

## МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.55

© В. С. Ипатов, В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева, Е. Н. Журавлева

### МЕТОД АНАЛИЗА ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА

V. S. IPATOV, V. Ch. LEBEDEVA, M. Yu. TIKHODEYEVA,  
E. N. ZHURAVLEVA. THE METHOD OF ANALYSIS OF THE FUNCTIONAL  
STRUCTURE OF A PLANT COMMUNITYСанкт-Петербургский государственный университет  
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9  
Тел. (812) 328-14-72  
E-mail: vsipatov@mail.ru  
Поступила 22.04.2009

Представлен метод анализа взаимодействий видов друг с другом в растительном сообществе. Показана возможность его использования на примере сосняка, ельника, березняка и осинника чернично-зеленомошных.

**Ключевые слова:** структура растительных сообществ, взаимоотношения растений, дисперсионный анализ.

Центральной проблемой фитоценологии является выявление механизмов интеграции растений в сообществе. Эти механизмы выражаются в различных аспектах: во-первых, в экопическом отборе видов (экотоп — это совокупность экологических факторов, не измененных растениями), во-вторых, в биотопическом отборе (биотоп — совокупность экологических факторов, трансформированных растениями), и, наконец, в ценотическом отборе (конкуренция, возможно — аллелопатия).

Состояние растений каждого из видов в сообществе определяется в значительной мере взаимодействием видов (включая биотопические и ценотические факторы). Если рассматривать сообщество как систему (совокупность элементов и их взаимодействий), а ее элементами считать совокупности особей каждого из видов, то взаимодействие видов в целом можно назвать функциональной структурой. Взаимное же расположение элементов есть пространственная структура, т. е. не что иное, как строение. Различать пространственную и функциональную структуру предложил В. Н. Беклемишев (1960). Они взаимосвязаны друг с другом: в частности, взаимодействие видов приводит к варьированию обилия видов; в свою очередь, по варьированию остальных видов можно судить об их взаимодействии. Целью представляемой работы как раз и является создание метода, позволяющего раскрыть функциональную структуру растительного сообщества и проверить его на конкретных фитоценозах.

В основе рассматриваемого метода лежит канонический однофакторный дисперсионный анализ, с которым легче всего ознакомиться у Н. А. Плохинского (1961). Напомним его суть: в дисперсионном анализе вычисляется три дисперсии:  $C_y = C_x + C_z$ , где  $C_y$  — общее варьирование признака,  $C_x$  — факториальное варьиро-

вание — варьирование признака, вызванное влиянием воздействующего фактора;  $C_x$  — случайное варьирование, точнее, варьирование, вызванное неучтенными факторами. Уровень факториального варьирования оценивается как отношение  $C_x / C_y = \eta_x^2$  (квадрат корреляционного отношения). При этом фактор (Ф) и признак (А) могут меняться местами:  $\eta_{\Phi, A}^2$  — варьирование признака А под влиянием фактора,  $\eta_{A, \Phi}^2$  — варьирование фактора (он рассматривается как признак) — под влиянием признака (рассматривается как фактор). Влияние неучтенных факторов рассчитывается следующим образом:  $\eta_2^2 = Cz / C_x$ . Значения квадрата корреляционного отношения колеблются в пределах от 0 до 1: чем больше  $\eta^2$ , тем сильнее влияет данный фактор на исследуемый признак. В качестве примера значения  $\eta_x^2$  приведены в табл. 2. Обычно вычислением  $\eta^2$  дело и ограничивается, эти значения и считаются соответствующими реальной силе влияния факторов на признаки. Однако если рассматривается влияние нескольких факторов на данный признак и они, в свою очередь, связаны друг с другом, то истинное влияние каждого из факторов на данный признак должно быть меньше полученного  $\eta_{A\Phi}^2$ .

Выяснить истинное влияние каждого из факторов теоретически можно, применив многофакторный дисперсионный анализ. Но это только теоретически. Например, мы желаем получить оценки взаимодействия 10 видов, используя проективные покрытия на маленьких площадках  $0.5 \times 0.5$  м. Если разбить значения проективного покрытия на 5 классов, то нам потребуется около миллиона площадок; при размере пробных площадей  $20 \times 20$  м необходимо 6000 пробных площадей в сходных экотопах, что практически невозможно. Мы попытались установить истинное влияние фактора другим путем. Допустим, определено влияние вида В на вид А ( $\eta_{AB}^2$ ), а также вида С и вида D на вид В ( $\eta_{BC}^2$ ;  $\eta_{BD}^2$ ). Необходимо получить «истинное» значение  $\eta_{AB}^2$ , элиминируя влияние видов С и D на вид В. Исходим из того, что вычисленное  $\eta_{AB}^2$  должно последовательно снижаться на величины  $\eta_{AB}^2 \cdot \eta_{BC}^2$ ,  $\eta_{AB}^2 \cdot \eta_{BD}^2$ :

$$\eta_{AB}^2 = (\eta_{AB}^2 - \eta_{AB}^2 \eta_{BC}^2) - (\eta_{AB}^2 - \eta_{AB}^2 \eta_{BC}^2) \eta_{BD}^2 = \eta_{AB}^2 (1 - \eta_{BC}^2)(1 - \eta_{BD}^2).$$

Удобно выразить факториальное варьирование величиной  $V_{AB}(\%) = 100 \eta_{AB}^2$ . Тогда  $|V_{AB}| = V_{AB} (1 - \eta_{BC}^2)(1 - \eta_{BD}^2)$ .

Для любого числа видов ( $n$ )  $|V_{1,2}| = V_{1,2} (1 - \eta_{2,3}^2)(1 - \eta_{2,4}^2) \dots (1 - \eta_{2,n}^2)$ . Отметим, что в качестве влияющего фактора может рассматриваться как другой вид, так и любой экологический фактор или отражающий его признак сообщества. Полезным может быть и критерий, показывающий долю факториального варьирования данного вида во всей совокупности видов сообщества —  $C_{Xi} / \Sigma C_{Xi}$ , где  $C_{Xi}$  — факториальное варьирование вида,  $\Sigma C_{Xi}$  — сумма факториальных варьирований всех видов в сообществе (Ипатов, Кирикова, 1977). Далее рассмотрим практическое применение предложенного метода при анализе конкретных растительных сообществ.

Исследуемые пробные площади — сосняк, березняк, осинник и ельник чернично-зеленомошные — представляют собой стадии автогенной сукцессии в процессе формирования коренного елового сообщества. Расположены они на первой озерной террасе в юго-восточной части о-ва Коневец (Ленинградская обл., Ладожское озеро). Почвы описываемых сообществ поверхностно-подзолистые и грубогумусовые подзолистые, сформированы на песчано-валунных отложениях. Характеристика древостоя пробных площадей представлена в табл. 1. В живом напочвенном покрове преобладают в разных сочетаниях *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Melanopyrum pratense*, *Avenella flexuosa*, *Oxalis acetosella*, а также зеленые мхи —

ТАБЛИЦА 1

Характеристика древостоя пробных площадей

Участок, формула древостоя, древесные породы	Возраст, лет	Число особей, шт./га	Высота, средняя, (макс.), м	Диаметр, средний, (макс.), см	Диаметр кроны, м	Число подроста, шт./га
<b>осняк 7С2Е1Б</b>						
осина	150	325	21 (23)	24 (27)	6—8	1400
	55		12 (15)	7.5 (12)	1.5—3	
ель	100	500	14 (16)	12 (15)	3—4.5	1600
	55		3 (5)	5 (7)	2—3.5	
береза	120	25	21	47.5	10	
<b>Березняк 8Б2Е</b>						
береза	70	400	28 (32)	31 (44)	5—9	700
	35		16 (19)	14 (20)	3—5	
ель	50	300	8 (11)	9 (13)	2—3.5	800
	25		4 (5)	5 (6.5)	1.5—2.5	
<b>Осинник 5О3Б2С + Е</b>						
осина	70	225	26 (29)	32 (46)	6—9	
береза	70	75	21 (22)	19.5 (22)	3—6	
	35		14 (18)	10 (12)	1.5—3	
сосна	70	125	20 (21)	22.5 (25)	3—4.5	
ель	50	325	9 (12)	9 (11)	2—3.5	1000
	25		4 (6)	5 (6)	1.5—2.5	
<b>Ельник 9Е1Б</b>						
ель	100	350	29 (32)	40 (56)	5—8	3000
	40		5 (8)	6 (13)	1.5—2.5	
береза	50	100	16.5 (18)	35 (43)	2.5—3.5	

*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*. Сбор материалов производился по следующей методике: на пробных площадях 20 × 20 м по координатной сетке были заложены площадки размером 0.1 м<sup>2</sup>, на которых учитывалось проективное покрытие видов, проективное покрытие опада, сквозистость древесного полога над площадкой (березняк, осинник, ельник), микрорельеф — повышения, понижения, пристволовые повышения, пни (сосняк) (Лебедева, Тиходева, Ипатов, 2006). В дальнейшем микрорельеф, опад и сквозистость были рассмотрены в качестве факторов биотопа. Также были использованы данные, собранные иным путем в заболоченных чернично-сфагновых сосняках: объединенная выборка из 2700 площадок размером 0.1 м<sup>2</sup> на 10 пробных площадях (Журавлева, Ипатов, 2005). Здесь проведена оценка 5 параметров, отражающих влияние древостоя на растительность нижних ярусов: сквозистость древесного полога над площадками — общая и в зените (Ипатов и др., 1979), относительная высота микрорельефа, окружность ствола дерева (для пристволовых площадок) и насыщенность почвы корнями. Эти параметры рассматривались как факторы биотопа.

Результаты проведенного анализа варьирования видов под влиянием каждого из видов и факторов биотопа, а также суммарного влияния всех видов и учетных факторов биотопа приведены в табл. 2—5. Заметим, что суммирование факторального варьирования (V) по строчкам неравномерно, так как общее варьирование вида (Су) одинаково при влиянии каждого из видов.

Факториальное варьирование ( $\eta^2$  и V) видов и доли от суммы

N = 495	<i>Vaccinium myrtillus</i>			<i>Vaccinium vitis-idaea</i>			<i>Linnaea borealis</i>			<i>Avenella flexuosa</i>			<i>Melampyrum pratense</i>			<i>Calluna vulgaris</i>		
	$\eta^2$	V	S	$\eta^2$	V	S	$\eta^2$	V	S	$\eta^2$	V	S	$\eta^2$	V	S	$\eta^2$	V	S
Среднее	31			17			4			4			0.3			1		
<i>Vaccinium myrtillus</i>				<b>0.12</b>	2.7	0.39	0.03	0.6	0.11	0.16	4.8	0.42	0.01	0.4	0.38	0.03	0.6	0.1
<i>V. vitis-idaea</i>	<b>0.13</b>	2.9	0.13				0.14	2.8	0.11	0.12	3.6	0.08	<b>0.02</b>	0.7	0.23	<b>0.04</b>	0.8	0.05
<i>Linnaea borealis</i>	0.07	1.8	0.01	0.03	0.7	0.01				<b>0.24</b>	7.1	0.01	0.01	0.4	0.02	0.03	0.6	0.00
<i>Avenella flexuosa</i>	<b>0.18</b>	4.1	0.03	<b>0.06</b>	1.3	0.01	<b>0.20</b>	4.0	0.02				0.01	0.4	0.01	<b>0.00</b>	0.2	0.00
<i>Melampyrum pratense</i>	<b>0.07</b>	1.8	0.00	<b>0.08</b>	1.8	0.00	0.12	2.4	0.00	0.03	0.9	0.00				<b>0.14</b>	2.8	0.00
<i>Calluna vulgaris</i>	<b>0.11</b>	2.5	0.01	0.04	0.9	0.00	0.06	1.2	0.00	0.11	3.3	0.00	0.00	0.4	0.00			
<i>Pleurozium schreberi</i>	<b>0.09</b>	2.3	0.47	0.06	1.3	0.27	0.12	2.4	0.39	0.09	2.7	0.27	0.00	0.4	0.04	<b>0.14</b>	2.8	0.72
<i>Dicranum polysetum</i>	0.06	1.4	0.07	0.03	0.7	0.03	0.05	1.0	0.04	0.10	3.0	0.07	0.00	0.4	0.04	0.03	0.6	0.04
<i>D. scoparium</i>	0.04	0.7	0.00	0.02	0.4	0.00	0.11 <sup>23</sup>	2.2	0.00	0.03	0.9	0.00	0.00	0.4	0.00	0.00	0.4	0.00
<i>Hylocomium splendens</i>	0.05	1.4	0.27	<b>0.06</b>	1.3	0.29	0.14	2.8	0.36	0.07	2.1	0.15	0.01	0.4	0.27	0.01	0.2	0.06
<b>Среднее V</b>		<b>2.1</b>			<b>1.2</b>			<b>2.2</b>			<b>3.2</b>			<b>0.4</b>			<b>1.0</b>	

Примечание. Влияющий вид (или фактор) — в верхней строке; вид, испытывающий влияние — в левом для участка; значения  $\eta^2$ , достоверные на уровне значимости 0.95, выделены жирным шрифтом;  $\Sigma$  — суммарное

Естественно возникает вопрос: насколько тесно связаны оценки факториального варьирования (V) с проективным покрытием влияющего вида и с проективным покрытием испытывающего влияние вида? Они оказались неэквивалентны ( $r^2 = 0.34$ ), т. е. по проективному покрытию нельзя судить о факториальном варьировании (не всегда чем обильнее вид, тем сильнее его воздействие).

По силе влияния, оцененной как среднее V (влияние на средний вид), выделяются следующие виды (приведены в порядке уменьшения V): в сосняке — *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*; в ельнике — *Pleurozium schreberi*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Hylocomium splendens*; в березняке — *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Stellaria holostea*, *Brachythecium salebrosum*, *Melampyrum pratense*; в осиннике — *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria holostea*, *Vaccinium myrtillus*. При этом среди них есть виды как с большим, так и с малым проективным покрытием. Обращает на себя внимание весьма сильное суммарное влияние зеленых мхов. Это легко объясняется тем, что зеленые мхи образуют в совокупности плотные многовидовые синузии. Относительно сильное влияние *Oxalis acetosella* может быть связано с образованием ею достаточно густых куртин из сети надзем-

Таблица 2

Факториального варьирования всех видов (S) в сосняке

<i>Pleurozium schreberi</i>			<i>Dicranum polysetum</i>			<i>D. scoparium</i>			<i>Hylocomium splendens</i>			Все виды	Факторы биотопа			Виды и факторы биотопа	Неучтенные факторы	ΣS/n
													опад	микро-рельеф	Σ			
η <sup>2</sup>	V	S	η <sup>2</sup>	V	S	η <sup>2</sup>	V	S	η <sup>2</sup>	V	S	V	V	V	V	V	V	
	47			10			0.4			22			23					
<b>0.18</b>	5.1	0.30	0.45	17.7	0.54	0.02	1.0	0.28	0.21	6.6	0.29	40	10	3	13	53	47	0.29
<b>0.30</b>	8.6	0.12	0.22	8.6	0.07	0.01	0.5	0.04	<b>0.30</b>	9.5	0.10	38	8	2	10	48	52	0.09
0.31	8.8	0.01	0.16	6.3	0.00	<b>0.06</b>	3.0	0.04	0.46	14.5	0.01	43	2	2	4	47	53	0.01
<b>0.14</b>	3.9	0.01	<b>0.29</b>	11.3	0.01	<b>0.02</b>	1.0	0.01	0.16	5.1	0.01	31	5	2	7	38	62	0.01
<b>0.21</b>	5.9	0.00	0.19	7.4	0.00	0.01	0.5	0.0	0.10	3.2	0.00	27	3	2	5	32	68	0.001
0.30	8.4	0.00	0.24	9.4	0.00	0.00	0.5	0.00	0.49	15.7	0.00	42	1	2	3	45	55	0.001
			0.09	3.5	0.11	0.02	1.0	0.30	0.36	11.5	0.51	28	16	3	19	47	53	0.31
0.28	7.8	0.12				0.00	0.5	0.02	0.25	8.0	0.08	23	4	2	6	29	71	0.05
0.32	9.0	0.00	0.05	2.0	0.00				0.02	0.6	0.00	17	5	2	7	24	76	0.001
<b>0.32</b>	9.0	0.43	0.28	10.9	0.27	0.02	1.0	0.30				29	8	3	11	40	60	0.24
	<b>7.4</b>			<b>8.6</b>			<b>1.0</b>			<b>8.3</b>		<b>32</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>9</b>	<b>41</b>	<b>59</b>	

столбце; в строке «среднее» приведены: для видов — среднее проективное покрытие, для факторов — их средние влияния факторов биотопа; ΣS/n — средняя доля факториального варьирования вида.

ных и подземных побегов в верхней части подстилки. Кажется странным также относительно невысокое влияние *Vaccinium myrtillus* при ее высоком покрытии. Возможно, это связано с ростом *Vaccinium myrtillus* клонами и разделением в пространстве надземных (затеняющих) побегов и подземных (питающих, обуславливающих корневую конкуренцию). Заслуживает внимание также объяснение крайних случаев, когда при низком проективном покрытии воздействующего вида факториальное варьирование оказывается большим. Так, в сосняке *Avenella flexuosa* при невысоком обилии вызывается относительно высокое факториальное варьирование у *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis* и *Calluna vulgaris*. Возможно, здесь играет роль достаточно густая сетка корней *Avenella flexuosa*. Впрочем, детальный анализ подобных случаев не входит в задачи этой статьи.

Обзор таблиц показывает, что влияние каждого вида в отдельности невелико. Иное дело — совокупное влияние всех видов на каждый отдельный вид (в табл. 2—5 колонка — сумма влияния соседних видов). На разных участках оно в среднем колеблется от 23 до 32 % (табл. 6). Характерно, что в очень большой выборке в заболоченных сосняках с иным набором видов оно оказалась примерно та-

Факториальное варьирование видов (V) и доли от суммы

N = 395	<i>Vaccinium myrtillus</i>		<i>V. vitis-idaea</i>		<i>Linnaea borealis</i>		<i>Avenella flexuosa</i>		<i>Maianthemum bifolium</i>		<i>Oxalis acetosella</i>		<i>Stellaria holostea</i>		<i>Pleurozium schreberi</i>		<i>Dicranum polysetum</i>	
	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S
Среднее	12		1		9		3		8		8		1		52		10	
<i>Vaccinium myrtillus</i>			2.4	0.30	1.9	0.12	3.1	0.11	1.8	0.10	1.6	0.06	1.5	0.11	2.9	0.06	2.2	0.09
<i>V. vitis-idaea</i>	6.8	0.01			1.6	0.00	2.4	0.09	1.8	0.00	5.4	0.01	4.2	0.01	2.9	0.00	1.0	0.00
<i>Linnaea borealis</i>	3.4	0.01	0.8	0.00		0.05		0.02	1.2	0.03	1.6	0.01	2.7	0.00	5.8	0.01	2.2	0.01
<i>Avenella flexuosa</i>	2.5	0.05	0.2	0.04	2.2		5.1		4.5	0.02	2.2	0.03	0.4	0.09	5.0	0.05	2.9	0.03
<i>Maianthemum bifolium</i>	1.7	0.01	0.2	0.00	4.2	0.04	1.4	0.01			4.6	0.04	1.0	0.01	3.6	0.00	6.1	0.05
<i>Oxalis acetosella</i>	1.7	0.02	0.8	0.04	1.0	0.03	3.1	0.05	3.9	0.09			5.1	0.19	3.2	0.03	3.5	0.00
<i>Stellaria holostea</i>	2.2	0.01	3.4	0.03	1.0	0.00	3.4	0.01	0.9	0.00	12.4	0.03			3.2	0.00	0.6	0.00
<i>Pleurozium schreberi</i>	2.0	0.34	0.2	0.33	1.9	0.50	2.0	0.37	1.2	0.30	2.4	0.49	1.1	0.47			3.5	0.61
<i>Dicranum polysetum</i>	3.4	0.22	0.6	0.05	0.6	0.05	4.4	0.30	2.7	0.26	1.9	0.14	0.4	0.05	6.8	0.27		
<i>D. scoparium</i>	4.2	0.27	0.6	0.13	1.0	0.11	0.7	0.04	0.9	0.10	1.4	0.11	0.4	0.05	7.9	0.32	1.3	0.09
<i>Hylocomium splendens</i>	1.4	0.05	0.6	0.06	1.6	0.07	2.4	0.08	1.5	0.07	1.6	0.06	0.2	0.02	10.4	0.20	1.3	0.04
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	3.1	0.00	3.6	0.00	0.3	0.00	1.7	0.00	0.9	0.00	1.4	0.00	0.2	0.00	4.0	0.00	0.6	0.00
<i>Brachythecium salebrosum</i>	2.0	0.00	0.6	0.01	6.4	0.02	1.4	0.00	1.5	0.01	1.4	0.00	0.2	0.00	17.3	0.03	1.3	0.00
<b>Среднее V</b>	<b>2.9</b>		<b>1.2</b>		<b>2.0</b>		<b>2.6</b>		<b>1.9</b>		<b>3.2</b>		<b>1.5</b>		<b>6.1</b>		<b>2.2</b>	

Примечание. Обозначения, как в табл. 2.

ким же (31 %). В целом можно с уверенностью сказать, что в напочвенном покрове в лесных сообществах варьирование проективного покрытия видов примерно на треть вызывается их взаимодействием.

Очевидно, варьирование видов напочвенного покрова определяется и неравномерностью размещения деревьев, и тем самым оно колеблется в разных частях фитоценоза. Обобщенные результаты такого воздействия параметров биоценоза, формируемых древостоем, приведены в табл. 6. Суммарное варьирование проективного покрытия видов под воздействием факторов, формируемых древостоем, колеблется от 9 до 44 %. Однако следует иметь в виду, что эти цифры зависят от числа параметров, учитываемых при анализе. Так, в сосняке чернично-зеленомошном были учтены только опад и микрорельеф (их суммарное

## горизонтального варьирования всех видов (S) в ельнике

спорarium	<i>Hylocium splendens</i>		<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>		<i>Brachythecium salebrosum</i>		Сумма видов	Факторы биотопа			Факторы + виды	Неучтенные факторы	ΣS/n	
	S	V	S	V	S	V		сквозистость	опад	Σ				V
10		7		0.2		1		18	27					
3	0.08	1.3	0.03	0.2	0.02	0.8	0.13	52	32	8	40	92	9	0.09
10	0.00	2.3	0.00	2.0	0.01	0.5	0.00	3	18	16	32	35	65	0
8	0.00	1.4	0.00	0.1	0.00	0.5	0.04	3	18	13	31	34	66	0
17	0.04	0.7	0.01	1.1	0.00	2.1	0.04	6	12	11	19	25	75	0.03
7	0.01	1.8	0.01	0.3	0.01	1.0	0.03	5	16	7	23	28	72	0.02
2.0	0.02	1.6	0.02	0.1	0.02	0.3	0.02	4	22	17	39	43	57	0.04
0.7	0.00	0.5	0.00	0.1	0.00	1.8	0.02	3	25	19	44	47	53	0
6.3	0.67	4.6	0.61	0.6	0.40	0.5	0.52	3	10	20	30	33	67	0.43
2.3	0.09	1.4	0.07	0.1	0.02	0.3	0.05	0	17	8	25	25	75	0.12
		4.4	0.22	0.1	0.01	0.3	0.09	7	15	6	21	28	72	0.12
3.3	0.06			3.6	0.51	0.3	0.03	8	31	12	43	51	49	0.16
0.7	0.00	13.3	0.00			0.3	0.00	11	20	20	40	51	49	0
1.0	0.00	0.2	0.00	0.3	0.00			4	12	3	14	18	82	0
2.4		2.8		0.7		0.7		28	19	12	31	59	41	

варьирование составило 9%), в ельнике, березняке и осиннике черничных учета еще и сквозистость, являющаяся мощным фактором, и при этом варьирование возросло до 28—31%. В сосняках сфагновых использовано уже 5 параметров (см. выше), и влияние биотопа, сформированного древостоем, достигло 44%. Очевидно, что при более полном учете параметров варьирование окажется еще большим.

Можно ожидать, что и влияние видов напочвенного покрова может реально оказаться большим, чем мы обнаружили, при учете, например, плотности корневых систем и некоторых иных параметров. Следует иметь в виду, что среди неучтенных факторов, вызывающих варьирование проективного покрытия, могут быть: особенности генотипа особей, их возрастное состояние, мелкая мозаика экотопа и др. В целом же, нам кажется, можно утверждать, что определяющую роль

## Факториальное варьирование видов (V) и доли от сумм

N = 400	<i>Vaccinium myrtillus</i>		<i>V. vitis-idaea</i>		<i>Linnaea borealis</i>		<i>Avenella flexuosa</i>		<i>Melampyrum pratense</i>		<i>Maianthemum bifolium</i>		<i>Oxalis acetosella</i>		<i>Stellaria holostea</i>		<i>Milium effusum</i>	
	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S
Среднее	14		1		1		20		15		9		14		12		3	
<i>Vaccinium myrtillus</i>			0.3	0.20	0.4	0.14	3.9	0.43	3.1	0.32	1.7	0.20	1.8	0.16	2.2	0.28	1.3	0.21
<i>V. vitis-idaea</i>	1.6	0.00			4.0	0.02	1.0	0.00	1.9	0.00	1.4	0.00	3.3	0.00	2.9	0.00	0.5	0.00
<i>Linnaea borealis</i>	0.8	0.00	4.2	0.03			0.4	0.00	2.5	0.00	4.2	0.01	4.8	0.00	5.8	0.01	0.3	0.00
<i>Avenella flexuosa</i>	7.6	0.24	0.3	0.05	0.4	0.08			5.9	0.22	2.8	0.12	5.9	0.21	2.2	0.09	2.3	0.13
<i>Melampyrum pratense</i>	3.2	0.13	0.3	0.05	0.4	0.17	4.2	0.21			3.4	0.18	3.0	0.12	1.9	0.10	1.3	0.09
<i>Maianthemum bifolium</i>	4.8	0.04	0.5	0.03	1.3	0.07	1.8	0.02	5.0	0.05			3.3	0.03	2.9	0.03	1.3	0.02
<i>Oxalis acetosella</i>	4.0	0.12	0.5	0.10	0.2	0.04	1.6	0.06	2.8	0.09	1.7	0.06			4.5	0.18	1.5	0.07
<i>Stellaria holostea</i>	3.2	0.08	0.5	0.07	1.3	0.21	1.0	0.03	4.3	0.12	1.7	0.05	5.2	0.13			1.5	0.06
<i>Milium effusum</i>	2.8	0.03	0.8	0.06	0.9	0.07	2.4	0.04	2.8	0.04	2.5	0.05	3.7	0.05	0.9	0.02		
<i>Pleurozium schreberi</i>	4.4	0.02	1.8	0.06	1.5	0.05	1.2	0.01	0.9	0.01	0.5	0.00	1.9	0.01	1.3	0.01	0.3	0.00
<i>Dicranum polysetum</i>	2.0	0.00	0.5	0.00	0.9	0.00	1.0	0.00	1.5	0.00	2.2	0.00	1.1	0.00	2.2	0.00	0.3	0.00
<i>D. scoparium</i>	2.8	0.02	1.8	0.10	0.4	0.02	1.0	0.01	0.9	0.01	0.5	0.01	1.9	0.02	1.6	0.02	1.8	0.03
<i>Hylocomium splendens</i>	0.8	0.00	3.6	0.06	3.1	0.05	1.2	0.00	0.6	0.00	0.5	0.00	8.1	0.02	4.2	0.01	4.0	0.02
<i>Brachythecium salebrosum</i>	6.8	0.28	0.5	0.17	0.2	0.08	2.8	0.20	2.2	0.15	3.9	0.31	4.1	0.24	3.2	0.25	3.5	0.36
<b>Среднее V</b>	<b>3.4</b>		<b>1.2</b>		<b>1.2</b>		<b>1.8</b>		<b>2.6</b>		<b>2.1</b>		<b>3.7</b>		<b>2.8</b>		<b>1.5</b>	

Примечание. Обозначения, как в табл. 2.

в формировании структуры растительного сообщества играют взаимодействия растений.

В заключение рассмотрим еще один показатель — долю факториального варьирования вида в сумме факториальных варьирований всех видов —  $S = V/\Sigma V$ . Этот критерий напрямую отражает значимость данного вида в функциональной структуре сообщества. В наших сообществах наиболее значимыми по этому критерию являются: в сосняке — *Vaccinium myrtillus*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*; в ельнике — *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*; в березняке — *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum*



ториального варьирования всех видов (S) в березняке

<i>Pleurozium schreberi</i>		<i>Dicranum polysetum</i>		<i>D. scoparium</i>		<i>Hylocomium splendens</i>		<i>Brachythecium salebrosum</i>		Сумма видов	Факторы биотопа			Факторы + виды	Неучтенные факторы	ΣS/n
V	S	V	S	V	S	V	S	V	S		V	V	V			
	2	0.3		2		1		18			25	87				
1.1	0.31	0.5	0.10	0.8	0.21	0.2	0.14	1.1	0.19	18	16	5	21	39	61	0.21
6.1	0.02	0.5	0.00	4.2	0.01	2.7	0.02	1.5	0.00	32	7	6	13	46	54	0
2.5	0.01	2.9	0.00	0.3	0.00	1.6	0.01	1.5	0.00	32	16	22	38	70	30	0
0.4	0.04	1.0	0.16	1.1	0.10	0.2	0.05	3.5	0.19	34	24	11	35	68	32	0.12
0.7	0.09	0.5	0.08	1.7	0.22	0.2	0.05	2.2	0.16	23	19	8	27	50	50	0.12
0.7	0.02	1.6	0.07	1.1	0.03	0.7	0.04	4.4	0.07	29	12	7	19	48	52	0.04
0.4	0.05	0.5	0.05	0.8	0.07	0.7	0.14	1.5	0.08	21	16	7	23	44	56	0.08
1.1	0.10	2.6	0.30	0.6	0.04	1.6	0.27	1.8	0.07	26	15	5	20	46	54	0.11
0.4	0.01	0.5	0.01	0.3	0.02	0.2	0.00	8.1	0.18	26	13	12	25	51	49	0.04
		0.5	0.02	0.3	0.00	0.5	0.02	1.5	0.01	17	7	29	36	53	47	0.02
1.1	0.00			0.5	0.00	0.2	0.00	1.3	0.00	15	10	3	13	28	72	0
2.5	0.07	1.0	0.04			2.2	0.12	2.4	0.04	21	14	30	44	65	35	0.01
4.0	0.03	0.5	0.00	5.3	0.04			1.1	0.00	37	10	23	33	70	30	0.02
1.1	0.24	0.5	0.17	1.7	0.27	0.4	0.15			31	28	19	47	78	22	0.19
1.7		1.0		1.4		0.9		2.5		26	15	13	28	54	46	

*pratense*, *Stellaria holostea*, *Brachythecium salebrosum*; в осиннике — *Vaccinium myrtillus*. Может показаться, что значение S пропорционально проективному покрытию, но это не всегда так: квадрат коэффициента корреляции между проективным покрытием вида и S составляет 0.36, т. е. эти показатели неэквивалентны, в чем можно убедиться, просматривая табл. 2—5. Хотя, если иметь в виду средние тенденции, то можно увидеть увеличение S с увеличением проективного покрытия. Так, можно наблюдать возвращение на первые позиции по этому показателю *Vaccinium myrtillus*, что более соответствует ее обилию, степени доминирования и фитоценологическому статусу в целом.

ТАБЛИЦА 5

Факториальное карырование видов (V) и доли от суммы факториального варьирования всех видов (S) в осиннике

N = 400	<i>Vaccinium myrtillus</i>		<i>V. vitis-idaea</i>		<i>Linnaea borealis</i>		<i>Avenella flexuosa</i>		<i>Trientalis europaea</i>		<i>Melampyrum pratense</i>		<i>Maianthemum bifolium</i>		<i>Oxalis acetosella</i>		<i>Stellaria holostea</i>		<i>Melica nutans</i>	
	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S
Среднее	38		2		0.3		0.02		2		0.2		4		9		6		0.1	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1.8	0.04	4.4	0.86	0.6	0.45	0.2	0.28	2.9	0.86	0.6	0.82	3.8	0.82	3.9	0.70	3.2	0.66	0.8	0.64
<i>V. vitis-idaea</i>	1.0	0.00	1.1	0.00	0.3	0.00	0.2	0.00	0.2	0.00	0.1	0.00	1.0	0.00	2.1	0.01	1.4	0.01	0.4	0.01
<i>Linnaea borealis</i>	1.9	0.00	0.6	0.00	0.3	0.00	0.2	0.00	0.5	0.00	0.1	0.00	1.0	0.00	2.1	0.00	2.8	0.00	2.3	0.01
<i>Avenella flexuosa</i>	3.5	0.05	0.6	0.00	0.3	0.00	1.8	0.13	4.1	0.00	1.4	0.00	3.4	0.00	8.1	0.00	0.7	0.00	0.4	0.00
<i>Trientalis europaea</i>	1.2	0.00	1.1	0.00	2.6	0.00	2.0	0.01	3.8	0.00	0.9	0.02	1.7	0.01	4.6	0.01	1.4	0.00	0.4	0.00
<i>Melampyrum pratense</i>	2.0	0.07	6.1	0.04	0.6	0.01	0.2	0.03	0.8	0.01	0.3	0.01	0.2	0.00	6.3	0.00	2.8	0.00	0.4	0.00
<i>Maianthemum bifolium</i>	2.8	0.35	2.2	0.05	0.3	0.02	0.5	0.29	0.5	0.02	0.5	0.08	1.4	0.04	7.0	0.05	5.6	0.04	0.4	0.02
<i>Oxalis acetosella</i>	1.3	0.12	1.1	0.02	0.3	0.00	0.2	0.04	0.6	0.02	0.1	0.00	3.8	0.07	9.5	0.16	6.0	0.16	0.4	0.03
<i>Stellaria holostea</i>	0.8	0.00	0.6	0.00	0.3	0.00	0.2	0.00	0.1	0.00	1.3	0.00	2.9	0.00	0.7	0.00	0.4	0.00	0.8	0.04
<i>Melica nutans</i>	1.3	0.18	0.6	0.01	5.5	0.46	0.2	0.02	1.3	0.05	0.1	0.02	1.2	0.03	1.4	0.03	4.2	0.11	1.5	0.19
<i>Rubus saxatilis</i>	2.6	0.01	1.7	0.00	0.6	0.00	0.2	0.00	1.6	0.00	1.4	0.00	0.2	0.00	1.8	0.00	1.4	0.00	0.4	0.00
<i>Pleurozium schreberi</i>	2.3	0.03	1.7	0.00	0.3	0.00	0.2	0.00	0.7	0.00	0.6	0.01	2.2	0.01	2.5	0.01	1.1	0.00	0.04	0.00
<i>Dicranum polysetum</i>	3.8	0.02	0.6	0.00	0.3	0.00	5.1	0.17	11.5	0.02	1.4	0.01	2.4	0.00	2.8	0.00	0.7	0.00	0.4	0.00
<i>Hylocomium splendens</i>	3.4	0.11	2.8	0.01	0.6	0.01	0.2	0.01	0.2	0.00	0.2	0.01	2.2	0.01	1.8	0.01	1.4	0.01	0.8	0.02
<i>Brachydictyon salebransum</i>	2.1		1.8		0.9		0.8		2.1		0.6		2.0		3.9		2.4		0.7	
Среднее V																				

ТАБЛИЦА 5 (продолжение)

N = 400	<i>Rubus saxatilis</i>		<i>Pleurozium schreberi</i>		<i>Dicranum polysetum</i>		<i>Hylacomium splendens</i>		<i>Brachythecium salebrosum</i>		Сумма видов	Факторы биотопа			Факторы + виды	Неучтенные факторы	ΣS/n	
	V	S	V	S	V	S	V	S	V	S		Σ	V	S				V
Среднее	3		0.4		1		0.3		3			20	96	20	49	18	0.67	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	4.6	0.85	1.3	0.84	2.0	0.81	0.1	0.67	5.1	0.92	33	4	4	45	4	18	0.67	
<i>V. vitis-idaea</i>	0.5	0.00	0.1	0.00	0.4	0.00	0.0	0.00	0.6	0.00	9	5	5	10	5	76	0.05	
<i>Linnaea borealis</i>	10.3	0.01	0.1	0.00	1.4	0.00	0.0	0.00	0.6	0.00	24	4	4	14	4	58	0	
<i>Avenella flexuosa</i>	0.2	0.00	0.1	0.00	0.2	0.00	4.1	0.00	0.6	0.00	26	9	9	8	17	57	0	
<i>Prunella europaea</i>	3.8	0.01	0.4	0.00	1.8	0.01	4.4	0.09	0.3	0.00	26	4	4	25	4	45	0.02	
<i>Melampyrum pratense</i>	6.0	0.00	3.1	0.00	3.0	0.00	0.1	0.00	0.6	0.00	33	3	3	34	3	30	0	
<i>Matantheum bifolium</i>	0.5	0.00	0.1	0.00	2.4	0.03	0.0	0.01	2.7	0.02	29	2	2	25	2	44	0.02	
<i>Oxalis acetosella</i>	2.6	0.07	0.1	0.01	0.6	0.03	0.0	0.04	0.9	0.02	19	2	2	11	2	68	0.08	
<i>Stellaria holostea</i>	1.7	0.03	0.1	0.01	0.6	0.02	0.1	0.06	0.6	0.01	21	2	2	14	2	63	0.04	
<i>Melica nutans</i>	7.9	0.00	0.1	0.00	0.2	0.00	0.1	0.00	1.2	0.00	17	1	1	11	1	71	0	
<i>Rubus saxatilis</i>	7.7	0.00	0.4	0.04	1.2	0.06	0.1	0.11	1.2	0.03	20	42	42	9	43	37	0.09	
<i>Pleurozium schreberi</i>	1.9	0.01	6.7	0.07	3.6	0.00	0.0	0.00	1.8	0.00	25	9	41	50	75	25	0	
<i>Dicranum polysetum</i>	0.5	0.00	0.1	0.00	0.2	0.00	0.0	0.00	1.5	0.00	22	7	16	7	23	55	0	
<i>Hylacomium splendens</i>	1.9	0.01	0.3	0.01	1.4	0.01	0.0	0.00	0.3	0.00	30	12	33	12	45	25	0	
<i>Brachythecium salebrosum</i>	1.9	0.01	0.3	0.01	1.4	0.01	0.0	0.00	0.3	0.00	17	14	13	14	27	56	0.02	
<b>Среднее V</b>	<b>3.6</b>		<b>0.9</b>		<b>1.4</b>		<b>0.6</b>		<b>1.3</b>		<b>23</b>	<b>9</b>	<b>28</b>	<b>19</b>	<b>51</b>	<b>49</b>		

Примечание. Обозначения, как в табл. 2.

ТАБЛИЦА 6

Средние факториальные варьирования вида под воздействием всех видов и факторов V, %

Участки	Влияние			
	совокупности видов	факторов биотопа	видов и факторов биотопа	неучтенных факторов
Сосняк чернично-зеленомошный	32	9	41	59
Ельник чернично-зеленомошный	28	31	59	41
Березняк черничный	26	28	54	46
Осинник черничный	23	28	51	49
Сосняк чернично-сфагновый	31	44	75	25
Среднее	28	28	56	44

Подводя итог, можно утверждать, что предложенный метод верифицирован. Он позволяет получить полезные для анализа функциональной структуры растительных сообществ показатели, оценивающие значимость вида в функциональной структуре сообщества.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 2. С. 27—42.
- Журавлева Е. Н., Ипатов В. С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России. 1. Влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 702—712.
- 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., Кирикова Л. А., Бибиков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.
- Лебедева В. X., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 176—192.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1961. 364 с.

## SUMMARY

We propose a new method for analysis of the functional structure of a plant community. The method is based on dispersion analysis. By examples of pine, spruce, birch and aspen forests, we have shown that soil cover variation depends on its species approximately at 30 %, and on biotope factors derived by tree layer at 30—44 %. The total influence of soil cover and tree layer species is about 75 %.