

БОТАНИКА

В. С. Ипатов, Т. Н. Тархова,
С. Г. Заверюха

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ СРЕДЫ В ПРЕДЕЛАХ МИКРОГРУППИРОВОК
И НЕКОТОРЫЕ ТРЕБОВАНИЯ ЕЕ УЧЕТА**

Большинство признаков (если не все) отдельного растения колеблются в зависимости от условий его существования. Вместе с тем оно сохраняет способность нормально развиваться и плодоносить в широкой амплитуде условий среды.

Растения одного происхождения по численному выражению одних и тех же признаков неодинаковы при сходных условиях, а изменчивость организмов в пределах такой совокупности увеличивается с возрастом неоднородности среды. Вариабильность растений разных видов также различна.

Наряду с этим в пределах любого участка свойства среды неодинаковы в разных точках: состояние среды зависит от количества и соотношения отдельных факторов. Поэтому естественно ожидать, что при поселении растений вариабильность среды должна, как правило, возрастать (если мы принимаем, что разные виды и разное количество растений одного вида по-разному влияют на среду).

Конечно, амплитуда колебаний и ее уровень (средние значения свойств) определяются немногими ограничивающими, ведущими факторами. Для отдельных растений это будет общий тип наследственности, для совокупности растений — наследственные особенности составляющих совокупность видов, для почв — те или иные факторы почвообразования (абиотические или биотические): режим увлажнения, почвообразующая порода, опад и т. п. И наконец, уровень амплитуды колебаний признаков участка растительного покрова определяется наследственными особенностями набора видов и ведущими факторами среды (абиотическими и биотическими). В итоге геоботаник имеет дело с объектом, постоянное свойство которого — вариабильность, и если его не учитывать, то в исследовании неизбежны ошибки и просчеты (Попов, 1960; Травников, 1961).

Целью настоящей работы явилось выяснение изменчивости некоторых свойств почвы в пределах микрогруппировки (Ярошенко, 1961), т. е. совокупности растений значительно более однородной, чем фитоценоз (при обычной практике его выделения).

Нами были выбраны в ельниках пять пятен травянисто-полукустарничкового и мохового покрова. Описание их приведено в табл. 1. Размер каждого пятна не превышает 10—20 м². Описание растительности (оценка проективного покрытия) производилось на серии площадок 0,1 м²; их было от 10 до 30 в каждом пятне (в зависимости от его размеров). Помимо абсолютного проективного покрытия определялось удельное проективное покрытие видов: проективное покрытие вида в процентах от покрытия травяно-полукустарничкового или мохового

покрова в целом (табл. 1). Пятна выделялись таким образом, что класс господства видов остается постоянным на территории всего пятна. Было выделено пятно с почти полным отсутствием трав и мхов (А), два пятна с господством черники и со слабо развитым моховым покровом (Б) и с обилием мхов, но небольшим покрытием травянисто-полукустарничкового покрова (В) и два пятна с неразвитым моховым покровом и господством кислицы (Г и Д), одно из которых на торфяной почве (Д). Пятна А и Б — в ельнике I бонитета, 43—45 лет, сомкнутость крон 0,7—0,8, состав 1ОЕ+С+Ос, с очень редким подлеском из рябины и ольхи серой и редким подростом ели и березы; В — в ельнике I—II бонитета, 45—48 лет, сомкнутость 0,6—0,5, состав 8Е 1С 1Б+Ос; Г — в ельнике II бонитета, 42—45 лет, сомкнутость крон 0,6, состав 7Е 3Б+Ос+С; древостой пятна Д имеет сомкнутость крон 0,8—0,9 состав 8Е 2Б+Ос+С, ель I бонитета, 45 лет, в подлеске рябина и крушина ломкая, встречается красная смородина.

Таблица 1

Характеристика напочвенного покрова разных пятен

	А		Б		В		Г		Д	
	Проект покрыв	Класс господ								
Травянисто-полукустарничк. покров	+		30		18		34		68	
<i>Catagrostis arundinaceae</i>										
<i>Carex canescens</i>					+	р			+	р
<i>Deschampsia flexuosa</i>					+	р				
<i>Dryopteris spinulosa</i>			5	н	2	н			+	р
<i>Fragaria vesca</i>							+	р	4	н
<i>Geranium silvaticum</i>										
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>							+	р		
<i>Lusula pilosa</i>	+		+	р	+	р			11	н
<i>Licopodium selago</i>									+	р
<i>Maianthemum bifolium</i>	+						+	р	+	р
<i>Melampyrum pratense</i>	+									
<i>Melampyrum silvaticum</i>			+	р						
<i>Oxalis acetosella</i>							33	г	58	г
<i>Paris quadrifolia</i>									+	р
<i>Pteridium aquilinum</i>			+	р						
<i>Ramischia secunda</i>							+	р		
<i>Stellaria media</i>									+	р
<i>Vaccinium myrtillus</i>			26	г	17	г	+	р	2	р
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+		+	р	2	н			+	р
<i>Veronica</i>									+	р
<i>Trientalis europaea</i>	+						+	р	6	н
Моховой покров	+		25		79		5		11	
<i>Dicranum scoparium</i>			+	р					+	р
<i>Dicranum polysetum</i>			6	н	4	н				
<i>Hylocomium splendens</i>					15	н				
<i>Pleurozium Schreberi</i>			6	н	56	с			+	р
<i>Rhodobrium roseum</i>					+				+	р
<i>Rhytidiadelphus triquetris</i>					2	р				
Прочие	+		13	г	4	н	5	г	11	г

Классы господства: г — господствующие (66—100% удельное покрытие); с — согосподствующие (33—66% удельное покрытие); н — наполнители (5—33% удельное покрытие); р — редкие (до 5% удельное покрытие); плюс — проективное покрытие до 1%.

Характеристика почв

(N, P₂O₅ и K₂O, доступные для питания растений (в мг на 100 г почвы); потеря

Признаки	А (n=5)					Б (n=7)					\bar{x}	s
	\bar{x}	s	v	p	Колич.	\bar{x}	s	v	p	Колич.		
A ₀												
Мощность, см	3,3	0,45	14	6,1	3—4	3,4	0,53	15,5	5,9	3—4	4,2	1,8
N	80,3	4,6	5,5	2,6	72,7—85	57,8	6	10,3	3,9	50—66	57,7	9,9
P ₂ O ₅	55,3	7,1	12,8	5,8	47,5—66,5	45	9,4	21	7,9	32—57	69,4	13,5
K ₂ O	114,5	21,5	18,8	8,4	83—142	106	38,1	35,9	13,5	57—158	221	69,2
pH	3,6	0,21	5,8	2,6	3,3—3,8	3,2	0,12	3,7	1,4	3—3,4	34,4	0,43
Потеря от прокалив.	72,8	7,9	11	4,8	62—80	76	9,8	12,9	4,9	63—87	85	10,5
A ₁ A ₂												
Мощность, см	12,2	1,4	11,3	5,1	10,5—13,5	10,2	0,7	6,4	2,5	9—12		
N	112	1,6	13,2	6,4	9,9—13,7	6,7	0,4	6,2	2,3	6,1—7,4		
P ₂ O ₅	23,4	12,4	53	23,8	9,6—36,5	14,5	13,9	96	36	2—45		
K ₂ O	13,1	3	22,8	10,2	9,4—17	12,5	3,8	30,2	11,4	10—17		
pH	3,4	0,2	5,8	2,6	3,2— 3,7	4,9	0,6	12,4	4,7	4,4—5,3		
Потеря от прокалив.	5,1	1,02	20	8,9	3,6— 6,4	4,4	0,3	6,8	2,5	4—4,9		
A ₂												
Мощность, см											9,3	5,2
N												
P ₂ O ₅												
K ₂ O												
pH											3,6	0,9
Потеря от прокалив.											2,6	0,3
B ₁												
Мощность, см	10,3	2,65	25,8	11,4	7,5—13,5	14,6	2,5	16,9	6,4	12—20	15	12,8
N												
P ₂ O ₅												
K ₂ O												
pH	3,9	0,17	4,4	1,94	3,8— 4,2	5,1	0,17	3,3	1,3	4,9—5,3	4,1	0,2
Потеря от прокалив.	5,2	0,56	10,8	4,7	4,4— 5,8	3,5	0,61	17,4	6,6	2,6—4,4	10,9	7,4

В каждом пятне в 5—7 местах выкопаны ямы и сделано описание почвенного профиля по генетическим горизонтам. Из всех ям произведен анализ образцов по горизонтам: 1) на содержание азота легко гидролизующихся соединений (методом Тюрина и Кононовой), 2) доступного калия (методом Пейве), 3) доступного фосфора (извлечение по Чирикову, определение с амидолом), 4) потенциометрическое определение pH солевой вытяжки, 5) содержание гумуса — потери от прокалывания в процентах от воздушно-сухой почвы. Результаты представлены в табл. 2.

Рассмотрим, как меняется в пределах пятна степень разложения подстилки, цвет горизонтов, плотность, характер перехода одного го-

Таблица 2'

исследуемых пятен

от прокаливания—в процентах от веса воздушно-сухой почвы; n —число измерений)

В ($n=6$)			Г ($n=5$)					Д ($n=6$)				
v	p	Колич.	\bar{x}	s	v	p	Колич.	\bar{x}	s	v	p	Колич.
42,6	17,4	3—8	4	0,71	17,7	8	3—5	3,1	0,38	12,1	5	2,5—3,5
17,1	7	44—71	60,2	10,3	17	7,6	47—73	60,2	9,7	16,1	6,6	47—87
19,4	7,9	53—86	17,4	5,9	33,6	15	12—25	73,6	14,2	19,3	7,9	58—99
31,3	12,7	115—288	60,4	20,6	34,2	15,2	37—86	197,3	22,2	11,2	4,6	113—281
12,6	5,1	3—3,9	3,8	0,15	4,1	1,8	3,6—4	3,5	0,5	14	5,8	3,2—3,9
12,4	5,1	69—94	52,5	10,9	20,8	9,3	40—68	94	1,9	2	0,82	91—95
		0—11	9	2	22,1	9,9	6—11	4,9	1,6	32,6	13,3	3—7,5
		4—5,8	15,1	9,8	64,4	28,7	10—33	45,4	10,6	23,4	9,5	31—59
		2,9—13,8	8	2,5	31	13,9	5,8—10,8	41,5	15	36,2	14,7	32—71
		12,8—27,5	7,1	1,2	17	7,5	5,4—8,8	94,8	29,5	31,1	12,7	58—140
		3,2—3,8	4,5	0,4	9,3	4,4	4—4,9	2,8	0,17	6	2,5	2,6—3,1
		3,7—8,7	8,2	1,3	16,1	7,6	6,2—9,6	91,3	0,94	1,03	0,42	90—93
56	25	7—18	3,3	3,5	105	47	0—8	5,7	1,03	18,1	7,4	4—7
								88,9	10,9	28	11,4	24—49
								23,5	5,5	23,2	8,8	15,8—29,2
25,6	11,4	3,4—3,8					3,9—4,8	66,6	22,4	33,6	13,7	39—96
								2,8	0,14	5,1	2,1	26—30
15,5	6,8	1,8—2,5					7,1—3,9	97	0,7	0,72	0,3	96,1—97,6
85	34,6	7—39						9,5	2,43	25,6	10,4	6,5—12,5
								40,3	12,3	32	12,5	24—54
								18,7	8,7	46,5	19,2	11—33
5,3	2,2	3,9—4,4	4,8	0,27	5,7	2,9	4,4—5,1	50,6	14,9	29,4	12	32—76
								2,8	0,1	3,6	1,4	2,6—2,9
68	27,8	2,7—24,2	3,9	0,59	15,1	6,7	3,4—4,8	98,2	0,2	0,2	0,08	97,9—98,4

ризонта в другой (резкий, постепенный и т. п.), механический состав (по Качинскому).

Все эти признаки оказались стабильными, т. е. для одного и того же горизонта во всех ямах одного пятна оценены одинаково. Исключение представляет механический состав в пятне Г: в одной из пяти ям он определен как легкий суглинок, в остальных — супесь. Возможно, единообразие оценок объясняется тем, что они производятся весьма приблизительно, с делением на малое число классов оценок, и тонкие различия не учитываются. В одном из шурфов пятна Г и в двух пятна А не обнаружено горизонта А₂, тогда как в остальных он был, а в одном шурфе пятна В не обнаружено горизонтов А₁А₂ и А₂.

Количественно выраженные показатели обнаруживают большую вариабильность, о чем свидетельствует величина коэффициента вариации ($v = \frac{s}{\bar{x}} \%$, где s — среднее квадратическое отклонение, \bar{x} — среднее арифметическое) (табл. 2).

Наиболее сильно колеблется содержание доступных для питания растений калия и фосфора. Коэффициент вариации для них доходит до нескольких десятков процентов. В меньшей мере варьирует количество гумуса (потеря от прокаливания) — лишь в нескольких случаях коэффициент вариации достигает 20%. Наиболее стабильна кислотность — коэффициент вариации рН менее 10%.

Обращает на себя внимание тот факт, что уровень вариабильности неодинаков в разных пятнах. В какой-то мере это может показывать сумма v по горизонтам. В двух верхних генетических горизонтах, т. е. основных корнеобитаемых слоях, она оказалась наименьшей в пятнах А и Д и возрастает в пятнах Б, В и Г. Видимо, это вызвано стабилизирующим действием обильного опада ели в пятне А (мертвопокровник) и субстрата в Д (торф).

Большая лабильность свойств среды, в том числе почвы, вызывает осторожное отношение к единичным измерениям. Действительно, сопоставление двух микрогруппировок по почвам, данные о которых получены на основании характеристики одной почвенной ямы, могут привести к выводу о сходстве их, когда они различны, или о их различии, когда они схожи. По единичным измерениям мы в лучшем случае можем судить лишь о порядке величин.

В настоящее время широко распространяется метод получения среднего образца, когда в 10—15 точках пробной площади берутся почвенные пробы; смешивается и анализируется этот средний образец. Очевидно предполагается, что получаемые данные являются средними арифметическими, совпадающими со средними, если бы они были получены по анализам всех 10—15 проб и потом высчитаны обычным путем.

Существенный недостаток этого метода заключается в потере информации о вариабильности среды в пределах учетной площади (теряем исходные данные для получения s). Кроме того, не имеем возможности при сравнении двух участков решить вопрос о достоверности их различия или сходства, поскольку не можем определить среднюю ошибку ($S_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$).

Эти неудобства снимаются, если идти по пути анализа серии образцов и полученные данные обрабатывать методами вариационной статистики. Но тогда катастрофически возрастает объем аналитической работы. Поэтому такой путь оправдывается в тех случаях, когда задачи исследования требуют обнаружения небольших различий, точной и полной характеристики и т. п.

Необходимо поставить вопрос, насколько можно прибегать в геоботанических исследованиях к среднему образцу. Для того чтобы правильно оценивать полученные сведения, необходимо решить, какой точностью или ошибкой можно удовлетвориться и сколько для этого необходимо брать проб для составления среднего образца. Например, в лесоводстве принято считать допустимой относительную ошибку $p = 5\%$ ($p = \frac{S_{\bar{x}}}{\bar{x}} \%$). Требуемое число проб (n) зависит от ошибки и вариабильности признака, т. е. среднего квадратического отклонения (s), а

если выразить его в процентах от \bar{x} , тогда от коэффициента вариации (v); можно приблизительно определить по формуле $n = \frac{v^2}{p^2}$ (табл. 3).

О чем говорит p ? Определив \bar{x} на основе n проб, еще нельзя считать, что действительная (генеральная) средняя для данного участка такова же. Скорее всего она на какую-то величину будет отличаться от \bar{x} , и с вероятностью 0,95 находится в пределах $\bar{x} \pm tp$ (t — нормированное отклонение). При $n=10$, $t=2,26$, при $n=15$ $t=2,15$. Таким образом, если $p=5\%$, а $n=10$, генеральная средняя с вероятностью 0,95 находится в пределах $\bar{x} \pm 11,3\%$ (от \bar{x}), а при $p=10$ $n=15$ — $\bar{x} \pm 21,5\%$ (от \bar{x}). Например, в одном среднем образце количество доступного азота определено 8,5 мг, в другом 11,2 мг. На основании предыдущих исследований выяснили, что на подобного типа участках коэффициент вариации колеблется для азота около 30%; для образования среднего

Таблица 3

Число проб (n) для образования среднего образца в зависимости от коэффициента вариации (v) и относительной ошибки (p)

p	v						
	5	10	15	20	30	40	50
При $p=10$	1	1	3	4	9	16	25
При $p=5$	1	4	9	16	36	64	100

образца взято 10 проб, поэтому, видимо, $p \approx 10\%$ (табл. 3). Следует ожидать, что генеральная средняя первого участка по азоту находится в амплитуде $8,5 \pm 1,8$ ($8,5 \pm 2,26 \cdot 0,85$), т. е. от 6,8 до 10,2, у второго $11,2 \pm 2,4$ ($11,2 \pm 2,26 \cdot 1,12$), т. е. от 8,8 до 13,6. У нас нет оснований утверждать, что почвы этих участков отличаются друг от друга по содержанию доступного азота, так как амплитуды значительно перекрываются, и разница оказывается статистически недостоверной.

В связи с этим встает вопрос, какова та разница, при которой уже можно говорить о *действительном* различии сравниваемых величин. Приблизительно мы можем ее определить следующим путем. Если допустить, что число образцов в обоих случаях одинаковое, т. е. $n_1 = n_2$, и средние квадратические отклонения тоже равны, т. е. $s_1 = s_2$, то

можно воспользоваться формулой $d = \frac{\sqrt{2} \cdot t}{\sqrt{n}} s$, где d — разница между

средними ($\bar{x}_1 - \bar{x}_2$), t — нормированное отклонение. При $n=10$ и $t=2,26$ $d=1,01 \cdot s$, при $n=15$ и $t=2,15$ $d=0,78 \cdot s$. Нам удобнее выразить разницу в процентах от большего среднего арифметического; тогда, округлив цифры, получаем $d=1 \cdot v$ ($n=10$) и $d=0,8 \cdot v$ ($n=15$).

Например, при анализе средних образцов пяти участков (по 10 проб в каждом) оказалось, что доступный фосфор содержится в одном случае в количестве 18,2 мг/100 г, в другом 19, затем 16, 20 и 22 мг/100 г. По предыдущим исследованиям известно, что на подобного типа участках коэффициент вариации для фосфора достигает максимального значения в 30%. Поскольку все предыдущие расчеты были сугубо приблизительными, во избежание ошибок за исходное следует принять наибольшее содержание фосфора — 22 мг/100 г. Тогда $d = \frac{22 \cdot 30}{100} = 6,6$. Отсюда следует, что разница должна быть не меньше чем

6,6 мг/100 г почвы, чтобы утверждать, что содержание фосфора в почвах этих участков различно. В данном же случае разница между любой парой полученных цифр меньше критической — 6,6 мг/100 г почвы, поэтому нельзя утверждать, что в действительности среднее содержание доступного фосфора на этих пяти участках различается. Если бы указанные выше данные были получены из средних образцов, составленных из 15 проб ($n=15$), критическая разница определялась бы как $d=0,8 \frac{22 \cdot 30}{100} = 5,3$. В этом случае мы могли бы уже говорить, что почвы участков, где содержание фосфора 16 и 22, по этому признаку, по-видимому, неодинаковы. Для того чтобы уменьшить d , требуется еще увеличить n . (Напомним, что при $n > 20$ практически можно считать $t=2$.)

При анализе всех проб и обработке данных статистическими методами суждение было бы более определенным.

Выше было показано, что, работая со средним образцом, необходимо некоторое предварительное знакомство с объектом, знание степени вариабильности его признаков. Здесь возможны два пути.

1. Предварительное исследование статистическими методами вариабильности отдельных признаков типов почв, почв под определенными типами микрогруппировок и т. п. Это не лучший выход из положения, поскольку может оказаться, что установленные по отдельным участкам максимальные коэффициенты вариации не являются наибольшими для типа в целом. Кроме того, нередко само исследование имеет основной или побочной целью классификацию, и предварительное изучение изменчивости даст достаточно полную информацию о классификационной единице, поэтому применение среднего образца станет ненужным.

2. Более правильным нам представляется другой путь: выяснение закономерностей вариабильности почв. Иными словами, изучение факторов, влияющих на уровень изменчивости, и на этой основе выявление наиболее легко уловимых при полевых исследованиях факторов и определение количественной связи их с вариабильностью отдельных свойств (признаков) почв. Например, в ельниках, по-видимому, изменчивость почв увеличивается с уменьшением сомкнутости (уменьшение стабилизирующего влияния опада эдификатора — ели), с увеличением числа видов в напочвенном покрове и пестроты их распределения (при одинаковом режиме увлажнения).

Подобное возрастание изменчивости обнаруживается при сопоставлении пятен *A* и *B*, расположенных рядом и входящих в мозаику из подобных пятен. Коэффициент вариации меньше в выборке, полученной в пятне *A* (мертвопокровник); он увеличивается с возрастанием числа видов в пятне *B*.

Из вышеизложенного следует сделать следующие выводы:

1. По одной почвенной яме в пределах микрогруппировки сравнение почвенных условий можно производить лишь для значительно различающихся в этом отношении микрогруппировок. Характеристика получается неполная (не учитывается вариабильность) и может оказаться очень неточной.

2. Применяя серию почвенных проб из разных точек микрогруппировки и проводя статистическую обработку данных, можно получить исчерпывающую и правильную информацию об изучаемых свойствах почв и выявить различие почв, кажущихся сходными.

3. Чтобы правильно оценить данные среднего образца, необходимо предварительное знание степени изменчивости (вариабильности)

среды, достигающей в пределах микрогруппировки больших значений. На этой основе исходя из заданной относительной ошибки или минимальной разницы между разными образцами, которую необходимо обнаружить, можно определить необходимое число проб для составления среднего образца.

4. В почвах исследованных пятен напочвенного покрова ельников наибольший вариационный коэффициент имеют доступные для питания растений фосфор и азот (большой частью около 20—30%). Поэтому, чтобы получить средние с относительной ошибкой не более 5—10%, в подобных микрогруппировках надо брать не менее 10—15 проб.

5. Необходимо изучение вариабильности почв в разных типах сообществ (и микрогруппировок) и выявление основных факторов, определяющих степень изменчивости среды.

Summary

The work demonstrates the variability of soil conditions within the limits of the spots of moss and grass-dwarf subshrubs cover in fir-forests. Some ways of determining the number of samples for the composition of the average sample are recommended.

ЛИТЕРАТУРА

- Попов Л. В. 1960. Методы определения влажности почв. Тр. Вост.-Сиб. филиала АН СССР, вып. 31, серия биол.
- Травников Л. С. 1961. О неоднородности почвенного покрова и методике взятия образцов почв в лесу для химического анализа. Тр. Воронежского гос. заповедника, вып. 13. Воронеж.
- Ярошенко Г. Д. 1961. Геоботаника. М.—Л., Изд. АН СССР.

Статья поступила в редакцию 27 апреля 1964 г.
