

УДК 581.55

© В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева, В. С. Ипатов

**К ВОПРОСУ О СТРУКТУРЕ ЛУГОВОГО
РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА**V. Ch. LEBEDEVA, M. Yu. TIKHODEYEVA, V. S. IPATOV,
ON THE STRUCTURE OF THE MEADOW PLANT COMMUNITYСанкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел.: (812) 328-14-72
E-mail: vera_christ@mail.ru

Проведен анализ пространственной и функциональной структуры лугового фитоценоза, выявлены взаимосвязи между видами, определена эдификаторная роль луговых видов-доминантов и специфика их воздействия на обилие сопутствующих видов, показано соотношение факторов, определяющее структуру лугового сообщества в целом.

Ключевые слова: структура фитоценоза, луга, эдификатор, ассектатор.

С вопросом о структуре растительного сообщества сталкивается в той или иной степени любой геоботаник, независимо от того, занимается ли он вопросами классификации растительных сообществ, их динамики или ординации по экологическим факторам. При этом само понятие «структура фитоценоза» воспринимается исследователями неоднозначно. Нам, вслед за В. Н. Беклемишевым (1960), представляется разумным разделять структуру на пространственную и функциональную. Пространственная структура — это состав и строение растительного сообщества в классическом понимании, а функциональная структура — это совокупность связей (взаимодействий) между растениями. Пространственная и функциональная структуры связаны друг с другом и в совокупности представляют объект как систему, т. е. комплекс элементов, находящихся во взаимодействии. Связь между пространственной и функциональной структурами можно показать на примере соотношения понятий доминант и эдификатор. Доминант — это элемент пространственной структуры. При определенных условиях он может выступать как эдификатор, сильно влияющий на состояние сопутствующих ему видов, в чем проявляется его функциональная роль. Так уж сложилось, что элементы пространственной структуры на уровне фитоценозов и ассоциаций (ярусное строение, сомкнутость, проективное покрытие, характер горизонтального размещения и т. п.) отражаются в многочисленных работах, тогда как функциональная структура практически не исследуется. Разные аспекты взаимоотношений растений и попытки их классификации рассматриваются как в классической, так и в современной научной литературе (Сукачев, 1972; Harper, 1977; Василевич, 1983; Работнов, 1996; Ипатов, Кирикова, 2000; Keddy et al., 2002; Grime, 2006, и др.). Благодаря разработкам Л. Г. Раменского (1935), а затем и J. P. Grime (1979) в качестве одного из аспектов анализа поведения и взаимоотношения видов в фитоценологию прочно вошло

представление о жизненных стратегиях, основанных на биологических способностях видов занимать и удерживать за собой пространство. В 1924 г. Г. И. Поплавская впервые ввела в русскоязычную литературу понятие «эдификатор», которое двумя годами ранее было предложено Ж. Браун-Бланке и Э. Павийаром (Brawn-Blanquet, Pavillard (1922) (цит. по: Воронов, 1973)). Они понимали под «эдификаторами» основные виды фитоценозов, виды-«строители». Поплавская предложила выделять две основные группы фитоценоотипов: эдификаторы — создатели, строители сообщества, и ассектаторы — подчиненные виды, мало влияющие на формирование сообщества, указав тем самым место этих фитоценоотипов в функциональной структуре сообщества. В дальнейшем эту классификацию использовали В. И. Сукачев (Sukachov, 1928) и его последователи. В наших исследованиях мы также придерживаемся этих двух фитоценоотипов и, кроме того, выделяем третий фитоценоотип, который объединяет виды, обладающие одновременно свойствами и эдификатора, и ассектатора, так называемые «ассектаторы-эдификаторы» или «субэдификаторы» (Ипатов, Кирикова, 1997). Это виды, расположенные в подчиненных ярусах и находящиеся под влиянием эдификаторов, но и сами способные существенно влиять на состояние других видов. К таким видам-субэдификаторам относятся, например, черника или зеленые мхи в чернично-зеленомошном ельнике: их развитие зависит от состояния древесного яруса и в то же время во многом определяет характер травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

Способность быть или не быть эдификатором не является облигатным признаком определенного вида. Однако некоторые виды, например ель, обладая мощным средообразующим воздействием на большинство элементов среды, практически всегда играют роль эдификаторов. Даже отдельная особь ели способна существенно изменить среду и оказать влияние на окружающие растения (Ипатов, Кирикова, 2001; Ипатов и др., 2009). Такие виды, даже не будучи доминантами в сообществе (например, отдельные дернины щучки и белоуса или отдельные ели на лугу), функционируют как эдификаторы. У других видов ощутимый эффект достигается только в результате коллективного действия множества особей, и тогда в сообществах они являются и эдификаторами, и доминантами. Нередко в роли эдификатора выступают смешанные коллективы, состоящие из растений разных видов, но одной жизненной формы, способные сходно, специфично и существенно трансформировать среду, образуя эдификаторные синузии. В этом случае каждый в отдельности вид может и не являться доминантом сообщества, но вместе они выступают как коллективные доминанты — «содоминанты». Виды, входящие в такой коллектив, называют «создификаторами».

Луговые растительные сообщества по своей структуре являются, как правило, примером коллективного доминирования, а их компоненты могут представлять собой комплексы эдификаторных синузий, которые в процессе многолетней динамики фитоценоза выступают как единое целое. Нередко луговые сообщества проявляют черты и сменно-доминантного типа (Работнов, 1967). Это происходит в тех случаях, когда аутоэкологические оптимумы создификаторов различны, что приводит к «расслоению» их доминирования во времени, спровоцированное сезонной, разногодичной и многолетне-циклической климатической динамикой. В целом эдификаторы (или эдификаторные синузии) лугов, создавая и определяя режим фитосреды, сами в своей динамике помимо внутреннего состояния ценопопуляций (возрастного состава, жизненности и т. п.) в первую очередь зависят от режима экологических (не зависящих от фитоценоза) факторов. В противоположность этому развитие ассектаторов (их обилие и состав) в луговых фитоценозах определяется

прежде всего биотопом, режимом фитосреды, создаваемой эдификаторами (Куркин, 1976).

В свете вышесказанного нам представилось интересным через изучение пространственной и функциональной структуры конкретного лугового сообщества определить роль различных видов в его сложении, выявить степень их эдификаторности и характер влияния на растительность, оценить факторы, определяющие структуру лугового сообщества в целом.

Материал и методика

Исследования проводились на лугу в окрестностях Лахтинского залива на территории Нижнесвирского государственного природного заповедника (Ленинградская обл.). Такие луга возникли в результате хозяйственной деятельности человека, но в связи с введением заповедного режима в последние десятилетия сенокосение и выпас на них не производятся. Почвы луга дерново-элювиально-метаморфические глееватые, сформировались на ленточных глинах и имеют четко выраженный серогумусовый пахотный горизонт. Хотя луг и не заливается полыми водами, благодаря богатым и влажным глинистым почвам на нем развивается мощный высоко-травный растительный покров. Луг представляет собой крупнотравно-лисохвостное сообщество, которое, очевидно, можно отнести к асс. *Alopecuretum pratensis*, близкой по флористическому составу к асс. *Lysimachio—Deschampsietum* (Василевич, Бибикина, 2007). Преобладающими видами на нем являются *Alopecurus pratensis*,¹ *Filipendula ulmaria*, *Anthriscus sylvestris*, *Angelica sylvestris*, *Deschampsia cespitosa*, менее обильны *Phleum pratensis*, *Festuca rubra*, *Elytrigia repens*, *Melampyrum nemorosum*, *Vicia cracca*, *Centaurea jacea*.

При описании лугового сообщества закладывались пробные площадки 0.1 м² с указанием проективного покрытия видов и опада (ветоши) (всего описано 540 площадок). Для изучения закономерностей распределения фитомассы были сделаны 22 укоса, которые разбирались по видам, разрезались на фрагменты в 10 см и взвешивались в сыром виде. Также были выкопаны и взвешены модельные особи основных видов. В ходе обработки собранных материалов использованы корреляционный, дисперсионный и регрессионный анализы. Отметим, что вероятностную оценку «достоверности» критериев мы считаем применять не корректно, поскольку распределение признаков (в частности, проективного покрытия) принципиально отличается от нормального (рис. 1).

Результаты и обсуждение

Прежде всего была проанализирована пространственная структура луга. Известно, что в луговых фитоценозах, в особенности многовидовых, всегда наблюдается более или менее ясно выраженная горизонтальная неоднородность травостоя (Работнов, 1972). Описанное нами сообщество не является исключением: пятна лисохвоста чередуются с кучами таволги и лудника, кочками щучки, яркими пятнами разнотравья. Для оценки роли видов в сообществе были подсчитаны средние проективные покрытия видов на площадках, а также коэффициент участия (комплексный показатель, равный произведению относительного среднего покрытия и

¹ Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

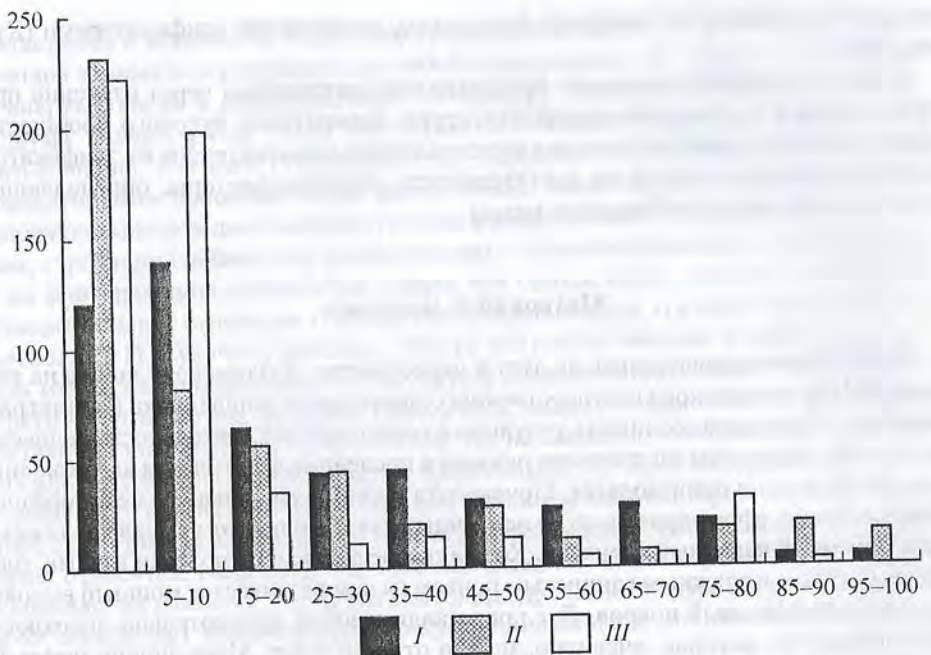


Рис. 1. Частоты встречаемости видов на лугу.

I — *Alopecurus pratensis*, II — *Filipendula ulmaria*, III — *Angelica sylvestris*. По оси абсцисс — градации проективного покрытия, %; по оси ординат — частоты встречаемости.

встречаемости) (Ипатов, 1998). Статистические данные по обилию видов приведены в табл. 1.

Анализируя показатели таблицы, можно заметить, что по средним покрытиям по всему массиву описаний основными доминантами на лугу являются *Alopecurus pratensis* и *Filipendula ulmaria*, достигающие максимальных покрытий в 100 %. Если посмотреть на средние покрытия на площадках с присутствием вида, то к доминантам добавится и *Deschampsia cespitosa*, способная достигать 95 % покрытия. Следующая по значимости пара видов — *Anthriscus sylvestris* и *Angelica sylvestris*; среднее покрытие их ниже, но встречаемость высока, как и наибольшее покрытие (70—85 %). Интересно, что по коэффициенту участия вторым после *Alopecurus pratensis* следует *Anthriscus sylvestris* — за счет своей высокой встречаемости. Все эти виды — *Alopecurus pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa*, *Anthriscus sylvestris*, *Angelica sylvestris* — наиболее обильные и ценотически значимые, способные формировать зоны доминирования с высоким покрытием, обозначим как «локальные доминанты». Сюда можно было бы отнести *Geum rivale* и *Dactylis glomerata*, но в силу их низкой встречаемости провести полноценный анализ не представляется возможным. Другие виды, хотя и могут достигать покрытий в 50—60 %, имеют меньшую значимость в сообществе (*Festuca rubra*, *Phleum pratense*, *Melampyrum nemorosum*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Poa pratensis*, *Veronica chamaedrys*).

Для выявления степени эдификаторности и специфики воздействия локальных доминантов на окружающую растительность была проведена сортировка всего массива описаний по преобладанию того или иного вида. В так называемые «зоны доминирования» отбирались площадки, где один доминантный вид имел покрытие

ТАБЛИЦА 1

Статистические данные по обилиям видов на лугу

N = 540	Проективное покрытие, %			Встречаемость, %	Коэффициент участия
	среднее с 0	среднее без 0	максимальное		
<i>Alopecurus pratensis</i>	22.7	29.4	100	77	0.14
<i>Filipendula ulmaria</i>	19.7	34.8	100	57	0.09
<i>Deschampsia cespitosa</i>	10.4	33.6	95	31	0.02
<i>Anthriscus sylvestris</i>	15.4	17.5	70	88	0.10
<i>Angelica sylvestris</i>	11.0	18.8	85	58	0.05
<i>Elytrigia repens</i>	1.4	11.2	40	13	0.00
<i>Phleum pratense</i>	5.8	13.5	60	43	0.02
<i>Poa pratensis</i>	2.2	7.4	60	30	0.01
<i>Agrostis tenuis</i>	1.0	7.6	30	13	0.00
<i>Festuca rubra</i>	7.0	10.3	60	68	0.04
<i>F. pratensis</i>	2.0	9.3	50	22	0.00
<i>Carex nigra</i>	0.8	6.1	20	14	0.00
<i>Stellaria graminea</i>	0.8	4.0	15	21	0.00
<i>Centaurea jacea</i>	3.8	13.0	50	14	0.00
<i>Achillea millefolium</i>	0.7	5.4	25	14	0.00
<i>Veronica chamaedrys</i>	3.2	6.0	50	54	0.01
<i>Galium uliginosum</i>	0.8	3.3	20	21	0.00
<i>Vicia cracca</i>	4.2	7.8	50	54	0.02
<i>Lathyrus pratensis</i>	3.5	8.8	50	40	0.01
<i>Rumex acetosa</i>	1.2	3.3	25	36	0.00
<i>Melampyrum nemorosum</i>	5.8	10.3	50	56	0.03
<i>Ranunculus acris</i>	0.8	4.7	20	17	0.00
<i>R. auricomus</i>	0.4	1.6	8	22	0.00
<i>R. repens</i>	0.1	5.2	20	2	0.00
<i>Persicaria maculata</i>	0.4	5.6	20	8	0.00
<i>Alchemilla vulgaris</i>	0.2	6.4	25	3	0.00
<i>Vicia sepium</i>	0.1	5.4	20	2	0.00
<i>Galium boreale</i>	1.4	18.0	60	8	0.00
<i>Ptarmica vulgaris</i>	0.3	3.7	8	7	0.00
<i>Geum rivale</i>	1.3	24.3	60	5	0.00
<i>Lysimachia vulgaris</i>	0.3	7.5	25	4	0.00
<i>Galeopsis bifida</i>	0.3	8.2	20	3	0.00
<i>Juncus filiformis</i>	0.1	6.7	15	2	0.00
<i>Poa nemoralis</i>	0.1	4.7	5	2	0.00
<i>Dactylis glomerata</i>	0.5	24.1	80	2	0.00
<i>Viola riviniana</i>	0.0	3.2	5	1	0.00
<i>Equisetum arvense</i>	0.1	6.0	10	1	0.00
<i>Potentilla erecta</i>	0.1	6.1	20	1	0.00

Примечание. Среднее с 0 — среднее проективное покрытие во всем массиве описаний, среднее без 0 — на площадках, где вид встречается.

больше 50 %, а другие — меньше 50 %, при этом в качестве фона рассматривались площадки, где все пять локальных доминантов имели покрытие меньше 50 % (табл. 2).

Как видно из таблицы, в зонах доминирования происходит изменение обилия и числа сопутствующих видов по сравнению с фоном, причем изменения эти носят разнонаправленный характер. Так, под влиянием *Alopecurus pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa* и *Angelica sylvestris* происходит снижение и покрытия, и числа видов, наиболее выраженное у *Deschampsia cespitosa*. С *Anthriscus sylvestris* ситуация противоположна: там, где его много, пики обилия дают целый ряд видов: *Poa pratensis*, *Phleum pratense*, *Agrostis tenuis*, *Vicia cracca*, *Galium boreale*, *Veronica chamaedrys* и другие, также выше и суммарное покрытие сопутствующих

ТАБЛИЦА 2

Средние проективные покрытия видов в зонах доминирования и на фоне

	Зоны доминирования					Фон
	<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>Angelica sylvestris</i>	<i>Anthriscus sylvestris</i>	
Общее ПП, %	93	97	87	86	95	86
ПП ветоши, %	85	64	77	82	83	84
<i>Alopecurus pratensis</i>	70	13	4	14	15	12
<i>Filipendula ulmaria</i>	12	75	6	2	11	9
<i>Deschampsia cespitosa</i>	2	2	76	3	4	5
<i>Angelica sylvestris</i>	4	4	3	73	3	8
<i>Anthriscus sylvestris</i>	15	12	9	10	63	13
<i>Elytrigia repens</i>	2	1	0	3	3	1
<i>Festuca rubra</i>	7	6	11	4	6	6
<i>F. pratensis</i>	1	2	0	2	4	3
<i>Poa pratensis</i>	1	3	2	3	6	2
<i>Phleum pratense</i>	2	7	5	2	20	6
<i>Dactylis glomerata</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Agrostis tenuis</i>	1	1	0	1	4	1
<i>Carex nigra</i>	1	1	0	0	2	1
<i>Ranunculus acris</i>	0	0	1	0	2	1
<i>Melampyrum nemorosum</i>	7	9	1	4	7	5
<i>Rumex acetosa</i>	0	0	1	2	0	2
<i>Lathyrus pratensis</i>	4	2	2	4	5	4
<i>Vicia cracca</i>	4	4	3	6	8	4
<i>Galium uliginosum</i>	1	1	1	1	1	1
<i>G. boreale</i>	2	1	0	0	8	1
<i>Veronica chamaedrys</i>	2	2	4	4	8	4
<i>Geum rivale</i>	1	2	0	0	0	1
<i>Achillea millefolium</i>	0	1	0	2	3	1
<i>Centaurea jacea</i>	3	2	0	5	0	5
<i>Stellaria graminea</i>	0	1	0	1	0	1
Сумма ПП	78	78	59	76	117	93
Число видов/0.1 м ²	8.5	9.0	8.1	9.6	9.9	10.3

Примечание. ПП — проективное покрытие; сумма ПП — сумма покрытий сопутствующих видов без учета доминанта (часть видов не приведена).

ТАБЛИЦА 3

Нормированные расстояния в многомерном пространстве между зонами доминирования видов и фоном

Зона доминирования — фон	D/D_{\max} (показатель различия)	
	по покрытию	по присутствию видов
<i>Alopecurus pratensis</i> — фон	0.7	0.3
<i>Filipendula ulmaria</i> — фон	0.8	0.2
<i>Deschampsia cespitosa</i> — фон	0.9	0.4
<i>Angelica sylvestris</i> — фон	0.8	0.4
<i>Anthriscus sylvestris</i> — фон	0.7	0.5

видов (хотя число видов все же чуть ниже, чем на фоне). Возможно, это связано с благоприятными микроэдафическими условиями, формирующимися под купырем. Для сравнения степени различия зон доминирования и фона был проведен анализ евклидовых дистанций в многомерном пространстве: подсчитано нормированное расстояние D/D_{\max} (расчетное расстояние, отнесенное к максимально возможному) (Василевич, 1969). Этот показатель выявил высокую степень различия зон доминирования и фона по проективным покрытиям видов и низкую — по присутствию видов (табл. 3). Таким образом, под влиянием доминантов происходит существенное изменение покрытий видов, тогда как их видовой состав изменяется мало (т. е. в большей степени происходят количественные изменения и в меньшей степени — качественные). По проективным покрытиям видов опять же больше всего отличается от фона *Deschampsia cespitosa*. Одинаково относительно меньше — *Alopecurus pratensis* и *Anthriscus sylvestris*, но знаки этих отличий противоположны — первый за счет снижения обилий видов, второй — за счет их повышения! По видо-

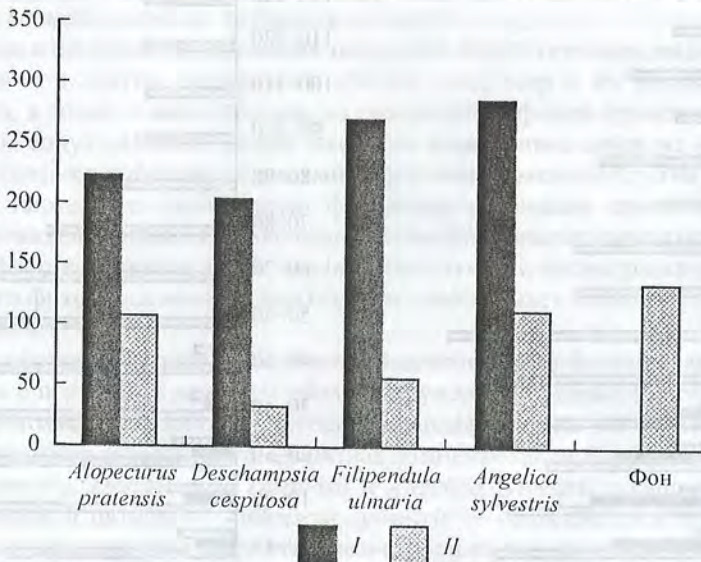
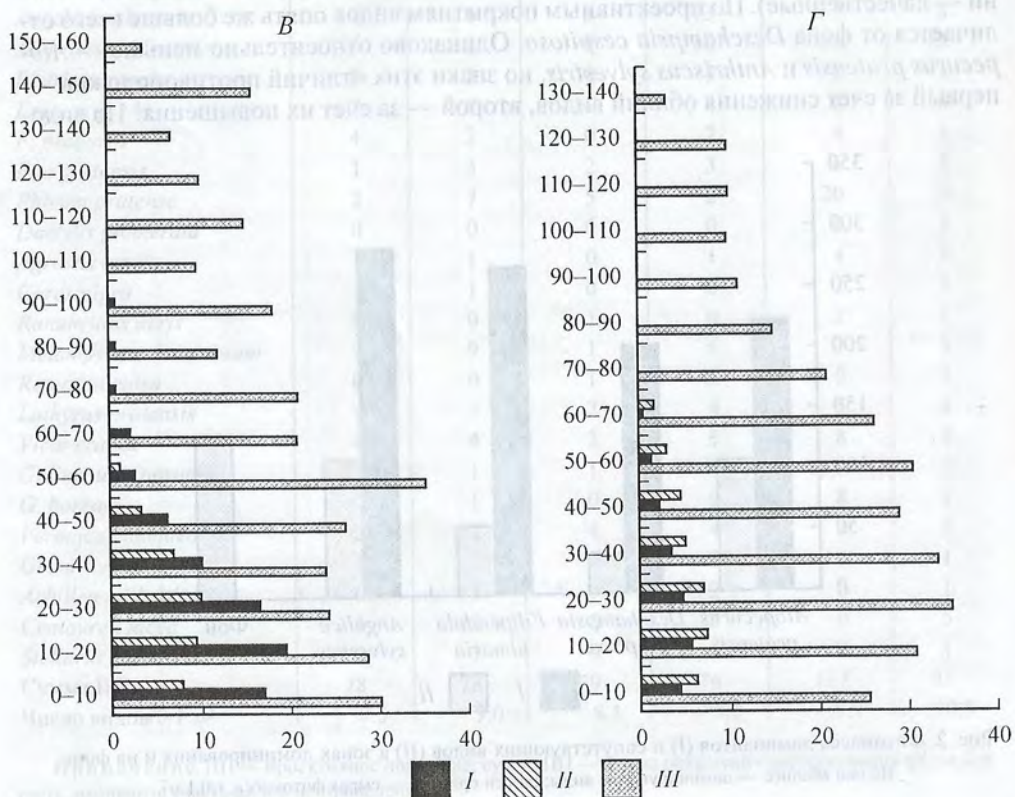
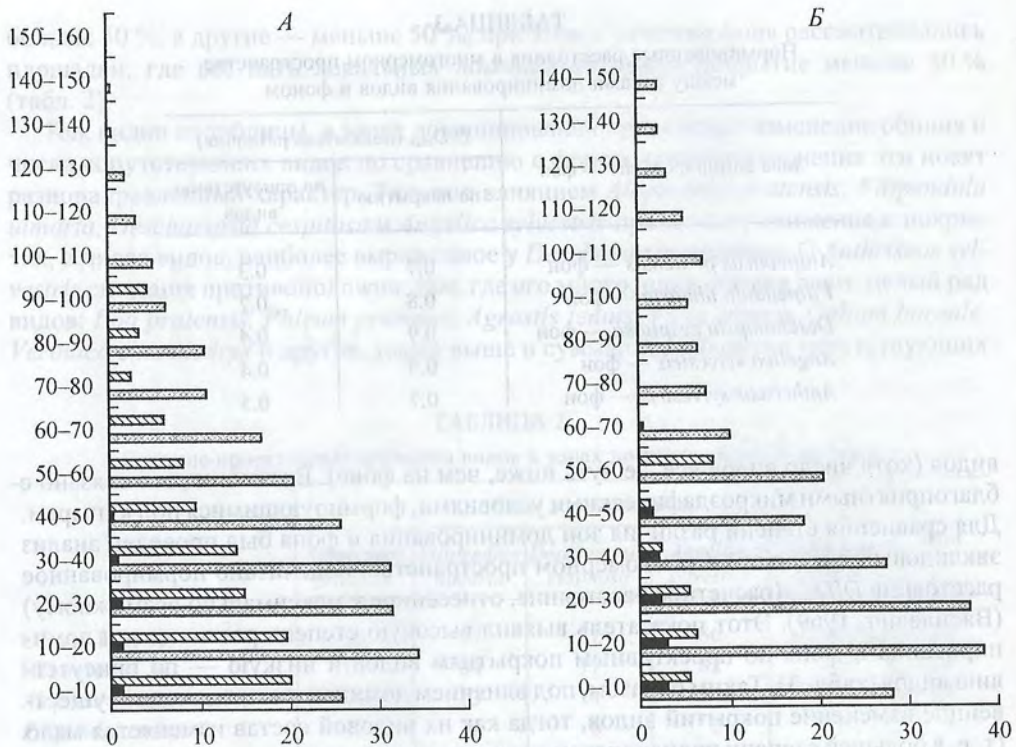


Рис. 2. Фитомасса доминантов (I) и сопутствующих видов (II) в зонах доминирования и на фоне. По оси абсцисс — доминирующие виды; по оси ординат — сырая фитомасса, г/0.1 м².



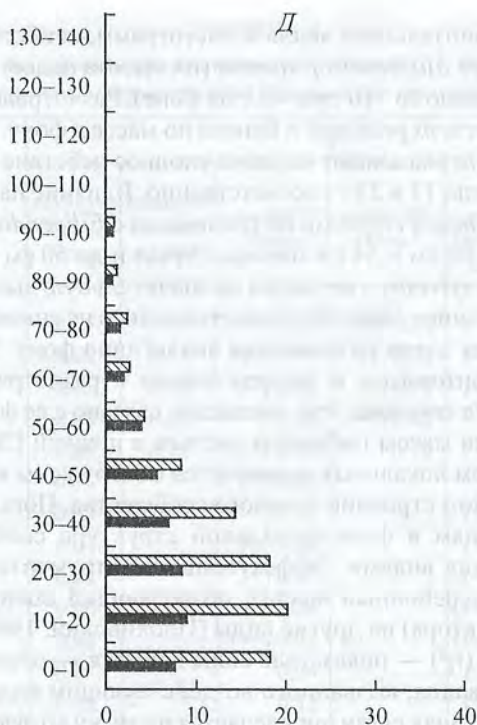


Рис. 3. Распределение фитомассы видов по высоте в зонах доминирования и на фоне.

I — злаки, II — разнотравье, III — доминирующий вид. Зона доминирования: А — *Alopecurus pratensis*, Б — *Deschampsia cespitosa*, В — *Angelica sylvestris*, Г — *Filipendula ulmaria*, Д — фон. По оси абсцисс — фитомасса, г/0.1 м²/10 см; по оси ординат — высота, см.

вому составу больше всего от фона отличается *Anthriscus sylvestris*, следующими идут *Deschampsia cespitosa* и *Angelica sylvestris*.

Помимо изменения проективных покрытий сопутствующих видов происходят изменения и в других показателях обилия, например в их фитомассе (рис. 2). Как видно, в зонах доминирования по сравнению с фоном происходит снижение фитомассы сопутствующих видов, наиболее выраженное опять же у *Deschampsia cespitosa* (хотя ее собственная наземная фитомасса меньше других доминантов). Отметим также, что наибольшую фитомассу развивают крупнотравные виды по сравнению со злаками. Однако если *Filipendula ulmaria* в значительной степени снижает фитомассу иных видов, то *Angelica sylvestris*, несмотря на свою «массивность» (его фитомасса наибольшая) совсем слабо влияет на массу растущих с ним рядом видов.

Таким образом, под влиянием доминантов происходит формирование мозаичной структуры с перераспределением обилия окружающих видов (их проективного покрытия, фитомассы и, в меньшей степени, их числа). Важно, что эти изменения носят разнонаправленный характер: так, в пятнах доминирования *Alopecurus pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa* и *Angelica sylvestris* происходит снижение обилия видов, в пятнах же *Anthriscus sylvestris* — относительное его повышение.

Помимо изменений в горизонтальном строении под влиянием доминантов происходят перестройки и в вертикальном строении травостоя. На основании анализа вертикальной стратиграфии укосов показано, что в зонах доминирования происходят изменения и в распределении фитомассы сопутствующих видов (рис. 3).

Как видно из сравнительного анализа гистограмм, наиболее сильное воздействие на злаки оказывает *Alopecurus pratensis* (их высота падает до 50 см, а фитомасса — до 5 г, по сравнению со 110 см и 46 г на фоне). Разнотравье слабо реагирует на доминирование *Alopecurus pratensis* и близко по массе к фону. *Deschampsia cespitosa* и *Filipendula ulmaria* оказывают на злаки сходное действие — снижая их высоту до 70 см и фитомассу до 13 и 23 г соответственно. Влияние на разнотравье сильнее проявляется у *Deschampsia cespitosa* по сравнению с *Filipendula ulmaria* (снижение его высоты и веса до 80 см и 34 г в первом случае и до 50 см и 21 г — во втором). Что касается *Angelica sylvestris*, несмотря на значительную высоту и фитомассу, его воздействие на удивление слабо и проявляется только на снижении высоты и массы разнотравья, тогда как злаки развиваются аналогично фону. Таким образом, наибольшее снижение фитомассы и высоты злаков и разнотравья происходит под влиянием *Deschampsia cespitosa*, что, очевидно, связано с ее формой «кроны»: наибольшими значениями массы побегов и листьев в нижней (20—30 см) зоне.

Итак, под влиянием локальных доминантов обнаружены изменения в горизонтальном и вертикальном строении лугового сообщества. Попытаемся найти объяснения этим изменениям в функциональной структуре сообщества — в системе взаимосвязей между видами. Эффективным инструментом для решения этой задачи является дисперсионный анализ, позволяющий оценить силу и характер влияния вида (или фактора) на другие виды (Плохинский, 1969). Квадрат корреляционного отношения (η^2) — показатель силы влияния — определяется долей факториального варьирования, вызванного воздействующим видом или фактором, от общего варьирования. Знак связи определяется по знаку коэффициента корреляции Пирсона и по характеру наклона эмпирической линии регрессии. Знак «+» квалифицируется как «благоприятствование», «-» — как «изживание-элиминация», «+» — как адаптация (Ипатов, Кирикова, 2000). Недостатком является то, что в значении η^2 включаются и совместные влияния видов друг на друга. Для элиминации этих «помех» предложен метод, позволяющий «очистить» значения η^2 от влияний со стороны других видов (Ипатов и др., 2010). При этом удобно использовать факториальное варьирование вида ($V = \eta^2 \cdot 100\%$). Расчет факториального варьирования с вычетом совместного влияния видов друг на друга производится по формуле $V_{1,2} = \eta_{1,2}^2 \cdot 100 (1 - \eta_{2,3}^2) (1 - \eta_{2,4}^2) \dots (1 - \eta_{2,n}^2)$, где 1 — вид, на который влияют, 2 — влияющий вид, $3, \dots, n$ — все виды, влияющие на вид 2 . Отметим, что в качестве влияющего фактора может рассматриваться как другой вид, так и любой экологический фактор или отражающий его признак сообщества. Таким способом были рассчитаны значения квадратов корреляционных отношений влияния каждого вида на отдельные виды, на совокупность всех видов (представляющую собой отношение суммы факториальных дисперсий всех видов к общей дисперсии) (Ипатов, Кирикова, 1977), на сумму проективных покрытий иных видов, на число видов на площадке (табл. 4). Также были рассчитаны средние факториальные варьирования, с вычетом совместного влияния видов. Конечно, особый интерес представляло сравнение силы и характера влияния локальных доминантов.

Полученные результаты оказались в чем-то предсказуемы, а в чем-то неожиданны. Для трех основных доминантов (*Alopecurus pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa*) показано однозначно негативное влияние на сопутствующие виды, как на их покрытие, так и на их число. Такой тип взаимоотношений обозначается как изживание. Причем наиболее сильное влияние оказывает *Alopecurus pratensis*, что проявляется как по значениям квадратов корреляционных отношений, так и по факториальному варьированию, с вычетом совместного влияния видов (табл. 4). Характерно, что при попытке снизить влияние других доминантов

ТАБЛИЦА 4

Значения квадратов корреляционных отношений (η^2) влияния видов и средние факториальные варьирования (I) с вычетом совместного влияния видов

	η^2						I
	совокупность видов	совокупность видов*	сумма ПП видов	сумма ПП видов*	число видов на площадке	число видов на площадке *	
<i>Alopecurus pratensis</i>	0.13	0.16	(-) 0.32	(+/-) 0.36	(-) 0.12	(-) 0.20	2.7
<i>Filipendula ulmaria</i>	0.08	0.11	(-) 0.31	(-) 0.32	(-) 0.10	(-) 0.30	2.2
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0.08	0.12	(-) 0.30	(-) 0.18	(-) 0.09	(-) 0.24	1.8
<i>Angelica sylvestris</i>	0.08	0.15	(+/-) 0.34	(+/-) 0.48	0.09	(-) 0.08	1.5
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0.08	0.19	(+/-) 0.09	(+/-) 0.18	(+) 0.13	(+) 0.74	1.9
<i>Elytrigia repens</i>	0.03		(+) 0.05		0.01		1.2
<i>Phleum pratense</i>	0.07		(+/-) 0.11		(+) 0.16		1.2
<i>Poa pratensis</i>	0.04		(+) 0.08		(+) 0.19		1.4
<i>Agrostis tenuis</i>	0.02		(+) 0.07		(+) 0.06		0.8
<i>Festuca rubra</i>	0.06		(+) 0.24		(+/-) 0.09		1.1
<i>F. pratensis</i>	0.02		(+/-) 0.02		(+/-) 0.05		0.6
<i>Stellaria graminea</i>	0.03		0.04		(+) 0.17		1.1
<i>Centaurea jacea</i>	0.05		0.15		(+) 0.16		1.7
<i>Achillea millefolium</i>	0.03		(+) 0.09		(+) 0.15		2.1
<i>Veronica chamaedrys</i>	0.05		(+) 0.09		0.03		1.9
<i>Rumex acetosa</i>	0.06		0.15		(+) 0.19		0.8
<i>Vicia cracca</i>	0.04		(+) 0.12		(+) 0.06		1.5
<i>Lathyrus pratensis</i>	0.04		(+) 0.13		(+) 0.09		2
<i>Melampyrum nemorosum</i>	0.07		(+) 0.15		(+) 0.10		1.4

Примечание. Влияющий вид — в левом столбце; показатели — в первой строке; параметры, на которые влияют виды — во второй строке; знак связи (в скобках) устанавливался по знаку достоверного коэффициента корреляции и по наклону линии регрессии; «*» выделены значения η^2 , рассчитанные на выборках, где покрытие влияющего вида больше 50 %, а других доминантов — меньше 50 %.

и использовать выборки, где покрытие влияющего вида больше 50 %, а других доминантов — меньше 50 %, значения η^2 и соответственно сила влияния вида возрастают (табл. 4, столбцы со звездочкой). Подобные закономерности были получены нами и ранее при изучении фитогенных полей *Filipendula ulmaria* и *Geranium sylvaticum* (Ипатов и др., 2007; Лебедева и др., 2009).

Очевидно, мы не сможем выстроить локальные доминанты в ряды по увеличению фитоценологической силы, поскольку сказывается различие видов по обилию. Каждый из трех видов, показывающий отрицательное воздействие на другие виды, силен по-своему, что связано с его биологическими особенностями, в частности жизненной формой. Так, *Alopecurus pratensis* — рыхлокустовой злак первой величины достигает высоты 140 см, формирует плотные синузии, причем нижние части стеблей часто плотным покровом ложатся на землю. Образует большое количество ветоши (85 % — в зонах доминирования, т. е. больше остальных видов) и плотный войлок густо переплетенных корней, хотя при этом фитомасса стеблей и корней в целом невелика (рис. 4). Что касается *Deschampsia cespitosa*, то это плотнокустовой злак, отдельные особи которого формируют мощные кочки с метелками 140 см

выс., с большой массой стеблей и корней, при этом доля корней относительно больше, чем у других видов. Крупнотравный вид *Filipendula ulmaria* образует куст до 160 см выс., развивает мощную, частично одревесневающую корневую систему из корневищ и отходящих от них мочковатых корней, развивает наибольшую надземную и подземную фитомассу. Характерно, что количество опада под таволгой минимально (65 %), что связано с тем, что его основная масса падает на достаточном расстоянии от материнского куста. По мнению К. А. Куркина (1968), основное воздействие злаков состоит в задернении, а крупнотравья — в затенении. В целом мы согласны с этим утверждением, хотя густостоящие травостой *Alopecurus pratensis* и массивная корневая система *Filipendula ulmaria* заставляют сомневаться в этом.

Показанное для всех трех видов (*Alopecurus pratensis*, *Filipendula ulmaria* и *Deschampsia cespitosa*) отрицательное воздействие на растущие с ними виды объясняет закономерности, обнаруженные при анализе пространственной структуры, и позволяет считать эти локальные доминанты эдификаторами. Эдификаторные свойства этих систематически разных видов, имеющих разные жизненные формы, обусловлены разными их особенностями: если *Alopecurus pratensis* — «коллективный» эдификатор, синусии которого состоят из множества особей с высокой плотностью побегов, то *Deschampsia cespitosa* и *Filipendula ulmaria* — «индивидуальные» эдификаторы, где эдификаторные свойства оказывают преимущественно отдельные мощно развитые особи. Кроме того, важным фактором является особенность сезонного развития этих видов: то, что в период описания растительности (июль месяц) все три вида находились на пике своего развития — в стадии цветения. Впрочем, сильные эдификаторные свойства *Filipendula ulmaria* и *Deschampsia cespitosa* были показаны и ранее (Куркин, 1968; Галанин, Дегтева, 1982; Ипатов и др., 2007). С точки зрения жизненных стратегий, эти виды можно отнести к виолентам, прочно и надолго удерживающим захваченную территорию.

В ходе исследования была предпринята попытка проанализировать реакцию видов разных групп на воздействие доминантов-эдификаторов. Так, виды были разбиты на злаки и разнотравье, подразделенные далее по размеру на крупные и мелкие. Так, в группу крупных злаков попали *Phleum pratense*, *Elytrigia repens*,

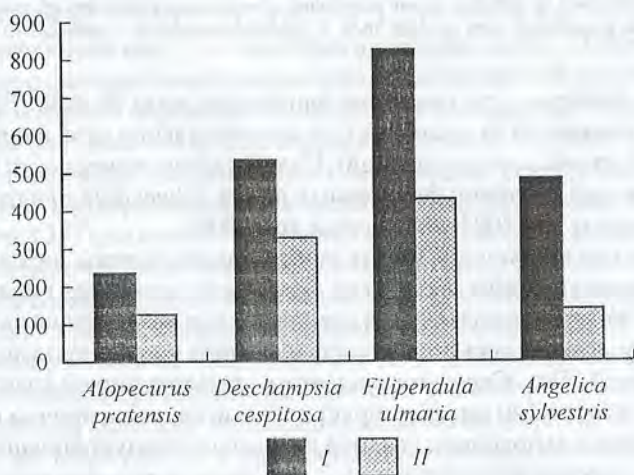


Рис. 4. Надземная (I) и подземная (II) фитомасса модельных особей доминирующих видов.

По оси абсцисс — доминирующие виды; по оси ординат — сырая фитомасса, г. Для *Alopecurus pratensis* приведена фитомасса блока 20 × 20 см, поскольку выделение отдельной особи затруднительно.

к мелким злакам были отнесены *Poa pratensis*, *Agrostis tenuis*, к крупнотравью — *Centaurea jacea*, *Ranunculus acris*, к мелкотравью — *Stellaria graminea*, *Veronica chamaedrys* и т. п. Проведенный корреляционный и дисперсионный анализ показал, что сильное негативное влияние доминанты оказывают на крупные виды, как злаки, так и разнотравье, тогда как мелкие злаки и луговое мелкотравье в меньшей степени подвержены влиянию эдификаторов (табл. 5). Любопытно, что и здесь проявляется более сильное влияние *Alopecurus pratensis* на злаки, чем на разнотравье, показанное ранее при анализе фитомассы укусов (рис. 3). Очевидно, что с крупными видами доминанты вступают в конкурентные отношения, тогда как мелкие виды, имеющие пациентную стратегию, являясь «эдификаторотерпцами» (по А. А. Ниценко (1965)), в меньшей степени зависят от эдификаторов. Подобные результаты были получены ранее при анализе фитогенного поля *Geranium sylvaticum* (Лебедева и др., 2009). Возможно, что на снижении конкурентных отношений сказывается разделение жизненного пространства в подземной сфере: мелкотравные виды имеют поверхностную корневую систему, тогда как у крупных видов корни располагаются ниже, в одной зоне (Куркин, 1968).

Возвратившись к табл. 4, заметим, что не все связи носят отрицательный характер, наоборот, для большинства видов связи положительны. Переходное положение занимают *Angelica sylvestris* и *Anthriscus sylvestris*: так, «-» появляется только при оценке влияния *Angelica sylvestris* в зонах доминирования на число видов, остальные связи носят положительный характер «благоприятствования» — «+» или «адаптации» — «+» (положительная связь при больших обилиях переходит в отрицательную). *Angelica sylvestris* снижает число видов, их покрытие (табл. 2, 4) и фитомассу (данные укусов на рис. 3). Что касается *Anthriscus sylvestris*, то его положительное влияние на число видов в зоне доминирования крайне велико (табл. 4). Вспомним и увеличение покрытия многих видов в зоне его преобладания (табл. 2). Однако на некоторые виды, например крупные злаки, *Anthriscus sylvestris* влияет отрицательно (табл. 5). Что касается биологии этих представителей сем. *Apiaceae*, то по жизненной форме оба этих вида являются полурозеточными многолетними травами (формируют розетку листьев и генеративный побег), имеют стержневую корневую систему; по типу развития — это монокарпики с достаточно развитым семенным размножением. При этом *Angelica sylvestris* — вегетативно малоподвижный вид, тогда как у *Anthriscus sylvestris* наблюдаются элементы вегетативного размножения: он формирует клоны из дочерних особей, развивающиеся

ТАБЛИЦА 5

Влияние доминирующих видов на виды разных групп
(значения квадратов корреляционных отношений)

	<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>Angelica sylvestris</i>	<i>Anthriscus sylvestris</i>
Крупные злаки	(-) 0.36	(-) 0.17	(-) 0.15	(-) 0.20	(+) 0.11
Мелкие злаки	(-) 0.08	(-) 0.03	(-) 0.05	0.03	(+) 0.10
Злаки	(-) 0.38	(-) 0.16	(-) 0.15	(-) 0.21	(+) 0.13
Крупнотравье	(-) 0.15	(-) 0.18	(-) 0.20	(-) 0.14	(-) 0.09
Мелкотравье	(-) 0.07	(-) 0.06	(-) 0.06	0.03	(+) 0.13
Разнотравье	(-) 0.17	(-) 0.15	(-) 0.20	(-) 0.12	(+) 0.06

Примечание. Влияющий вид — в верхней строке, знак связи — как в табл. 4.

при отмирании материнской особи (Волкова, 2009). Слабое эдификаторное воздействие *Angelica sylvestris* и *Anthriscus sylvestris* связано, очевидно, с формой их кроны (розеткой листьев разной степени ажурности, пропускающей достаточно света), компактной веретеновидной корневой системой, а также с особенностями их фенологии: так, в июле *Angelica sylvestris* только начинал цветение, а *Anthriscus sylvestris* его уже закончил. Возможно, эдификаторное действие *Anthriscus sylvestris* было сильнее в июне, а *Angelica sylvestris* — будет в августе — в периоды максимального развития этих видов. Таким образом, *Angelica sylvestris* можно присвоить статус слабого эдификатора, тогда как *Anthriscus sylvestris*, скорее всего, можно обозначить как доминант-неэдификатор — вид преобладающий, но слабо меняющий среду (Ниценко, 1965). Есть мнение, что средообразующая роль крупных трав по сравнению с плотнодерновинными злаками меньше (Галанин, 1980). Наши исследования показывают, что для *Angelica sylvestris* и *Anthriscus sylvestris* это утверждение верно. Что касается *Filipendula ulmaria*, то ее эдификаторная сила значительна и сходна с таковой злаков *Alopecurus pratensis* и *Deschampsia cespitosa*.

Таким образом, основными механизмами воздействия эдификаторов являются формирование биотопа, пространственное исключение и конкуренция, причем воздействие это не носит катастрофического характера (это, скорее, изживание, а не элиминация). Как показали другие авторы (Галанин, Дегтева, 1982), распределение видов в фитогенных полях эдификаторов не всегда детерминируется последними, носит стохастический характер и определяется множеством факторов, в том числе и взаимодействиями между подчиненными видами.

Большинство остальных луговых видов связано между собой положительными связями (табл. 4). Исключение составляют лишь достаточно крупные злаки, такие как *Phleum pratense*, *Festuca rubra* и *F. pratensis*, дающие связи «+», способные при своем максимальном покрытии в 50—60 % проявлять некоторые эдификаторные свойства и подавлять другие виды. Чисто положительные влияния показывают виды-лианы, требующие опоры (*Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis*), полупаразитный вид, нуждающийся в хозяине (*Melampyrum nemorosum*), мелкотравные пациентные виды (*Poa pratensis*, *Agrostis tenuis*, *Achillea millefolium*, *Veronica chamaedrys*), а также другие луговые виды (*Ranunculus acris*, *Elytrigia repens*). Причем некоторые из них дают высокие значения факториальных варьирований (*Achillea millefolium*, *Veronica chamaedrys*, *Lathyrus pratensis*), т. е. сравнимы по силе влияния с эдификаторными видами (*Filipendula ulmaria* и *Deschampsia cespitosa*), но надо помнить, что знаки влияния здесь противоположны (табл. 4). Положительные связи некоторых видов объяснить достаточно просто, если речь идет о полупаразитах или видах-лианах. Что же касается других типичных луговых видов, то их положительные связи можно объяснить сходными требованиями по экологическим факторам и отсутствием ярко выраженного лимитирующего фактора. Может быть, сказывается отсутствие эдификаторных свойств и общая пациентность луговых видов, образующих многовидовые сообщества. Возможно также, что их положительные связи являются отражением их отрицательных связей с видами-эдификаторами (сходные данные приведены в работе А. В. Галанина (1980)). При этом положительная связь — это неполное выражение адаптивной реакции «+», т. е. отражена только восходящая часть линии регрессии, поскольку влияющий вид представлен сравнительно невысоким покрытием. Все эти виды можно квалифицировать как ассектаторы, заполняющие с разной полнотой пространство между эдификаторами.

От анализа влияния отдельных видов перейдем к рассмотрению факторов, определяющих структуру растительного сообщества в целом. В этом нам поможет

ТАБЛИЦА 6

Факториальное варьирование видов (V) под влиянием других видов и факторов биотопа

	<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>Angelica sylvestris</i>	<i>Anthriscus sylvestris</i>	<i>Elytrigia repens</i>	<i>Phleum pratense</i>	<i>Poa pratensis</i>	<i>Agrostis tenuis</i>	<i>Festuca rubra</i>	<i>F. pratensis</i>	<i>Carex nigra</i>	<i>Stellaria graminea</i>	<i>Centaurea jacea</i>
<i>Alopecurus pratensis</i>	0.0	3.0	3.1	1.9	2.3	1.7	2.4	1.0	0.4	0.8	0.6	0.5	0.7	2.5
<i>Filipendula ulmaria</i>	4.9	0.0	2.1	2.8	2.7	1.1	1.6	0.3	0.0	1.1	0.6	0.5	0.7	1.7
<i>Deschampsia cespitosa</i>	8.0	2.1	0.0	1.8	1.8	0.9	1.3	0.8	0.2	2.3	0.9	0.1	0.5	2.1
<i>Angelica sylvestris</i>	3.4	2.9	4.1	0.0	1.7	3.0	1.1	1.0	0.2	2.3	0.6	0.3	2.5	4.0
<i>Anthriscus sylvestris</i>	3.2	2.6	1.7	1.8	0.0	1.3	2.6	2.1	4.0	1.2	0.5	1.2	0.6	1.1
<i>Elytrigia repens</i>	2.2	1.1	1.1	0.9	2.0	0.0	0.4	0.2	7.0	0.4	0.8	0.1	0.4	0.6
<i>Phleum pratense</i>	7.1	2.2	2.5	2.6	3.4	0.8	0.0	2.7	1.1	2.3	0.9	1.0	1.2	1.4
<i>Poa pratensis</i>	3.2	1.1	2.4	6.1	1.6	0.4	1.7	0.0	0.5	1.6	1.5	0.9	2.1	1.3
<i>Agrostis tenuis</i>	2.9	2.1	1.1	0.7	3.6	7.6	2.5	1.1	0.0	1.0	1.8	1.9	0.2	1.4
<i>Festuca rubra</i>	5.5	2.3	4.9	1.8	2.3	0.9	2.5	2.2	0.5	0.0	0.6	1.2	0.6	2.5
<i>F. pratensis</i>	2.2	1.1	1.1	1.2	1.0	0.4	1.0	1.1	0.5	1.2	0.0	0.3	0.2	0.6
<i>Carex nigra</i>	1.4	2.0	1.2	0.6	1.5	0.4	0.9	1.0	2.1	1.0	0.9	0.0	0.5	2.5
<i>Stellaria graminea</i>	2.3	2.3	2.3	3.4	2.6	0.6	2.0	4.5	0.2	1.5	0.8	0.9	0.0	1.6
<i>Centaurea jacea</i>	2.8	2.3	2.1	2.1	2.1	1.7	1.1	0.3	0.2	0.9	0.4	0.8	1.7	0.0
<i>Achillea millefolium</i>	1.6	1.1	0.5	0.5	1.7	5.0	0.1	0.3	0.6	0.3	0.2	0.1	0.1	0.3
<i>Veronica chamaedrys</i>	2.0	2.0	4.6	0.7	1.6	1.0	0.9	1.1	0.6	0.7	0.5	0.4	0.2	0.5
<i>Galium uliginosum</i>	1.6	2.5	1.8	1.5	0.8	0.7	0.9	0.8	1.7	0.9	0.3	2.0	1.1	1.5
<i>Vicia cracca</i>	1.6	1.7	2.2	1.4	2.1	1.1	1.5	2.3	0.4	1.9	1.5	0.1	0.1	1.9
<i>Lathyrus pratensis</i>	1.3	1.4	1.5	2.4	1.4	1.0	1.0	1.3	0.4	2.0	0.4	0.2	0.8	1.7
<i>Rumex acetosa</i>	5.2	3.9	3.6	2.9	4.6	1.6	2.3	0.9	0.1	2.8	0.8	0.4	1.9	1.9
<i>Melampyrum nemorosum</i>	3.8	7.6	2.5	1.3	3.2	1.1	0.7	0.8	1.4	0.4	0.5	1.6	1.3	1.4
<i>Ranunculus acris</i>	1.5	1.0	2.0	0.4	2.7	0.9	3.1	0.6	0.1	1.5	0.5	0.6	0.4	1.8
<i>R. auricomus</i>	2.9	3.1	2.2	1.9	2.3	0.4	0.6	2.7	0.2	0.7	0.3	1.3	1.8	3.2
Виды < 10 %	2.3	2.1	1.2	1.0	1.5	0.8	1.0	1.6	0.4	0.8	0.6	0.6	1.3	1.8
Среднее V	2.7	2.2	1.8	1.5	1.9	1.2	1.2	1.4	0.8	1.1	0.6	0.6	1.1	1.7

ТАБЛИЦА 6 (продолжение)

	Achillea millefolium	Veronica chamaedrys	Galium uliginosum	Vicia cracca	Lathyrus pratensis	Rumex acetosa	Melampyrum nemorosum	Ranunculus acris	R. auricomus	Виды < 10 %	Совокупность видов	Факторы биотопа		Исучтенные факторы
												общее	ППИ	
<i>Alopecurus pratensis</i>	1.9	1.7	0.9	1.0	2.0	1.0	2.1	0.6	0.5	8.1	41	8	5	47
<i>Filipendula ulmaria</i>	2.0	2.9	0.3	1.3	1.3	1.6	3.4	1.2	0.6	7.7	42	25	21	12
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1.6	1.8	0.9	1.0	0.8	1.0	3.2	1.2	0.2	8.0	42	13	8	37
<i>Angelica sylvestris</i>	3.3	4.4	1.4	3.4	2.6	1.5	1.1	0.7	0.7	6.6	53	11	3	33
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0.5	2.9	0.9	2.1	2.3	0.7	2.8	1.9	1.0	11.2	50	5	6	38
<i>Elytrigia repens</i>	1.6	1.1	0.5	1.1	0.8	0.3	0.7	1.3	0.6	14.3	40	2	5	54
<i>Phleum pratense</i>	0.1	3.0	0.8	2.7	2.2	0.5	1.1	3.8	0.2	7.3	51	4	3	42
<i>Poa pratensis</i>	2.0	2.6	0.9	4.0	2.5	0.3	0.7	0.7	0.7	8.6	48	2	7	43
<i>Agrostis tenuis</i>	0.5	0.7	2.0	0.8	1.5	0.3	2.2	0.3	0.6	13.1	50	2	2	45
<i>Festuca rubra</i>	0.5	1.8	0.8	3.9	4.7	1.0	2.1	1.3	0.4	7.6	52	3	7	38
<i>F. pratensis</i>	5.3	1.5	0.2	1.2	0.5	0.3	0.7	0.5	0.2	9.8	32	2	3	63
<i>Carex nigra</i>	1.2	0.7	2.0	0.6	0.7	0.4	4.1	0.7	0.2	10.9	38	1	6	55
<i>Stellaria graminea</i>	0.9	0.7	0.6	0.5	2.5	1.1	3.9	1.8	0.2	21.8	59	4	7	30
<i>Centaurea jacea</i>	1.7	1.3	0.7	0.5	0.6	0.8	1.6	1.2	1.0	10.9	39	4	3	54
<i>Achillea millefolium</i>	0.0	1.3	0.1	3.1	0.3	0.1	0.4	0.3	0.1	8.1	26	4	5	64
<i>Veronica chamaedrys</i>	1.5	0.0	0.9	0.4	1.8	1.5	1.0	0.5	0.1	7.5	32	2	5	61
<i>Galium uliginosum</i>	1.3	1.7	0.0	1.2	0.9	0.4	1.4	0.4	0.2	15.6	41	3	2	54
<i>Vicia cracca</i>	4.4	2.0	0.9	0.0	3.3	0.2	0.9	1.0	0.3	7.4	40	2	2	56
<i>Lathyrus pratensis</i>	1.0	1.9	0.2	2.7	0.0	0.1	1.7	0.8	0.6	7.4	33	4	2	61
<i>Rumex acetosa</i>	1.9	6.5	0.5	2.0	4.2	0.0	1.5	1.8	0.6	15.8	68	13	1	18
<i>Melampyrum nemorosum</i>	1.9	1.3	0.5	0.5	1.1	0.8	0.0	0.8	1.3	10.3	46	8	2	44
<i>Ranunculus acris</i>	3.1	0.3	0.4	2.3	0.6	0.5	0.8	0.0	0.1	4.9	30	2	2	66
<i>R. auricomus</i>	2.6	0.7	0.7	2.7	8.2	0.5	2.5	0.4	0.0	13.0	55	4	4	38
Виды < 10 %	2.5	2.0	0.5	1.1	2.0	1.1	0.9	1.1	0.5	5.9	34			66
Среднее V	2.1	1.9	0.6	1.5	2.0	0.8	1.4	1.1	0.5	8.5	40	4	5	51

Примечание. Виды < 10 % — виды со встречаемостью меньше 10%; влияющий вид или фактор — в верхней строк.

рассмотрение долей факториальных варьирований (V), вызванных взаимодействием видов, а также влиянием факторов биотопа. Удобство V состоит в том, что в отличие от η^2 его можно суммировать и усреднять: так, суммирование V отдельных видов по строке показывает совокупное влияние всех видов на «строчный» вид; усредненное же значение V по столбцу показывает среднюю силу влияния вида (табл. 6). Влияние факторов биотопа рассчитывалось по формуле $V = \eta^2 \cdot 100 \%$.

Исследуя таблицу, можно заметить, что доля отдельного вида в варьировании другого вида весьма мала, но в сумме эти значения достигают 19—68 % (столбец «совокупность видов»), в среднем составляя 40 %. Т. е. на лугу 40 % в варьировании покрытия вида вызвано влиянием других видов. В лесных сообществах это значение было ниже и составляло 30 % (Ипатов и др., 2010). Это связано с преобладающим влиянием биотопа, создающегося древостоем, сила влияния которого, оцененная через факторы сквозистости, опада и микрорельефа, составляла 28 %. К сожалению, на лугах гораздо труднее оценить варьирование биотопа: условия освещенности, почвы и микрорельеф на лугах достаточно выровнены. Поэтому в качестве факторов биотопа предложим рассматривать общее проективное покрытие видов (аналог древесного яруса) как совокупное воздействие травяного яруса, а также ветошь (опад). И тот и другой фактор определяются самой луговой растительностью, и доля их суммарного влияния составляет 9 %, что в 3 раза меньше, чем в лесах (табл. 6). Таким образом, на взаимодействия растений (с учетом взаимоотношений через биотоп) приходится около 50 % варьирования, столько же остается и на неучтенные факторы. В качестве «неучтенных факторов» можно рассматривать микроэкоотоп (эдафические флуктуации и микрорельеф), неравномерность распределения зачатков (вегетативное размножение, близость источников зачатков, зоогенный фактор и др.), а также индивидуальную изменчивость. Чем больше факторов биотопа мы сможем вычлениить и оценить, тем меньше будет доля «неучтенных факторов».

Что касается влияния отдельных видов на другие виды, оцененного через среднее факториальное варьирование вида, то оно колеблется от 0.1 до 2.7 (нижняя строка табл. 6). Наиболее сильное влияние оказывают виды с большим обилием — *Alopecurus pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa*, *Anthriscus sylvestris*, что подтверждает высокая степень корреляции между средним V (силой влияния) и средним проективным покрытием ($r = 0.62$), но это не всегда так. Малообильные *Achillea millefolium*, *Lathyrus pratensis*, *Veronica chamaedrys* также дают высокие значения факториальных варьирований, что, очевидно, связано с их положительным влиянием на другие виды. Наиболее слабое влияние оказывают преимущественно мелкие виды, находящиеся в вегетативном состоянии: *Poa nemoralis*, *Ranunculus auricomus*, *Alchemilla vulgaris*, *Vicia sepium*, *Juncus filiformis*, *Viola riviniana*, *Equisetum arvense*.

Заключение

В результате проведенного анализа описана пространственная и функциональная структура лугового сообщества. Обнаружена его неоднородность, выражающаяся в сильном варьировании проективного покрытия видов. Проведена оценка роли различных видов в формировании растительного покрова луга. Пять видов (*Alopecurus pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa*, *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*) могут быть признаны доминантами, но не по всей территории,

а в пределах отдельных пятен. Эти виды можно назвать локальными доминантами. В пятнах доминирования они проявляют себя как эдификаторы (локальные эдификаторы), при этом воздействие видов различается по степени и длительности. Так, обнаружено, что *Alopecurus pratensis*, *Filipendula ulmaria* и *Deschampsia cespitosa* являются сильными и постоянными эдификаторами, тогда как *Angelica sylvestris* и *Anthriscus sylvestris* проявляют слабые сезонные эдификаторные свойства. Влияние эдификаторов на растительность проявляется в снижении обилия сопутствующих видов-ассектаторов (их проективного покрытия, высоты, фитомассы). Показано, что виды имеют разную стратегию захвата и удержания территории, при этом эдификаторная сила вида определяется его биологическими свойствами, в частности жизненной формой, обилием, а также особенностями фенологии. Анализ функциональной структуры сообщества позволил объяснить особенности его пространственной структуры: наличие мозаики пятен видов-эдификаторов, негативно влияющих на другие виды, и пятен положительно связанных друг с другом видов лугового разнотравья. Несмотря на то что взаимодействия между отдельными видами незначительны, в совокупности доля влияния взаимоотношений между видами в формировании лугового сообщества составляет в среднем 50 %, что на 10 % больше, чем в напочвенном покрове лесных сообществ, при этом на неучтенные факторы приходится около половины варьирования.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-00723).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 2. С. 27—42.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.
- Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 247 с.
- Василевич В. И., Бибикова Т. В. Щучковые и лисохвостные луга Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 1. С. 29—41.
- Волкова Л. В. Морфологическая специфичность некоторых видов зонтичных западной Сибири на начальных стадиях онтогенеза // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 2. С. 188—200.
- Воронов А. Г. Геоботаника. М., 1973. 384 с.
- Галанин А. В. Влияние фитогенного поля на распределение растений // Экология. 1980. № 6. С. 76—78.
- Галанин А. В., Дегтева С. В. Распределение растений в фитогенном поле щучки дернистой // Вестн. ЛГУ. Сер. Биол. 1982. № 15. С. 91—94.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1441—1445.
- Ипатов В. С. Описание фитоценоза. СПб., 1998. 94 с.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 92—100.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies* (Pinaceae) в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 94—103.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Майор И. А. Влияние *Filipendula ulmaria* (Rosaceae) на сопутствующие виды в луговых сообществах // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 1046—1053.
- Ипатов В. С., Журавлева Е. Н., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. Фитогенное поле *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae) // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 4. С. 558—568.
- Ипатов В. С., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Журавлева Е. Н. Метод анализа функциональной структуры растительного сообщества // Бот. журн. 2010. Т. 95. № 1. С. 117—128.

Куркин К. А. Эдификаторы и ассектаторы настоящих лугов Барабинской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 1. С. 29—41.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Фитогенное поле герани лесной *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae) // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 6. С. 833—848.

Ниценко А. А. О фитоценотипах // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 6. С. 27—45.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970. 268 с.

Работнов Т. А. Изменчивость луговых ценозов и ее значение для практики геоботанических исследований // Геоботаническое исследование лугов. Минск, 1967. С. 5—17.

Работнов Т. А. Мозаичность луговых фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. С. 104—117.

Работнов Т. А. Влияние одних растений на другие при совместном произрастании в фитоценозах // Журн. общей биологии. 1996. Т. 57. № 3. С. 376—380.

Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25—42.

Сукачев В. Н. Избранные труды / Под ред. Е. М. Лавренко. Л., 1972. Т. 1. 419 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester, 1979. 222 p.

Grime J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences // J. Veget. Sc. 2006. Vol. 17. N 2. P. 255—260.

Harper J. L. Population biology of plants. London; New York; San Francisco, 1977. 892 p.

Keddy P., Nielsen K., Weiher E., Lawson R. Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants // J. Veget. Sc. 2002. Vol. 13. N 1. P. 5—16.

Sukachov V. N. Principles of classification of the spruce communities of European Russia // J. Ecology. 1928. Vol. 16. N 1. P. 1—18.

SUMMARY

The analysis of spatial and functional structure of meadow plant community was made. The strong heterogeneity of species coverage was shown. The edification role of dominant species and specifics of their affecting on the concomitant species was estimated. The forces of cooperation between certain species were shown to be insignificant, but the overall influence of mutual relations between species in meadow soil cover is approximately 50 %. This is about 10 % more than in the forests, where the structure of soil cover mosaic depends mainly on the influence of tree layer.