей встречаемостью в принципе не может показать по альтернативному признаку большее значение сопряженности. Здесь отражается тот факт, что данный вид обладает большей «свободой» варьирования.

Эколого-фитоценотическая интерпретация двустороннего коэффициента, как и любого иного коэффициента сопряженности, неодинакова для одних и тех же значений. Она зависит от ряда условий, при которых коэффициент получен, в частности, от размера пробных площадок, от экологического диапазона выборки, от ценологических условий и тому подобного.

<sup>1</sup> Клетка  $b$  хотя и принимает участие в построении коэффициента (1), но ее значение входит лишь в виде компонента краевой суммы  $(a+b)$ . Обе же краевые суммы  $(a+b)$  и  $(a+c)$  являются заданными, фиксированными, поэтому нет необходимости находить теоретическую частоту  $b_1$  и вводить ее в формулу  $\chi^2$ .

Рассмотрим ряд примеров, демонстрирующих некоторые возможности и особенности двустороннего коэффициента. Для большей наглядности примеры подобраны из числа «знакомых» видов, некоторые эколого-фитоценоотические особенности которых были нами установлены ранее иными, прямыми способами.

В табл. 1 (а—з) показаны результаты вычисления коэффициентов сопряженности для ряда луговых видов. Сравним полученные данные. При расчете сопряженностей пырея ползучего *Elytrigia repens*,<sup>1</sup> костра безостого *Zerna inermis* и герани луговой *Geranium pratense* (а, б, в) коэффициент Коула не показал достоверной связи, а двусторонний коэффициент показал положительную сопряженность всех трех видов. Пырей и костер — длиннокорневищные аллювиофильные злаки, имеющие в условиях прирусловой зоны поймы примерно одинаковую амплитуду по увлажнению (вообще пырей значительно более широкоамплитуден, но оба могут считаться мезофитами). Поскольку материалы собраны в условиях слабого варьирования увлажнения, эти виды проявляют себя



Зависимость  $DC_{A/B}$  и  $DC_{B/A}$  при разных соотношениях встречаемости видов  $A$  и  $B$ .  
0.2, 0.5, 1.0, 2.0, 5.0 — отношение встречаемости видов  $A$  к  $B$ .

одинаково, их связь положительная, довольно тесная и симметричная. Герань луговая — тоже эумезофит, часто участвующий в пойменных кустовниках, но менее выносливый к аллювиальности. За счет этого на участке ее встречаемость ниже и влияние на костер и пырей слабее (на площадках с наилком мощностью более 4.5 см герань не конкурирует с этими злаками).

Амплитуда овсяницы красной *Festuca rubra* по увлажнению весьма широка и примерно равна амплитуде тысячелистника *Achillea millefolium* (г), благодаря чему эти виды обычно сопутствуют друг другу ( $DC_{A/F} = +0.70$ ;  $DC_{F/A} = +0.76$ ). На высоких супесчаных и песчаных прирусловых местообитаниях к овсянице красной часто примешивается щавель стержнекорневой *Rumex thyrsiflorus* (д), отличающийся большей выносливостью к палкам. Возможно, это неравенство амплитуд по аллювиальности и отражено в неравенстве сопряженности по двустороннему коэффициенту: связь овсяницы со щавелем сильнее (+0.80), чем обратная (+0.71). Коэффициент же Коула показал в двух последних случаях отрицательную связь (−0.18 и −0.64), не соответствующую высокой совместной встречаемости видов.

Амплитуды овсяницы красной и вероники длиннолистной *Veronica longifolia* (е) перекрываются незначительно: амплитуда вероники узка и сдвинута в сторону сырых местообитаний (вид встречается и в канареечниковых сообществах). В результате сопряженность вероники с овсяницей оказалась высокой (+0.75), а овсяницы с вероникой — не отличающейся от нуля. По Коулу, обнаружена слабая положительная связь.

И наконец, последние две пары: щучка *Deschampsia caespitosa* — тимopheевка *Phleum pratense* и щучка—мышинный горошек *Vicia cracca* (ж, з). На участке, где собран материал, щучка находится вне своего фитоценоотического оптимума и встречаемость ее невысока. Естественно ожидать, что такой оксифильный вид будет отрицательно связан с мезофитами достаточно богатых нейтральных почв — тимopheевкой и мышинным горошком. Это и показал двусторонний коэффициент. «Отталкивание» этих видов

<sup>1</sup> Латинские названия видов даны по П. Ф. Маевскому (1964).

ТАБЛИЦА 4

Сопряженность между луговыми видами

а	1		б	1		в	2		г	4		
	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-	
2	+	248	60	278	+	172	48	220	+	262	36	298
	-	66	17	83	-	106	35	141	-	57	6	63
		284	77	361		278	83	361		319	42	361
	C = -0,14		C = -0,07		C = +0,05		C = +0,05		C = -0,18			
	ДС <sub>1,1</sub> = +0,55		ДС <sub>1,3</sub> = +0,38		ДС <sub>2,3</sub> = +0,40		ДС <sub>3,2</sub> = +0,56		ДС <sub>4,5</sub> = +0,70			
	ДС <sub>3,1</sub> = +0,57		ДС <sub>9,1</sub> = +0,55						ДС <sub>5,4</sub> = +0,76			

д	6		е	5		ж	8		з	10		
	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-	
5	+	268	30	298	+	19	52	71	+	20	51	71
	-	61	2	63	-	102	188	290	-	55	235	290
		329	32	361		121	240	361		75	286	361
	C = -0,64		C = +0,27		C = -0,20		C = -0,20		C = +0,09			
	ДС <sub>6,5</sub> = +0,71		ДС <sub>5,7</sub> = +0,08		ДС <sub>8,9</sub> = -0,57		ДС <sub>8,9</sub> = -0,57		ДС <sub>10,9</sub> = -0,45			
	ДС <sub>5,6</sub> = +0,80		ДС <sub>7,5</sub> = +0,75		ДС <sub>9,8</sub> = -0,46		ДС <sub>9,8</sub> = -0,46		ДС <sub>9,10</sub> = -0,41			

Примечание. С — коэффициент сопряженности Коула, ДС — двусторонний коэффициент сопряженности, достоверные значения подчеркнуты; виды: 1 — *Elytrigia repens*; 2 — *Zerna inermis*; 3 — *Geranium pratense*; 4 — *Achillea millefolium*; 5 — *Festuca rubra*; 6 — *Rumex thyristorus*; 7 — *Veronica longifolia*; 8 — *Phleum pratense*; 9 — *Deschampsia caespitosa*; 10 — *Vicia cracca*.

примерно симметрично. Коэффициент Коула для последней пары (щучка мышиный горошек) оказался положительным (!).

Рассмотрим теперь расхождения в показаниях коэффициентов сопряженности на примере шести видов мхов (табл. 2). Проведенными ранее исследованиями показано, что из этих видов *Pleurozium schreberi* обладает наиболее широкой экологической амплитудой и потому чаще других встречается в моховых синузиях лесов, сочетаясь с разными видами мхов. Это отражают все коэффициенты, свидетельствующие о положительной сопряженности *P. schreberi* и остальных зеленых мхов. В то же время ДС позволяет выявить интересную деталь: положительную связь *Pleurozium schreberi* (1) и *Sphagnum girgensohnii* (6) ( $ДС_{61} = +0.46$ ). На площадках в 1—5 м<sup>2</sup>, с помощью которых получены приведенные коэффициенты, эти виды действительно могут тесно контактировать друг с другом, что объясняется локальными перепадами увлажнения вследствие зависания подстилки в местах с более густой корневой сетью деревьев и кустарничков (Ипа-

ТАБЛИЦА 2  
Сопряженность между мхами  
А

<i>n</i>	321	178	51	90	208	147
<i>y</i> \ <i>x</i>	1	2	3	4	5	6
1. <i>Pleurozium schreberi</i>	1	+0.48	—	+0.25	+0.50	—
2. <i>Hylocomium splendens</i>	+0.90	1	—	—	—	-0.30
3. <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	+0.80	+0.65	1	—	—	-0.33
4. <i>Dicranum scoparium</i>	-0.96	+0.44	—	1	—	-0.24
5. <i>Dicranum polysetum</i>	+0.82	—	-0.31	-0.27	1	-0.34
6. <i>Sphagnum girgensohnii</i>	+0.46	+0.24	-0.55	-0.39	-0.22	1

Б

<i>r</i> \ <i>C</i>	1	2	3	4	5	6
1. <i>Pleurozium schreberi</i>	1	+0.62	—	+0.83	+0.32	-0.67
2. <i>Hylocomium splendens</i>	+0.24	1	+0.66	+0.47	—	—
3. <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	—	+0.27	1	+0.40	—	—
4. <i>Dicranum scoparium</i>	+0.19	+0.27	+0.28	1	—	—
5. <i>Dicranum polysetum</i>	+0.14	—	—	—	1	-0.31
6. <i>Sphagnum girgensohnii</i>	-0.33	—	—	—	-0.28	1

Примечание. А — двусторонний коэффициент (ДС) видов *y* по *x*; Б — в верхней правой части коэффициент Коула (*C*), в нижней левой части редуцированный коэффициент корреляции (*r*); *n* — встречаемость видов; прочерк (—) — коэффициенты достоверно не отличаются от 0.

тов, Аверинцева, 1967). Расчеты  $ДС$  для площадок в  $0.1 \text{ м}^2$ , на которых условия более выровнены, подтверждает это — связь оказывается отрицательной ( $ДС_{\phi_1} = -0.67$ ). Что же касается сопряженности *Sph. girgensohnii* с прочими зелеными мхами, то  $ДС$  четко показывает отрицательные зависимости, а  $r$  и  $c$  дают неопределенную информацию (большинство значений недостоверно).

Группа *Hylocomium splendens* — *Rhytidiadelphus triquetrus* — *Dicranum scoparium* Hedw. по результатам вычисления  $r$  и  $C$  имеет положительные связи, причем первый и третий виды положительно коррелируют с *Pleurozium schreberi*. Однако экологические данные свидетельствуют о неполном совпадении их амплитуд. В частности, *Rh. triquetrus* тяготеет к более богатым местообитаниям и этим отличен не только от *P. schreberi*, но и от остальных мхов группы. Данную особенность и отражает  $ДС$ . Двусторонний коэффициент позволяет вычленил также *Dicranum scoparium* — вид с более узкой при сравнении с *P. schreberi* и *H. splendens* амплитудой по увлажнению.

Экологическая специфика *Dicranum polysetum*, как вида сравнительно влаголюбивого, гораздо яснее отражается с помощью  $ДС$  (на площадках в  $0.1 \text{ м}^2$  уже оба значения  $ДС$  достоверно отрицательны). Как видно из табл. 2, Б, коэффициенты  $r$  и  $C$  не дают в этом случае определенных результатов (значимо не отличаются от нуля).

Таким образом, первая предварительная апробация показывает, что двусторонний коэффициент сопряженности может быть использован и по крайней мере в ряде случаев имеет некоторые преимущества. Коэффициент дает характеристики видов, которые хорошо согласуются с имеющимися о них сведениями и дополняют их. Он может быть использован для изучения связи между видами и их сравнительной экологии. Двусторонний коэффициент неплохо отражает различия в «прямой» и «обратной» связях между видами. При определенной организации материала он может характеризовать каждый из видов с двух сторон: 1) зависимость изучаемого вида от других и 2) влияние этого вида на прочие виды. Ни один из применявшихся ранее односторонних усредненных коэффициентов не обеспечивает подобную характеристику. С помощью двухсторонней характеристики видов достигается более детальная и четкая разбивка их на плеяды. Кроме того, коэффициент позволяет выявить связь между видами и в тех случаях, когда другие коэффициенты ее не показывают, а матрица  $2 \times 2$  явно свидетельствует о наличии зависимости. Но, конечно, новый коэффициент не может заменить редуцированный коэффициент корреляции, особенно в тех случаях, когда экологическая специфика клетки  $d$  отсутствует. Редуцированный коэффициент необходим, например, при изучении сопряженности двух различных признаков одних и тех же объектов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Васильевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Грей-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Ипатов В. С., С. Г. Аверинцева. (1967). Об условиях произрастания сфагнов и зеленых мхов в заболоченных ельниках. Докл. Высш. школы. Биол. науки, 3. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Миркин Б. М., А. В. Денисова. (1970). Случай неправильного использования формулы Брауэ и Пирсона для расчета межвидовой сопряженности. Бот. ж., 55, 1. — Миркин Б. М., А. В. Денисова, В. А. Гаврилова. (1970). Об экологической, биологической и фитоценотической интерпретации межвидовых сопряженностей. Булл. МОИП, отд. биол., 75, 2. — Миркин Б. М., Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. (1972). Новый коэффициент межвидовой сопряженности, удобный для классификации пойменных лугов (трансформированный коэффициент Дайса, ТКД). Тез. докл. I Всес. конф.: Растительность речных пойм, Уфа. — Брау J. R. (1956). A study of mutual occurrence of plant species. Ecology, 37, 1. — Dice L. R. (1945). Measures of the amount of ecologic association between species. Ecology, 26, 3. — Fager E. W. (1957). Determination and analysis of recurrent groups. Ecology, 38, 4. — Iversen J. (1954). Über die Korrelationen zwischen den Pflanzenarten in einem grünlandischen Talgebiet. Vegetatio, 5—6.

Ленинградский  
государственный университет.

Получено 25 IV 1973.