

В. И. ВАСИЛЕВИЧ

ПАРЦИАЛЬНЫЕ СОПРЯЖЕННОСТИ МЕЖДУ ВИДАМИ В ЛУГОВОМ СООБЩЕСТВЕ

(Представлено академиком Е. М. Лавренко 24 IV 1969)

Межвидовые сопряженности привлекают в последнее время внимание многих геоботаников, которые видят в них одно из средств изучения структуры сообществ, выявления основных факторов, определяющих распределение видов по площади фитоценоза. Однако экологическая интерпретация межвидовых сопряженностей представляет собой весьма нелегкое дело, так как один и тот же результат, одно и то же значение коэффициента сопряженности, может определяться разными причинами. Так, например, высокая положительная сопряженность между какими-либо двумя видами может быть вызвана сходством экологии этих видов, в связи с чем они встречаются преимущественно на одних участках; благоприятным воздействием одного вида на другой или же одинаковым отрицательным отношением к третьему виду, из-за чего они оба вытесняются на одни и те же участки. Этот вопрос детально рассмотрен Кершо (1, 2) и Грейг-Смитом (3).

Одним из методов, позволяющим вскрывать причины, вызывающие межвидовые сопряженности, а следовательно и объяснять структуру сообщества, является метод парциальных сопряженностей (4). Суть его заключается в том, что совокупность площадок, на основе которых вычислялись сопряженности, делится на две части: площадки, содержащие вид А, и площадки без этого вида. Далее производится вычисление сопряженностей в обеих или в одной из этих частей совокупности площадок. Полученные таким путем парциальные коэффициенты сопряженности сравниваются с полными сопряженностями. Если вид А, по которому производилось деление площадок, не оказывает влияния на распределение остальных видов по площади фитоценоза, то парциальные сопряженности будут равны полным. Разницы между полными и парциальными коэффициентами сопряженности покажут, какое влияние оказывает вид А на остальные виды.

Материал для этой работы был собран во второй половине июня 1961 г. на участке суходольного луга научно-опытной станции института «Отрадное», расположенной на Карельском перешейке. На этом лугу было заложено случайно 50 пробных площадок размерами 5×5 м. В каждой из этих площадок опять же случайно располагались 10 площадок по $0,25 \text{ м}^2$ ($0,5 \times 0,5$ м). Таким путем была получена двухступенчатая случайная выборка, состоящая из 500 площадок.

В травостое этого участка 10 видов встречаются довольно часто с высоким покрытием. Это *Alchemilla monticola*, *Anthoxanthum odoratum*, *Rhinanthus minor*, *Centaurea jacea*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Agrostis tenuis*, *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *Phleum pratense*. После того как были вычислены полные сопряженности между всеми видами на этом лугу, мы вычисляли парциальные сопряженности на площадках, где отсутствовал какой-нибудь один из перечисленных выше видов. Таким об-

разом, для каждой пары видов был найден коэффициент полной сопряженности и 10 коэффициентов парциальной сопряженности. В предыдущей работе (5) были рассмотрены полные и парциальные коэффициенты сопряженности между этими 10 обильными видами. В данной статье будут проанализированы коэффициенты сопряженности между видами с низким обилием и между ними и 10 обильными видами.

В качестве меры сопряженности видов был использован коэффициент Коула (6). Этот коэффициент удобен тем, что он дает оценку сопряженности, не зависящую от соотношения встречаемостей сравниваемых видов. К тому же в работе Коула приведены формулы для вычисления ошибки этого коэффициента, что позволяет легко сравнивать отдельные значения коэффициентов друг с другом.

Сравнение полных коэффициентов сопряженности с парциальными показывает, что в большинстве случаев коэффициенты оказываются поразительно стабильными. Как правило, ни один из парциальных коэффициентов сопряженности не отличается от полного для данной пары видов. В табл. 1 приведены некоторые примеры. Правда, ряд разниц между парциальными и соответствующими полными коэффициентами превышает 5%-й доверительный уровень, но это еще не служит доказательством наличия значимых разниц для корреляционной матрицы в целом. При данном доверительном уровне 5% разниц могут превышать критическую границу значимости, и это не противоречит законам выборочного варьирования. Только в том случае, когда разниц, значимых на 5%-м уровне, больше 5% всех разниц, различия между матрицей полных сопряженностей и матрицами парциальных сопряженностей можно считать существенными.

В табл. 1 первые 11 пар видов не имеют значимых различий между полными и парциальными сопряженностями, хотя в ряде случаев разница между значениями коэффициентов довольно велика. Так, например, коэффициент полной сопряженности между *Galium mollugo* и *Cerastium caespitosum* равен $-0,65$, а коэффициент парциальной сопряженности между этими видами на площадках, где отсутствует *Trifolium pratense*, равен $-0,85$. Недостоверность таких различий вызывается большими ошибками коэффициентов при малой встречаемости видов.

Лишь в одном случае (*Alopecurus pratensis* — *Ranunculus auricomus*) все парциальные сопряженности отличаются от полной. Здесь мы уже можем с достаточным основанием говорить о том, что положительная сопряженность между этими видами определяется в какой-то мере отношением этих видов к доминантам.

Проведенный анализ достаточно ясно показывает, что межвидовые сопряженности на лугах определяются в основном не взаимоотношениями между видами, а степенью сходства их экологии. Этим еще раз подтверждается положение о слабой средообразующей роли луговых растений (7) и экотопичности большинства сочетаний луговых растений (8).

При оценке полученных результатов нужно иметь в виду два обстоятельства: во-первых, из-за сравнительно больших ошибок коэффициентов сопряженности могут быть выявлены лишь сравнительно большие различия в сопряженностях, а во-вторых, при разбивке площадок лишь на два класса по наличию или отсутствию вида могут быть учтены лишь сильные эффекты взаимодействия видов. Более тонкий анализ может быть проведен с учетом обилия видов, используя не коэффициенты сопряженности, а корреляционные отношения.

Экотопическая обусловленность большинства межвидовых сопряженностей в луговом сообществе не говорит об отсутствии взаимоотношений между видами на лугах. Дело в том, что у растений нет механизмов, которые обеспечивали бы распространение влияния каждой особи на большую площадь. Взаимодействия растений разных видов осуществляются в основном по вертикали, а не по горизонтали (9). В связи с этим в лесных

Таблица 1

Коэффициенты полной и частичной сопряженности между видами в луговом сообществе

Пары видов	Коэффициенты полной сопряженности	Коэффициенты частичной сопряженности на площадках, где отсутствуют следующие виды									
		<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Alchemilla monticola</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Rhynchos minor</i>	<i>Centaurea jacea</i>	<i>Trifolium pratense</i>	<i>Agrostis tenuis</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Trifolium repens</i>	<i>Phleum pratense</i>
<i>Luzula multiflora</i> — <i>Hieracium pratense</i>	+0,24	+0,23	+0,38	+0,21	+0,25	+0,24	+0,29	+0,31	+0,30	+0,25	+0,16
<i>Luzula multiflora</i> — <i>Galium mollugo</i>	-0,26	-0,21	-0,35	-0,38	-0,28	-0,22	-0,25	-0,27	-0,24	-0,28	-0,14
<i>Luzula multiflora</i> — <i>Carex pallescens</i>	+0,41	+0,39	+0,55	+0,35	+0,38	+0,42	+0,41	+0,51	+0,42	+0,47	+0,48
<i>Hieracium pratense</i> — <i>Carex pallescens</i>	+0,16	+0,14	+0,28	+0,16	+0,20	+0,12	+0,20	+0,34	+0,18	+0,23	+0,18
<i>Vicia cracca</i> — <i>Anthriscus silvestri</i>	-0,29	-0,25	-0,38	-0,36	-0,26	-0,44	-0,36	-0,21	-0,21	-0,38	-0,32
<i>Galium mollugo</i> — <i>Veronica chamaedrys</i>	+0,25	+0,22	+0,47	+0,25	+0,25	+0,19	+0,27	+0,28	+0,21	+0,13	+0,30
<i>Galium mollugo</i> — <i>Cerastium caespitosum</i>	-0,65	+0,63	-0,55	-0,67	-0,71	-0,71	-0,85	—	-0,72	—	—
<i>Alchemilla monticola</i> — <i>Geranium silvaticum</i>	+0,61	+0,46	—	+0,56	+0,56	+0,69	+0,75	+0,50	+0,54	+0,47	—
<i>Anthoxanthum odoratum</i> — <i>Veronica chamaedrys</i>	+0,25	+0,21	+0,12	—	+0,22	+0,26	+0,20	+0,22	+0,26	+0,24	+0,19
<i>Dactylis glomerata</i> — <i>Hypericum perforatum</i>	+0,24	+0,20	+0,23	+0,23	+0,41	+0,29	+0,23	+0,20	—	+0,32	+0,16
<i>Alopecurus pratensis</i> — <i>Geranium rivale</i>	+0,27	—	+0,29	+0,28	+0,33	+0,27	+0,22	+0,27	-0,31	+0,18	+0,33
<i>Alopecurus pratensis</i> — <i>Ranunculus auricomus</i>	+0,31	—	0,00	-0,10	-0,11	-0,14	-0,06	-0,18	-0,10	-0,15	-0,34
<i>Centaurea jacea</i> — <i>Carex pallescens</i>	+0,33	+0,06	+0,25	+0,32	+0,30	—	+0,26	+0,78	+0,28	+0,32	+0,38
<i>Alchemilla monticola</i> — <i>Pimpinella saxifraga</i>	+0,38	+0,30	—	+0,51	+0,38	+0,59	+0,51	-0,03	+0,29	+0,33	+0,33
<i>Luzula multiflora</i> — <i>Veronica chamaedrys</i>	+0,16	+0,12	-0,07	+0,12	+0,25	+0,19	+0,17	+0,17	+0,08	+0,33	+0,21
<i>Galium mollugo</i> — <i>Taraxacum officinale</i>	+0,08	+0,13	+0,45	+0,06	+0,20	0,00	+0,25	+0,24	+0,01	+0,32	—

Примечание. Прочерк означает, что соответствующий коэффициент сопряженности не вычислялся. Жирным шрифтом выделены коэффициенты частичной сопряженности, существенно отличающиеся от соответствующих полных сопряженностей.

сообществах гораздо проще обнаружить взаимоотношения видов методом парциальных сопряженностей, что было показано нами ⁽¹⁰⁾ на примере сосняка сухотравно-лишайникового. В этом сообществе межвидовые сопряженности в большей степени обуславливаются взаимоотношениями травянистых видов с сосной и лишайниками.

В луговом сообществе, где ярусность выражена слабо, особи одного вида могут действовать на особи другого вида лишь в непосредственной близости от себя. На любой площадке размером 50×50 см всегда есть достаточно места, не находящегося под воздействием какого-либо вида, и поэтому другие виды могут там произрастать, если это позволяют условия среды. Поэтому встречаемость видов на площадках такого размера в очень слабой степени контролируется наличием других видов.

В связи с этим мы можем считать, что встречаемость луговых видов определяется прежде всего их экологией. Другое дело — обилие или жизненность. Довольно большое число экспериментальных работ, проведенных на лугах, показывают, что одни виды могут сильно снижать обилие или жизненность других видов, вызывать сдвиг фитоценоотического оптимума по отношению к экологическому и т. п. Но флористический состав луговых сообществ отражает в основном экотопические условия.

Лишь виды с высоким обилием (доминанты) могут оказывать достаточно сильное воздействие на другие доминирующие виды, приводящие к частичному перераспределению вида по площади, что и было показано нами ⁽⁵⁾.