

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ
ЭКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ
И ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ХИНГАНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА
(СРЕДНЕЕ ПРИАМУРЬЕ)**

Т.А. Кузнецова

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

ВВЕДЕНИЕ

Если принять определение мониторинга как долговременного слежения, контроля состояния экосистем различного пространственного ранга и их отдельных компонентов (Израэль, 1986), при его организации возникает ряд важных требований. Необходимо, чтобы в ходе сбора материала были учтены наиболее информативные показатели состояния наблюдаемого объекта, трудоемкость метода не превышала разумных пределов и чтобы метод гарантировал воспроизводимость работы на той же площади через определенные промежутки времени и вносил минимальные нарушения (Шапошников, 1988).

Закладка и описание *постоянных* пробных площадей (пп) являются традиционным методом при изучении многолетней динамики растительности, обеспечивающим репрезентативность получаемых данных во времени касательно принадлежности к одному и тому же четко обозначенному выделу. Работы на пп, как правило, включают исследование пространственной неоднородности растительности, для выявления которой наиболее часто применяется картографический метод (Программа и методика..., 1966; Корчагин, 1976). Как справедливо замечает ряд исследователей, выделенные по доминантам единицы

мозаичности достаточно условны. Результатом применения данного метода является расчленение растительного покрова на дискретные парцеллы Н.В. Дылиса (1969) или микрогруппировки П.Д. Ярошенко (1961). Несомненно, этот метод имеет свои достоинства, но проигрывает в том, что касается объективности, а кроме того, он не дает никаких оценок такому свойству растительного покрова, как непрерывность. В результате его использования мы упускаем возможность слежения за динамикой растительного сообщества как континуального объекта. Группа методов, позволяющих работать с континуальными структурами, получила название ординационных.

В 1988 г. А.В. Галанин и А.В. Беликович применительно именно к целям мониторинга предложили методику выявления хорологической неоднородности растительности, позволяющую значительно снизить уровень субъективизма при сборе материала, а значит, и повысить уровень достоверности результатов сравнения наблюдений разных лет. Результатом ее применения является моделирование эколого-флористической структуры растительности площадей в виде графов, которые представляют собой один из способов визуализации матриц отношений элементов структуры. Имея такие модели в распоряжении, мы получаем возможность наблюдения за изменениями этих структур во времени. Использование ординационных приемов при обработке материалов позволяет дать оценку степени континуальности растительности, проследить ее динамику. По сути, данная методика представляет собой один из вариантов паттерн-анализа, главная идея которого – это «...представление о паттерне как о некоем динамическом узоре, для слежения за которым можно применять все многообразие “диалектов” языка математики...» (Налимов, 1983, с. 44).

В.В. Налимов (1983) аналогично упомянутым выше авторам предлагает характеризовать состояние сложных объектов, каким является и растительный покров, с помощью ковариационных матриц. Он перечисляет следующие достоинства данного метода: ковариационная матрица легко поддается визуализации, можно ввести в рассмотрение наблюдение за дополнительными параметрами, паттерны могут быть классифицированы.

Цель настоящей работы состоит в выявлении и анализе пространственной неоднородности растительности пп в хвойно-широколиствен-

ных и хвойных лесах Хинганского заповедника с помощью методики А.В. Галанина и А.В. Беликович (1988). Эти лесные формации представляют интерес по ряду причин. Согласно схеме геоботанического районирования по территории Хинганского заповедника проходит граница двух областей: Дальневосточной хвойно-широколиственной (Мало-Хинганский округ) и Дауро-Маньчжурской лесостепной (Зейско-Буреинский округ) (Колесников, 1955). Пограничное положение хвойно-широколиственных и хвойных лесов заповедника, а также факт интенсивного хозяйственного использования его территории до момента основания делают весьма интересным и актуальным выяснение их современного состояния.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Хинганский государственный заповедник расположен на крайнем юго-востоке Амурской области в пределах Архаринской низменности и отрогов хребта Малый Хинган. По схеме физико-географического районирования (Никольская, Ярмолюк, 1969) Архаринская низменность входит в состав области Амуро-Зейско-Буреинской межгорной равнины, а отроги Малого Хингана относятся к области средневысотных и низких мезозойских гор и межгорных равнин левобережного Приамурья. Горную территорию заповедника (Хинганское лесничество) Л.Н. Мискина (1971) относит к дальневосточному широколиственному типу ландшафта, а равнинную территорию основной части заповедника (Лебединское и Антоновское лесничества) – к дальневосточному лесостепному типу. Около 70 % общей площади заповедника приходится на равнины, остальная территория представляет собой низкогорья, средняя высота которых 220-400 м (Андронов, 1998). Самая высокая точка на территории заповедника – гора Эрактича (504 м). Равнинная часть заповедника (долины Амура и его левых притоков – Архары, Мутной, Урила, Грязной, Хингана) сложена четвертичными озерно-речными отложениями тяжелого механического состава (Мискина, 1968), горная – кристаллическими сланцами и гнейсами протерозойского и палеозойского возраста (Никольская, 1981). Климат в районе заповедника континентальный с чертами муссонности.

Зима характеризуется слабыми северо-западными ветрами, малоснежностью и сильными морозами, весна и осень засушливы и ветрены, лето жаркое и влажное (Андронов, 1998).

М.Х. Ахтямов и А.А. Бабурин (1998) на территории заповедника выделяют три растительных урочища: хвойно-широколиственный комплекс растительности Мало-Хинганского низкогорья, широколиственный комплекс предгорных лесов, лесоболотный комплекс растительности Архаринской озерно-аллювиальной равнины. Среди лесной растительности преобладают дубняки (41,4%), насаждения из березы плосколистной, осины (30,9%). Леса, в древостое которых доминируют хвойные породы, занимают всего 5,9% лесопокрытой площади. Имеющиеся хвойно-широколиственные леса М.Х. Ахтямов и А.А. Бабурин рассматривают как восстановленную и потенциальную растительность, развитие которой может идти по трем направлениям: хвойно-широколиственно-дубовый лес по привершинным частям южных склонов, хвойно-широколиственно-желтоберезовый лес по горным склонам, хвойно-широколиственный с ясенем и ильмом долинный и придолинный лес. Пихтарники заповедника, по их мнению, представляют собой короткопроизводные насаждения, возникшие на месте хвойно-широколиственных лесов и сменяющиеся ими же.

МЕТОДЫ

На территории Хинганского лесничества нами были заложены в 1999 г. три постоянные пробные площади в хвойно-широколиственных лесах и в 2000 г. – одна в хвойном. Им были присвоены идентификационные номера Е-1, Д-1, Д-2 и Д-4. Наименование каждой пробной площади состоит из первой буквы названия ключевого участка (места, где находится пп) и цифры, соответствующей порядковому номеру пп на этом участке. Размеры площадей 50×50 м.

Согласно вышеуказанной методике каждая пп была разбита на квадраты 10×10 м, по которым дифференцированно регистрировались все виды растений с указанием обилия по 3-балльной шкале (малое, среднее и высокое) и отмечалось общее проективное покрытие. В ко-

нечном итоге в пределах пп мы получили 25 описаний примыкающих друг к другу квадратов размером 10×10 м. Растения, чья видовая принадлежность оставалась неясной, гербаризировались.

Далее все первичные данные были оформлены в виде матриц распределения видов по 25 квадратам размером 10×10 м, в которых указывалось обилие каждого вида по 3-балльной шкале, в программе EXEL. При этом виды группировались по принадлежности к тому или иному ярусу: древесному, кустарниковому, травянистому. Лианы мы отнесли к кустарниковому ярусу, а отдельные пологи, представленные подростом и всходами древесных видов, рассматривались как компоненты древесного яруса. В тех случаях, когда кустарниковый ярус был не выражен, под ним мы понимали простую совокупность видов кустарников и лиан.

На основе этих матриц также дифференцированно по ярусам и для всего сообщества в целом были рассчитаны матрицы бинарных отношений флористического сходства-различия описаний всех квадратов. Эти матрицы, в свою очередь, были организованы в виде графов, отражающих эколого-флористическую структуру и эколого-ценотическое разнообразие растительности площадей. Графы – это математические конструкции, состоящие из вершин (в нашем случае это описания квадратов) и ребер (отношения флористического сходства-различия между парами описаний квадратов). Расчеты флористического сходства растительности квадратов, основанные на вычислении модифицированного индекса Жаккара, были выполнены с помощью программы GRAF. Этой программой осуществляется последовательное вычисление ряда параметров.

Вначале для каждого вида на пп рассчитывается вероятность встречи в системе квадратов этой пп:

$$P(A) = (A) / N,$$

где (A) – число квадратов, на которых вид A встретился; N=25 – общее число квадратов на пп.

Далее для каждого вида рассчитывается экологическая информативность по формуле, предложенной А.В. Галаниным (1981):

$$I(A) = -\log P(A),$$

где $I(A)$ – количество экологической информации вида A ; $P(A)$ – вероятность встречи вида A на пп.

Затем для каждой пары квадратов рассчитывается модифицированный индекс Жаккара, который отличается от обычного тем, что в его формулу вместо чисел видов подставляются суммы их информативностей, таким образом придавая большую значимость редким, с малой встречаемостью, видам:

$$K_{1,2} = \sum I(A_3) / (\sum I(A_1) + \sum I(A_2) - \sum I(A_3)),$$

где $K_{1,2}$ – коэффициент сходства описаний 1-го и 2-го квадратов; $\sum I(A_1)$ – сумма информативностей видов 1-го квадрата (A_1); $\sum I(A_2)$ – сумма информативностей 2-го квадрата (A_2); $\sum I(A_3)$ – сумма информативностей видов, общих для 1-го и 2-го квадратов (A_3).

Для всего сообщества в целом и его отдельных ярусов определялся уровень неоднородности пространственной эколого-флористической структуры растительности. Математически это нашло отражение в вычислении степени связности матриц бинарных отношений сходства-различия описаний квадратов пп.

1-я матрица		2-я матрица		
		+	-	
М	+	a	b	a+b
	-	c	d	c+d
Т	+	a+c	b+d	N
	-			

Рис. 1. Таблица сопряженности двух матриц отношений сходства-различия, рассчитанных для сравнимых ярусов. a – число общих (между парами одинаковых описаний квадратов) для сравнимых матриц отношений сходства не ниже выбранного предела (0,3); b – число отношений сходства, имеющих в 1-й матрице и отсутствующих во 2-й; c – число отношений сходства, имеющих в 2-й матрице и отсутствующих в 1-й; d – число общих для двух матриц отношений сходства менее 0,3 ($d = N - a - b - c$); $N = 300$ – максимально возможное для матрицы число отношений сходства

Степень связности определяется как отношение числа *имеющихся* связей сходства величиной более либо равной 0,3 к их максимально возможному количеству (числу связей сходства величиной не ниже выбранного предела между всеми сочетаниями описаний по два, в нашем случае это будет $25 \times (25-1) / 2 = 300$). Величина сходства 0,3 выбрана нами как предел, ниже которого значения считаются незначительными и не учитываются. Чем выше степень связности матрицы сходства квадратов, тем более однородна растительность.

Выявление сопряженности пространственных эколого-флористических структур разных ярусов и оценка ее достоверности также осуществлялись путем анализа матриц бинарных отношений сходства-различия описаний квадратов. Вначале для каждой пары матриц, рассчитанных для сравниваемых ярусов, строились таблицы сопряженности 2×2 (Василевич, 1969) (рис. 1).

Далее рассчитывался критерий χ^2 по формуле (Урбах, 1964) (обозначения те же, что на рис. 1):

$$c^2 = (ad - bc)^2 N / (a+b) (c + d) (a + c) (b + d).$$

Сопряженность считается достоверной в том случае, когда полученное значение критерия превышает табличное ($\chi^2 > \chi^2_{\tau, 0,05}$). Значение $\chi^2_{\tau, 0,05}$ при одной степени свободы равно 3,84.

Число степеней свободы определяется по формуле:

$$f = (k_a - 1) (k_b - 1),$$

где k_a – число строк в таблице, k_b - число столбцов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для каждой пп построены графы пространственной эколого-флористической структуры растительности, которые станут основой для изучения динамики растительности.

Пробная площадь Е - 1 находится в квартале 81, в верховьях кл. Ельничного (рис. 2). Это липняк с пихтой, кедром и желтой березой лещиновый мелко травно-осоковый. Площадь расположена в верхней и средней части склона (15-20°) северо-западной экспозиции на высоте около 250 м над ур. моря.

В древостое высотой 20-28 м выделяются два подъяруса. В 1-м преобладают *Tilia amurensis*, *Betula costata*, *Pinus koraiensis*, во 2-м – *Tilia amurensis* и *Abies nephrolepis* (краткие характеристики древостоя на пробных площадях приведены в табл. 1). Захламление умеренное. Подлесок хорошо выражен (сомкнутость 0,5), из *Acer tegmentosum*, *Corylus mandshurica*. Меньшим обилием, но также высокой встречаемостью обладают *Deutzia amurensis*, *Philadelphus tenuifolius*. На участках с

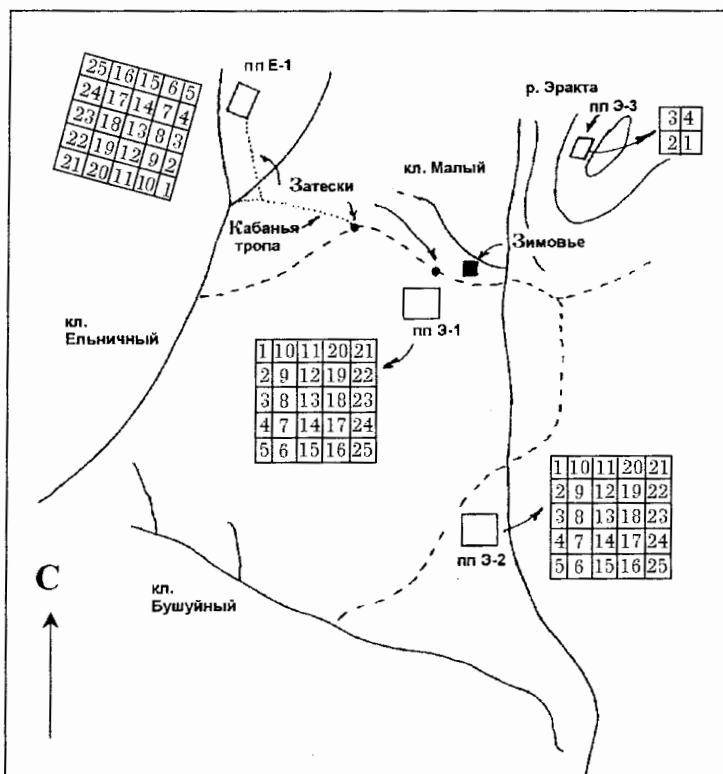


Рис. 2. Схема расположения пп Е-1 относительно близрасположенных пп на территории заповедника

лучшим освещением разрастается *Actinidia kolomicta*, которая под сомкнутым пологом присутствует в виде отдельных коротких побегов. В этих же условиях встречается *Vitis amurensis*. Проективное покрытие травяного покрова 30-45%. Он образован в основном лесным мелкотравьем и осоками *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Carex campyilorhyna*, *Carex ussuriensis*. Насколько можно судить по увядшим и увядающим растениям, весной здесь был пятнистый покров из эфемероидов *Arsenjevia glabrata*, *Enemion raddeanum*, *Hylomecon vernalis*. Наиболее информативными видами (встречаемость менее 10%) являются *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Solidago pacifica*, *Urtica angustifolia*, *Sambucus racemosa*, *Aconitum umbrosum*, *Actaea acuminata*, *Carex quadriflora*, *Mitella nuda*, *Schisandra chinensis*.

**Краткие характеристики древостоя
на постоянных пробных площадях**

Характеристики древостоя	Пробная площадь			
	Д-1	Д-2	Д-4	Е-1
Общая формула (по числу стволов)	5,9 An 1,4 Ta 0,9 Bc 0,5 Po 0,4 Frm 0,3 Pa 0,2 Pk 0,4 Ulj	4,1 An 1,9 Pk 1,5 Act 0,9 Acm 0,7 Ta 0,3 Bp 0,4 Po 0,2 Qm + Sorb	6,7 An 1,1 Lc 0,5 Pdm 0,5 Pa 0,4 Pk 0,2 Bp 0,2 Acuk 0,1 Bc 0,1 Po 0,1 Pt 0,1 Ta	5,4 Ta 1,3 An 1 Pk 1 Bc 0,3 Po 0,3 Pa 0,1 Pham 0,2 Pt 0,1 Acm 0,1 Act 0,1 Frm 0,1 Ull
Сомкнутость	0,7-0,8	0,7-0,8	0,7	0,7
Высота, м	19-24	22-30	20-24	20-28

Примечание. An – *Abies nephrolepis*, Ta – *Tilia amurensis*, Bc – *Betula costata*, Po – *Picea obovata*, Frm – *Fraxinus mandshurica*, Pa – *Picea ajanensis*, Pk – *Pinus koraiensis*, Ulj – *Ulmus japonica*, Act – *Acer tegmentosum*, Acm – *Acer mono*, Bp – *Betula platyphylla*, Qm – *Quercus mongolica*, Sorb – *Sorbus poschuashanensis*, Lc – *Larix cajanderi*, Pdm – *Padus maackii*, Acuk – *Acer ukurunduense*, Pt – *Populus tremula*, Pham – *Phellodendron amurense*, Ull – *Ulmus laciniata*.

Подстилка около 3 см толщиной, в ней листья преобладают над хвоей.

Из графа эколого-флористической структуры растительности площади, построенного с учетом всего видового состава (рис. 3, а), видно, что флористически ее растительный покров довольно неоднороден: четко выделяются лишь три небольшие группы квадратов, две из которых представлены парами описаний и одна десятью, сгруппированными в виде слаборазветвленного дендрита (основные характеристики графов структуры растительности пробных площадей приведены в табл. 2). Степень связности графа низка – 0,13.

Граф, отражающий структуру травянистого яруса (рис. 3, б), имеет степень связности 0,15, кустарникового (рис. 4, а) – 0,25, древесного (рис. 4, б) – 0,38. Таким образом, наиболее однородной является горизонтальная структура древесного яруса, в пределах которого большинство описаний квадратов связаны между собою отношениями сходства более 0,4. В структуре травянистого яруса выделяется четыре группы описаний квадратов, две из которых представлены двумя и две шестью и семью описаниями, сгруппированными в виде слаборазветвленных дендритов. В структуре кустарникового яруса выделяется пять

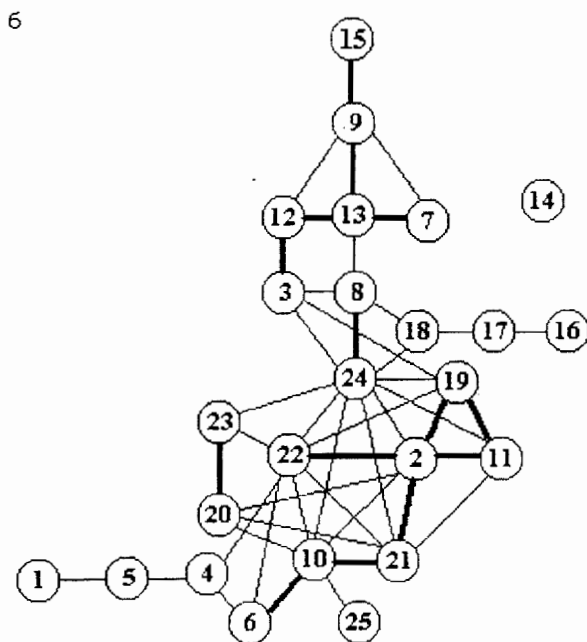
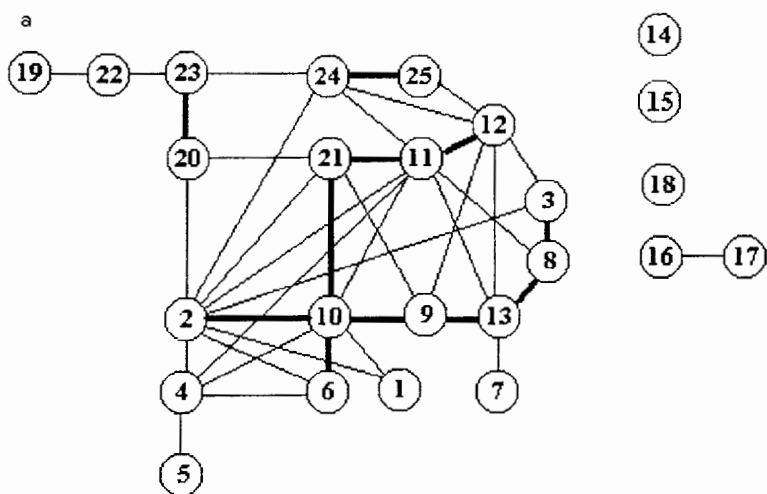


Рис. 3. Графы эколого-флористической структуры растительности по Е-1, построенные с учетом всех видов (а) и видов травянистого яруса (б). Здесь и далее в рис. 4, 6-11: — $-0,30 \leq x \leq 0,39$; — $-0,40 \leq x \leq 0,69$; — $-0,70 \leq x \leq 1,00$

Характеристика графовых моделей эколого-флористических структур растительности постоянных пробных площадей

Постоянная пробная площадь	Дифференциация по ярусам	Общее количество ребер	Степень связности
Д-1	Травянистый	56	0,19
	Кустарниковый	118	0,39
	Древесный	133	0,44
	Без дифференциации	58	0,19
Д-2	Травянистый	21	0,07
	Кустарниковый	74	0,25
	Древесный	71	0,24
	Без дифференциации	9	0,03
Д-4	Травянистый	42	0,14
	Кустарниковый	60	0,20
	Древесный	51	0,17
	Без дифференциации	21	0,07
Е-1	Травянистый	46	0,15
	Кустарниковый	76	0,25
	Древесный	113	0,38
	Без дифференциации	40	0,13

групп описаний, характеризующихся внутри себя высокими показателями сходства.

Сравнение пространственных структур растительности разных ярусов пп Е-1 показало, что между ними всеми достоверная сопряженность отсутствует (табл. 3).

Пробная площадь Д-1 находится в квартале 19. Это пихтарник с липой, елью сибирской и желтой березой чубушниково-лещиновый осоково-папоротниковый. Площадь расположена в пойме р. Дыроватка (среднее течение, левый берег) (рис. 5). По ней проходит второе русло реки, которое периодически заполняется водой во время паводковых дождей.

Древостой высотой 19-24 м включает два подъяруса. В 1-м преобладают *Abies nephrolepis*, *Tilia amurensis* и *Betula costata*, во 2-м – *Abies nephrolepis*. Благодаря пойменному режиму увлажнения в составе древостоя присутствуют *Ulmus japonica* и *Fraxinus mandshurica*.

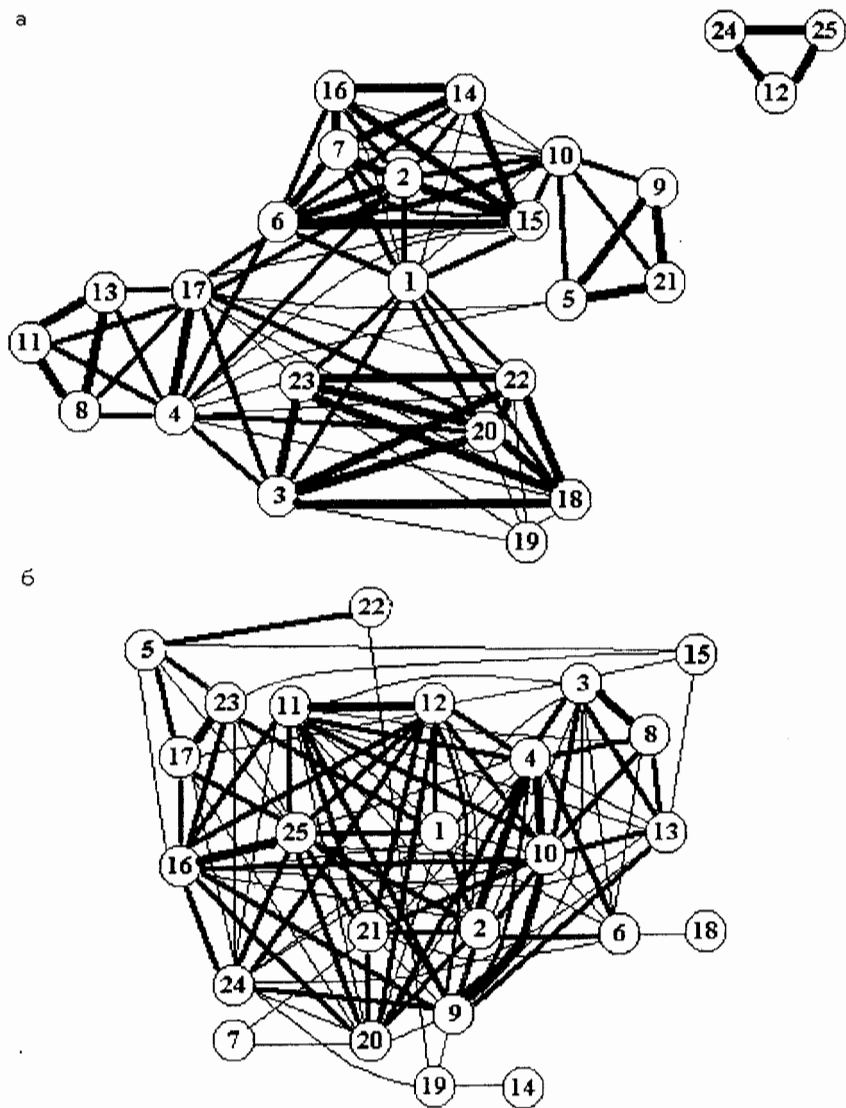


Рис. 4. Графы эколого-флористической структуры растительности пп Е-1, построенные с учетом видов кустарникового (а) и древесного (б) ярусов

Оценка сопряженности пространственных эколого-флористических структур
разных ярусов на постоянных пробных площадях

Постоянные пробные площади	Критерий χ^2		
	Травянистый / Кустарниковый ярусы	Травянистый / Древесный ярусы	Древесный / Кустарниковый ярусы
Д-1	0,09	2,38	0,03
Д-2	2,19	1,10	0,02
Д-4	0,03	0,68	2,60
Е-1	0,02	2,39	0,42

Примечание. $\chi^2_{0,05} = 3,84$ при $f = 1$.

Общая доля их участия составляет 0,8. Захламление валежом значительно. Развита подлесок (сомкнутость 0,5), состоящий преимущественно из *Corylus mandshurica*, *Ribes pallidiflorum*, *Eleuterococcus senticosus*, *Philadelphus tenuifolius*. Из двух лиан, *Schisandra chinensis* и *Vitis amurensis*, первая находится гораздо в лучшем состоянии: она встречается больше чем на половине квадратов, отдельные ее экземпляры забираются довольно высоко по стволам деревьев. *Vitis amurensis* был встречен нами всего на одном квадрате. Травяной покров имеет проективное покрытие 40-50 %, представлен в основном лесным мелко-травьем, осоками, крупными папоротниками: *Oxalis acetosella*, *Mitella nuda*, *Majanthemum bifolium*, *Carex ussuriensis*, *Carex campyllorhyna*, *Diplazium sibiricum*, *Deparia pycnosora*. Наиболее информативными видами являются *Vitis amurensis*, *Aquilegia oxyssepala*, *Caulophyllum robustum*, *Dryopteris expansa*, *Polygonatum humile*, *Smilacina hirta*, *Viburnum sargentii*, *Vupleurum longiradiatum*, *Cacalia hastata*, *Viola muehldorfii*, *Viola selkirkii*.

Проективное покрытие напочвенных мхов 10-15 %, преобладают представители рода *Climacium* и вид *Rhytidiadelphus triquetrus*. Подстилка мощностью около 5 см, листья преобладают над хвоей.

Граф эколого-флористической структуры растительности площади, построенный с учетом всего видового состава (рис. 6, а), характеризуется присутствием двух групп квадратов из четырех и семи описаний соответственно с отношениями сходства внутри себя более 0,4. Степень связности графа низка – 0,19.

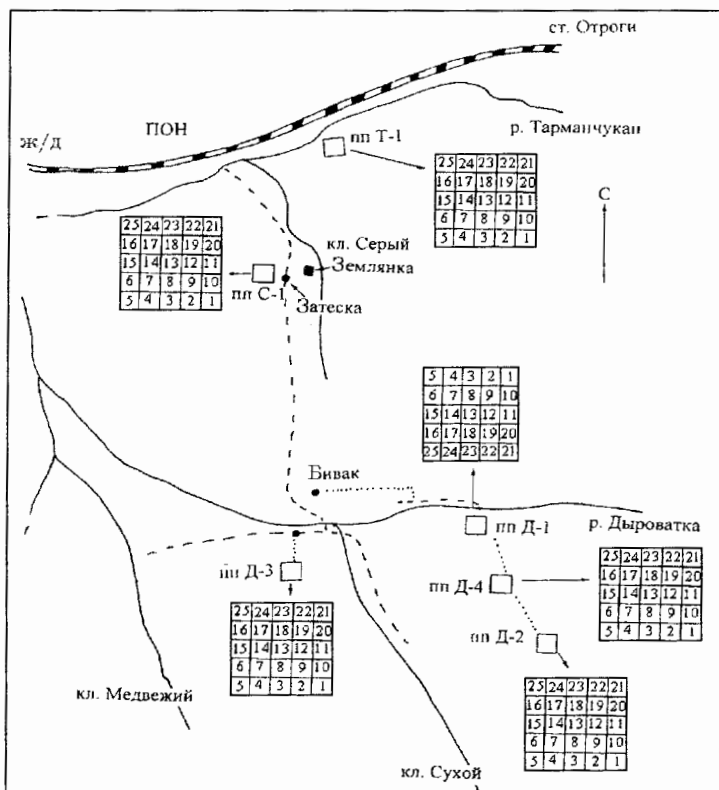


Рис. 5. Схема расположения пп Д-1, Д-2 и Д-4 на территории заповедника. ПОН – пункт оптического наблюдения

Граф, отражающий структуру травянистого яруса (рис. 6, б), имеет степень связности 0,19, кустарникового (рис. 7, а) – 0,39, древесного (рис. 7, б) – 0,44. Таким образом, наиболее однородной является горизонтальная структура древесного яруса. В структуре травянистого яруса выделяется три группы квадратов, одна из которых представлена двумя описаниями. При рассмотрении горизонтальной структуры кустарникового яруса четких групп не выделяется.

Сравнение графовых моделей растительности разных ярусов пп Д-1 показало, что достоверная сопряженность пространственных структур всех ярусов отсутствует (табл. 3).

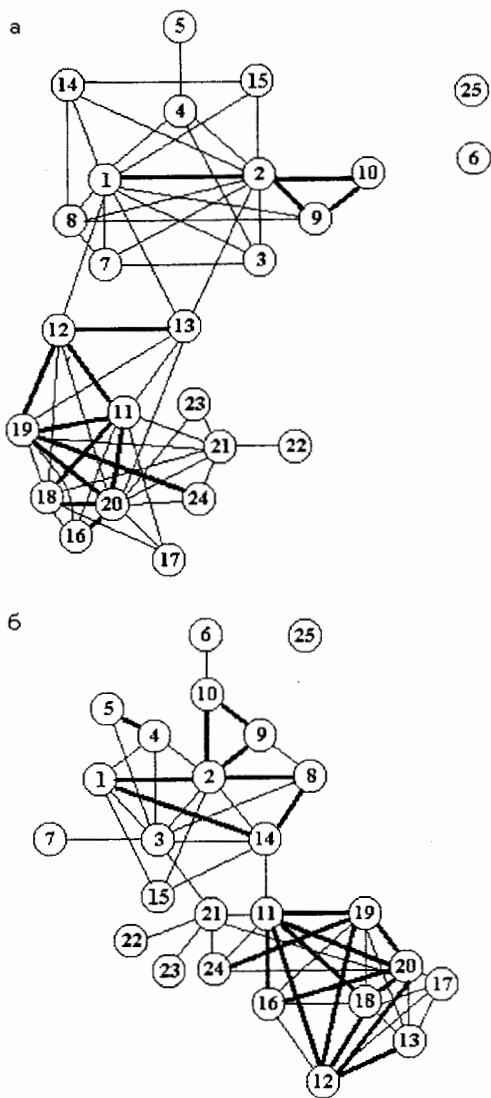


Рис. 6. Графы эколого-флористической структуры растительности пл Д-1, построенные с учетом всех видов (а) и видов травянистого яруса (б)

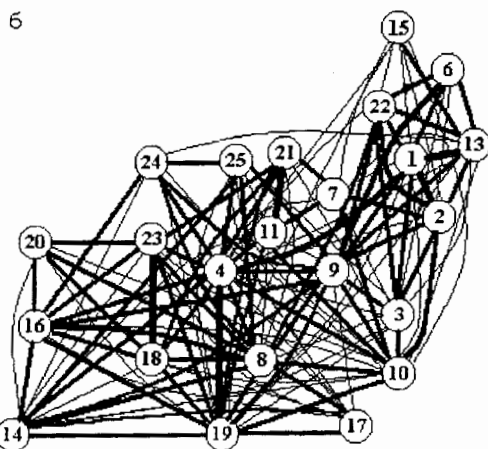
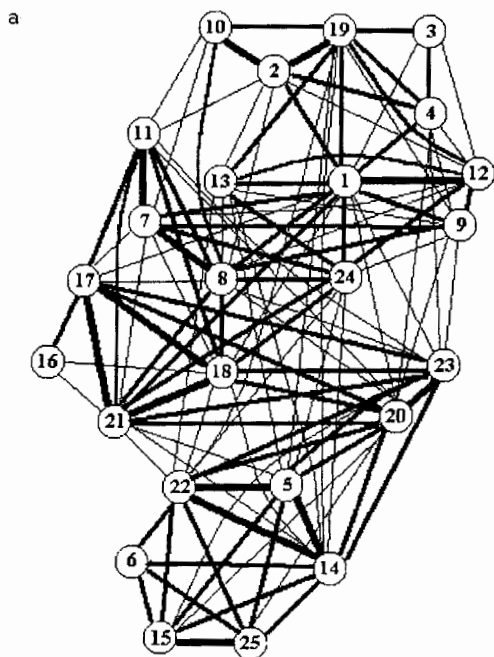


Рис. 7. Графы эколого-флористической структуры растительности пп Д-1, построенные с учетом видов кустарникового (а) и древесного (б) ярусов

Пробная площадь Д-2 находится в квартале 19, в бассейне р. Дыроватка (среднее течение) (рис. 5). Это кедрово-пихтовый лес с липой, кленами мелколистным и зеленокорым осоково-папоротниковый. Площадь расположена в средней части склона северной экспозиции. Высота около 250 м над ур. моря, крутизна 15-18°.

Древостой высотой 22-30 м включает два подъяруса. В 1-м преобладают *Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis*, *Tilia amurensis*, во 2-м – *Abies nephrolepis*, *Acer tegmentosum*, *Acer mono*, *Pinus koraiensis*. Крупный подрост хвойных образует полог сомкнутостью около 0,3. Захламление значительно. На площади присутствуют остатки почти полностью истлевших пней, возможно, это следы лесозаготовительных работ в послевоенные годы. Подлесок не выражен. Проективное покрытие травяного покрова 15-25 %. Он образован в основном осоками, мелкотравьем и папоротниками: *Carex reventana*, *Carex campylophylla*, *Mitella nuda*, *Galium davuricum*, *Majanthemum bifolium*, *Pseudocystopteris spinulosa*. Наиболее информативными видами являются *Grossularia burejensis*, *Rubus sachalinensis*, *Viburnum sargentii*, *Vitis amurensis*, *Aconitum sczukinii*, *Angelica cincta*, *Polypodium sibiricum*, *Chelidonium majus*, *Leptorumohra amurensis*, *Rubus saxatilis*, *Solidago pacifica*.

Доля участия мхов в сложении напочвенного покрова незначительна. Их видовой состав преимущественно состоит из эпиксильных видов. Подстилка мощностью 3-5 см, листья и хвоя кедрового дерева содержатся в ней примерно в равных количествах, хвои пихты меньше.

Граф эколого-флористической структуры растительности площади, построенный с учетом всего видового состава (рис. 8, а), характеризуется высокой степенью пространственной неоднородности – степень связности равна 0,03. В его структуре присутствует 13 изолятов (описания квадратов, характеризующиеся отсутствием отношений сходства более 0,3) и три небольшие группы квадратов, с отношениями сходства более 0,3.

Граф, отражающий структуру травянистого яруса (рис. 8, б), имеет степень связности 0,07, кустарникового (рис. 9, а) – 0,25, древесного (рис. 9, б) – 0,24. Таким образом, наиболее однородными являются горизонтальные структуры древесного и кустарникового ярусов.

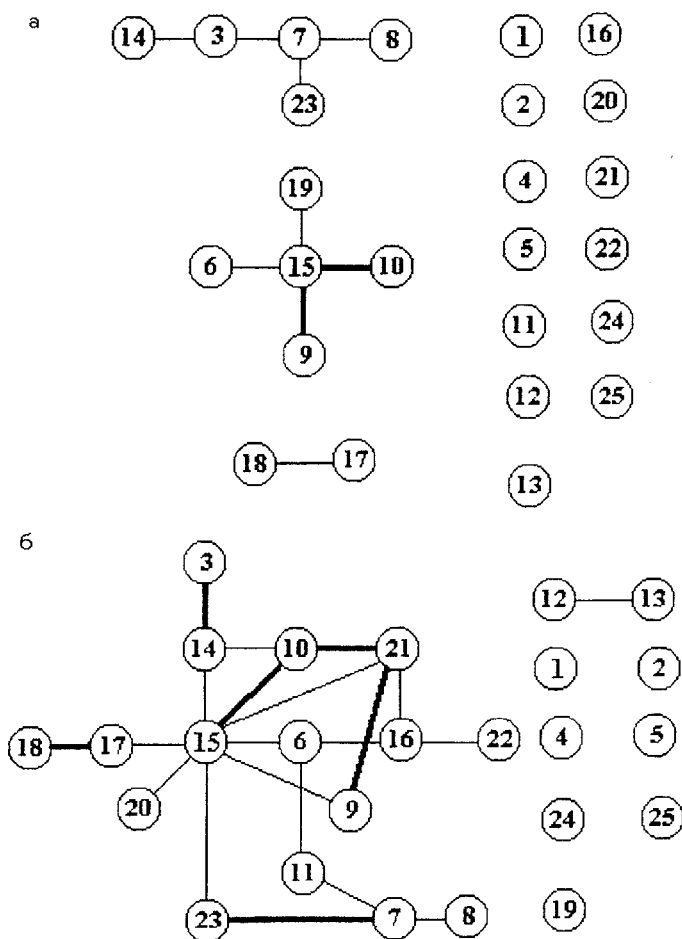


Рис. 8. Графы эколого-флористической структуры растительности пп Д-2, построенные с учетом всех видов (а) и видов травянистого яруса (б)

В структуре травянистого яруса выделяется семь изолятов и четыре группы квадратов (сходство внутри групп более 0,4), три из которых представлены парами описаний. Кустарниковый ярус слабо структурирован хронологически: особняком от основной группы из 19 описаний квадратов стоит короткая цепочка из трех описаний квадратов, связанных между собою отношениями сходства более 0,4.

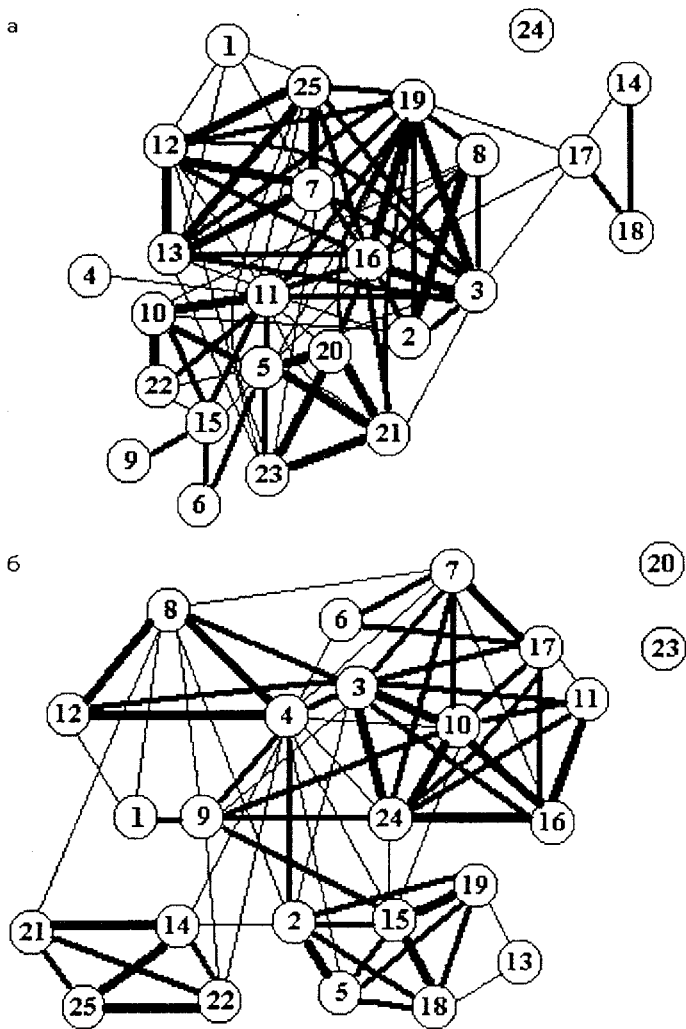


Рис. 9. Графы эколого-флористической структуры растительности пп Д-2, построенные с учетом видов кустарников и лиан (а) и видов древесного яруса (б)

Сравнение графовых моделей растительности разных ярусов пп Д-2 показало, что, как и в предыдущих двух случаях, достоверная сопряженность пространственных структур всех ярусов отсутствует (табл. 3).

Пробная площадь Д-4 находится в квартале 19 (рис. 5). Это пихтарник с лиственницей зеленомошно-осоковый. Площадь расположена в нижней, более пологой (10-12°) части склона сопки северной экспозиции, обращенной в пойму р. Дыроватка, на высоте около 220 м над ур. моря.

Древостой высотой 20-24 м включает два подъяруса. В обоих подъярусах преобладают *Abies nephrolepis* и *Larix cajanderi*. Интересно, что все особи *Larix cajanderi* выстроены по одной прямой, которая пересекает площадь почти по диагонали. Не исключено, что когда-то на этом месте был волок, путь, по которому трелевали лес. Когда волок оказался заброшенным, лиственница использовала его для своей экспансии вверх по склону. Кустарниковый ярус на площади не выражен. Проективное покрытие травяного покрова, сложенного в основном осоками и лесным мелкотравьем – *Oxalis acetosella*, *Mitella nuda*, *Maianthemum bifolium*, – 15-20 %. Наиболее информативными видами являются *Philadelphus tenuifolius*, *Spiraea media*, *Adiantum pedatum*, *Chrysosplenium ramosum*, *Lamium album*, *Lilium distichum*, *Osmundastrum asiaticum*, *Veronicastrum sibiricum*, *Deutzia amurensis*, *Viola muehldorfii*, *Listera sawatieri*.

Проективное покрытие напочвенных мхов в среднем составляет 50-60 %. Хорошо развит микрорельеф в виде небольших возвышений, представляющих собой остатки валежа различной степени разложения, замшелые корневые лапы хвойных деревьев.

Граф эколого-флористической структуры растительности площади, построенный с учетом всего видового состава (рис. 10, а), характеризуется степенью связности 0,07. В его структуре присутствуют семь изолятов и две пары описаний, связанных отношениями сходства более 0,4.

Граф, отражающий структуру травянистого яруса (рис. 10, б), имеет степень связности 0,14, кустарникового (рис. 11, а) – 0,20, древесного (рис. 11, б) – 0,17. Таким образом, наиболее однородным флористически является кустарниковый ярус, в структуре которого нет четких групп, прослеживается некий циклический тренд изменений. В структуре графа травянистого яруса присутствует две группы: одна из шести описаний в виде слаборазветвленного дендрита, вторая из двух описаний. Граф структуры древесного яруса

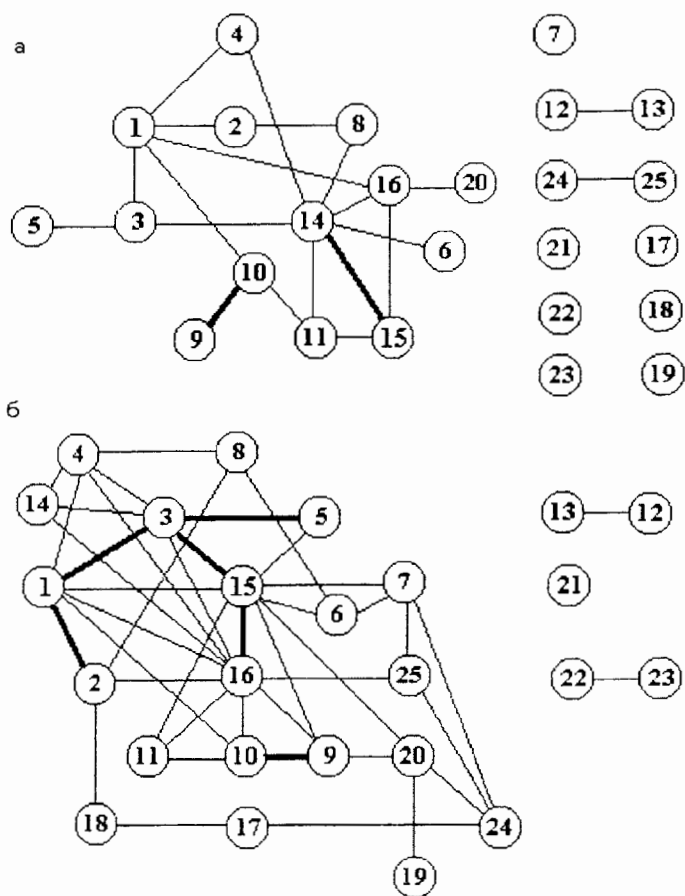


Рис. 10. Графы эколого-флористической структуры растительности пп Д-4, постронные с учетом всех видов (а) и видов травянистого яруса (б)

сходен с графом структуры кустарникового: в нем также отсутствуют четко очерченные группы и прослеживается циклический тренд изменений.

Сравнение графовых моделей растительности разных ярусов пп Д-4 показало, что достоверная сопряженность пространственных структур всех ярусов отсутствует (табл. 3).

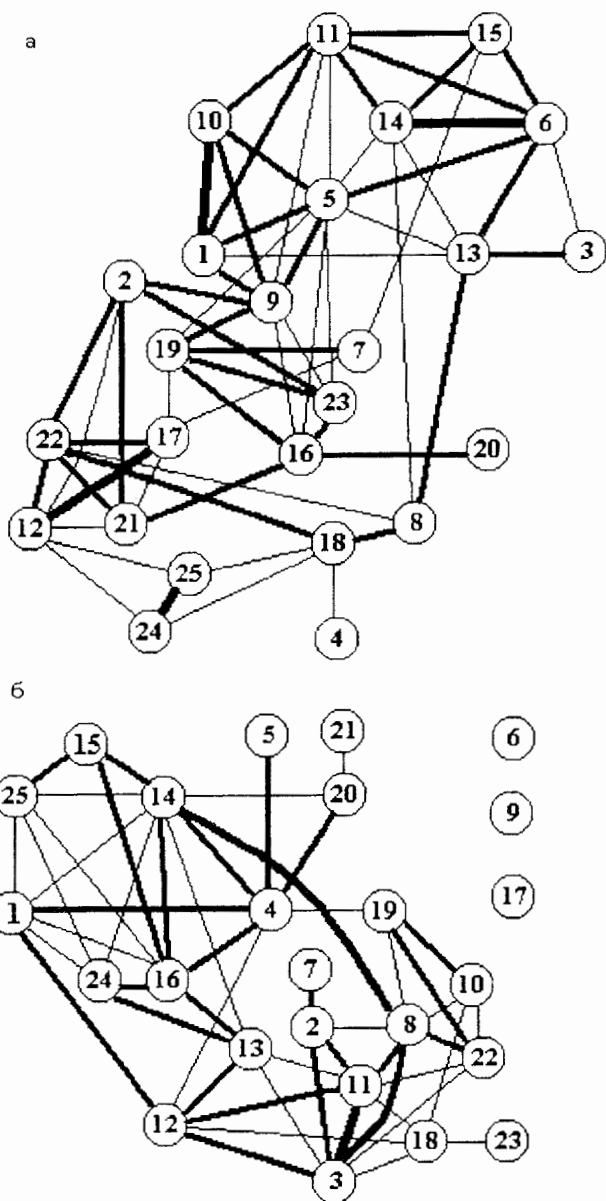


Рис. 11. Графы эколого-флористической структуры растительности пп Д-4, построенные с учетом видов кустарников и лиан (а) и видов древесного яруса (б)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Максимальная степень связности графов, построенных с учетом всего видового состава, равна 0,19, минимальная – 0,03. Это очень низкие показатели, говорящие о высоком уровне неоднородности пространственной структуры растительности, о том, что она очень тонко дифференцирована ценотически и экологически. Высокий уровень неоднородности достигается за счет большого числа видов (преимущественно трав) со средней и малой встречаемостью. Налицо так называемый феномен «сверхразнообразия» (Василевич, 1992), когда большая часть видов сообщества не принимает в его сложении значимого участия по фитомассе. Благодаря именно этим видам, число которых возрастает по мере сукцессии, обеспечивается восстановление после нарушения (Галанин, 1982).

Для графов структуры травянистого яруса максимальное и минимальное значения степени связности составляют 0,19 и 0,07, кустарникового – 0,39 и 0,20, древесного – 0,44 и 0,17. Наиболее неоднородной во всех случаях является структура травянистого яруса. Повидимому, данный факт следует связывать не только с тем, что травянистые растения имеют небольшие размеры и в силу этого резче реагируют на микроизменения среды, но и с показателем видового богатства в пределах того или иного яруса: чем больше видовой состав, тем разнообразнее группа видов-индикаторов. Именно травянистые растения в силу этих причин вносят наибольший вклад в неоднородность всего фитоценоза. Рассматривая степени связности графов, построенных дифференцированно для ярусов, следует также принимать во внимание то, что продолжительность жизни особей разных экобиоморф существенно различается. Опять же, травянистые растения, имея наиболее короткий жизненный цикл по сравнению с кустарниками и деревьями, оказываются лабильнее их относительно меняющихся условий среды.

Иногда структура графов приобретает линейный (рис. 7, а) или замкнутый в цикл (рис. 11, а, б) вид. Таким образом обнаруживают себя тренды изменений растительности по неким факторам. Зная положение пп относительно высоты по склону, русла реки и т. д., а также порядок расположения квадратов на пп, мы можем попытаться

интерпретировать эти тренды. Линейные тренды возникают, когда имеется один ведущий фактор среды, будь то влажность, трофность или температура. Анализируя порядок размещения квадратов на пп Д-1 и приуроченность их к участкам микрорельефа с различной степенью увлажнения, в структуре графа мы обнаруживаем постепенный переход от описаний растительности наиболее дренированных участков к описаниям наиболее увлажненных местообитаний. Исходя из этого, мы можем сказать, что на пп Д-1 ведущим фактором, определяющим пространственную эколого-флористическую структуру растительности, является увлажнение. Интерпретировать циклические тренды гораздо сложнее. Возможно, их существование объясняется влиянием двух близких по силе факторов, которые при совместном действии вытягивают структуру графа в цикл. Ситуация осложняется тем, что это могут быть не только абиотические, но и ценоотические факторы.

Что касается степени сопряженности пространственных структур разных ярусов, то этот вопрос существует уже давно и возник с появлением представлений о вертикальном строении растительных сообществ (Корчагин, 1976). Мы обнаружили, что на всех 4 пп достоверная сопряженность пространственных эколого-флористических структур разных ярусов отсутствует. Но надо отметить, что при расчетах мы не использовали данные по обилию видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Андронов В.А.* Физико-географическая характеристика // Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область). Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 5-10.
- Ахтямов М.Х., Бабурин А.А.* Растительность // Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область). Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 154-204.
- Василевич В.И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Василевич В.И.* Разнообразие растительности в пределах ландшафта // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 34-41.
- Галанин А.В.* Эколого-ценоотическая информативность флористического сходства растительных сообществ // Флористические критерии при классификации растительности. Уфа, 1981. С. 31-33.
- Галанин А.В.* Вопросы организации растительного покрова // Пространственная структура экосистем. Л.: Изд-во ВГО, 1982. С. 42-54.
- Галанин А.В., Беликович А.В.* Эколого-флористическая структура растительного покрова Сохондинского заповедника // Структурная организация компонентов биосистем (сравнительный и количественный анализ). Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 79-102.

- Дылис Н.В.* Структура лесного биогеоценоза. Л.: Наука, 1969. 54 с.
- Изразль Ю.А.* О важнейших направлениях изучения и оценки антропогенных сдвигов в состоянии экологических систем // Изучение загрязнения окружающей среды и его влияния на биосферу. Л.: Гидрометеоиздат, 1986. С. 15-20.
- Колесников Б.П.* Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск, 1955. 104 с.
- Корчагин А.А.* Странные растительных сообществ. Л.: Наука, 1976. Т. 5. 320 с. (Полевая геоботаника; Т. 5).
- Мискина Л.В.* Четвертичные отложения и рельеф Архаринской низменности // Проблемы изучения четвертичного периода: Тез. докл. Хабаровск, 1968. С. 33-35.
- Мискина Л.Н.* Ландшафтные комплексы Архаринской низменности и юго-западных отрогов Малого Хингана и перспективы их хозяйственного освоения: Авторсф. дис.... канд. геогр. наук. Хабаровск, 1971. 23 с.
- Налимов В.В.* Анализ оснований экологического прогноза. Паттерн-анализ как ослабленный вариант прогноза // Человек и биосфера. Вып. 8. М.: Изд-во МГУ, 1983. С. 31-47.
- Никольская В.В., Ярмолюк В.А.* Геологическое строение и рельеф // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 21-69.
- Никольская В.В.* Физическая география Дальнего Востока. М.: Высш. школа, 1981. 165 с.
- Программа и методика биогеоценологических исследований / Под ред. В.Н. Сукачева, Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1966.
- Урбах В.Ю.* Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 416 с.
- Шапошников Е.С., Онопченко В.Г., Петелин Д.А.* Проблемы и перспективы геоботанических исследований в заповедниках РСФСР // Опыт исследования растительных сообществ в заповедниках. М., 1988. С. 4-15.
- Ярошенко П.Д.* Геоботаника. М.: Л.: Наука, 1961. 402 с.