УДК 581.526+58.08

Гончаренко І. В., Дідух Я. П.

ПОНЯТТЯ ПРО ЗАГАЛЬНУ ТА МІНІМАЛЬНУ ЕКОЛОГІЧНУ АМПЛІТУДУ СИНТАКСОНІВ

Введено поняття про загальну та мінімальну синтаксономічну амплітуду, запропоновано метод їх оцінки на основі врахування нормованих відхилень даних фітоіндикації. Досліджено амплітуди модельних асоціацій лісовоїрослинності класів Querco-Fagetea та Vaccinio-Piceetea на градієнтах кислотності, сольового режиму, вологості та вмісту азоту в грунті за даними фітоіндикації.

На відміну від численних даних про амплітуди видів в аутекології, подібних відомостей щодо об'єднань ценотичного рівня (сиптаксонів) стосовно загального виду синекологічної амплітуди, кількості максимумів, типу розподілу, що апроксимує емпіричну амплітуду синтаксона, немає. Тому проведення таких досліджень є актуальним.

Цілком можливо перенести аутекологічну модель амплітуди в галузь синекології, оскільки, згідно з екологією угруповань певного типу, синтаксони, що їх об'єднують, також певним чином розподіляються вздовж градієнтів умов середовища. Екологічна амплітуда конкретного синтаксона формується в результаті накладання амплітуд видів його флори. Тому межі цієї амплітуди визначаються зоною взаємного розташування амплітуд діагностичних видів, тобто діапазоном екологічних умов, в яких можлива характерна для даного синтаксона комбінація цих видів. Оптимум амплітуди синтаксона збігається з максимумом кумулятивної кривої частот трапляння фітоценозів даного синтаксона вздовж окремого градієнта. Кожну амплітуду можна ще охарактеризувати положенням середнього значення екофактора, розрахованого для даного синтаксона, положенням зони перекривання амплітуд у сусідніх синтаксонів тощо. Таке в загальних рисах коло поставлених нами завдань даного дослідження.

Як модельні синтаксони обрали асоціації лісової рослинності (неморальних (Querco-Fagetea) та хвойних лісів (Vaccinio-Piceetea)) північно-східної частини Лівобережного Лісостепу України (Сумський геоботанічний округ) [1].

Querco-Fagetea Br.-Bl. & Vlieger 37

1. Ficario-Ulmetum Knapp 42 em. J. Mat. 76.
2. Lamio maculati-Quercetum roboris Bulokhov ex Goncharenko 2001.
3. Stellario holosteae-Aceretum platanoiditis Bajrak 96 em. Goncharenko 2001.
4. Melici nutantis-Quercetum robori (Shevchyk & V. Sl. 96) em.
5. Galio tinctori-Quercetum roboris ass. nov.

Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. & Vlieger 39

6. Molinio-Pinetum W. Mat. & J. Mat. 73.
7. Peucedano-Pinetum W. Mat. (62) 73.
8. Dicrano-Pinetum Prsg. & Knapp ex Oberd. 57.

Для даних асоціацій, представлених вибіркою із 78 геоботанічних описів, за методом фітоіндикації розраховано показники кислотності (Rc), вологості (Hd), сольового режиму (Tr) та вмісту азоту (Nt) в грунтах [2]. Дослідження закономірностей розподілу цих значень вздовж згаданнх чотирьох едафічних градієнтів і є предметом дослідження. Для цього нами було підраховано частоти трапляння фітоценозів кожної асоціації на інтервалах кожного з екофакторів (ціна поділки 0,5 од. фактора).

Спершу для цих даних слід визначити тип апроксимуючого статистичного розподілу: чи є він симетричним, скільки має максимумів і т. ін. Було висунуто нульову гіпотезу: одержаний тип розподілу можна вважати нормальним. Існує значна кількість статистичних тестів нормальності розподілу. Ми скористалися одним з них, т. зв. Shapiro-Wilk's test: якщо критерій W цього тесту є значимим, нульову гіпотезу про нормальність одержаного розподілу слід відкинути. Згідно з цим тестом було показано, що для переважної кількості випадків амплітуди кожної з 8 асоціацій на 4 аналізованих едафічних градієнтах задовільно апроксимуються кривою нормального розподілу. Лише для Ficario-Ulmetum на градієнті Rc та Lamio-Quercetum на градієнті Tr критерій значимості даних W-тесту становив ρ = 0,08, що вказує на помітні відхилення від нормального розподілу і, ймовірно, є артефактом. Отже, апроксимація кумулятивних частот трапляння фітоценозів вздовж градієнтів кривою нормального розподілу буде цілком коректною (рис. 1). Одержані графіки і є статистичною моделлю синекологічних амплітуд досліджених асоціацій.

Результати статистичного описування амплітуд асоціацій за середнім значенням, яке в більшості випадків збігається з оптимумом амплітуди, стандартним відхиленням та варіаційним розмахом, що вказує на широту амплітуди, наведено в таблиці.

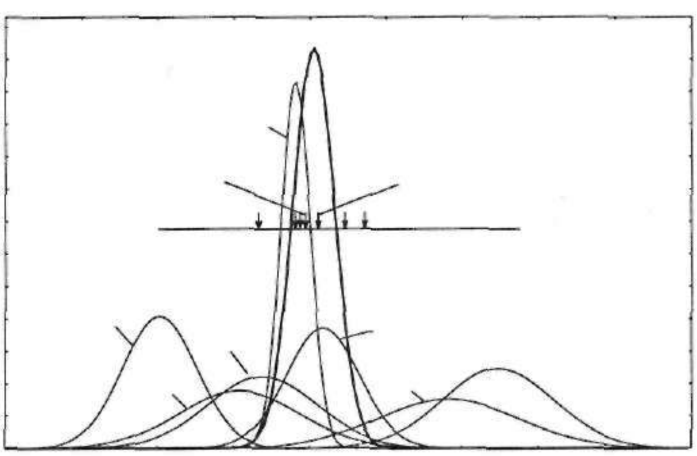
Наприклад, за фактором кислотності найвужчу амплітуду має асоціація Stellario-Aceretum (0,29), найширшу - Dicrano-Pinetum(1,40), за сольовим режимом найбільш стенотопна амплітуда у Ficario-Ulmetum (0,08), найбільш широка - у Dicrano-Pinetum (0,38). У випадку приблизно однакової розмірності шкал можливо порівняння амплітуд асоціацій на різних градієнтах між собою, наприклад, «толерантність» лісових асоціацій до коливань кислотності вища, ніж сольового режиму, оскільки максимальне значення 1,40>0,38 і т.д.

Зрозуміло також, що типові ценози асоціації формуються в екологічних умовах поблизу зони оптимуму або середнього, а до кінців амплітуд видовий склад змінюється і утворюється перехід до іншої асоціації, що відбувається в зоні трансгресії амплітуд (рисунок). Отже, ступінь екологічної подібності фітоценозів до певної асоціації вимірюється нормованим відхиленням

Таблиця. **Статистичні параметри загальних амплітуд лісових асоціацій та оцінки їх мінімальних амплітуд**

№	Rc				Tr				Nt				Hd			
	M	σ	A	X(τ)	M	σ	A	X(τ)	M	σ	A	X(τ)	M	σ	A	X(τ)
1	8,14	0,17	0,44	< **8,13**	6,77	0,08	0,22	< 6,68	7,47	0,40	1,17	< **7,35**	12,91	0,46	1,23	< 12,23
2	8,11	0,21	0,82	–	6,57	0,12	0,36	–	7,26	0,28	1,05	–	12,02	0,14	0,52	–
3	8,05	0,10	0,29	> **8,07**	6,50	0,09	0,28	> **6,53**	6,76	0,16	0,51	> 6,94	11,90	0,10	0,27	> 11,95
4	7,65	0,41	1,12	> 7,95	6,29	0,24	0,83	> 6,48	6,34	0,64	1,92	> **6,98**	12,08	0,24	0,64	< 12,05
5	7,67	0,25	0,68	> 7,91	6,59	0,30	1,14	< **6,58**	5,12	0,27	0,87	> 6,17	11,01	0,24	0,96	> 11,66
6	6,24	0,36	1,16	> 7,42	5,89	0,26	0,75	> 6,36	4,80	0,36	1,28	> 6,18	13,23	0,36	1,32	< 12,36
7	6,86	0,31	1,01	> 7,60	6,22	0,23	0,56	> 6,45	5,49	0,42	1,08	> 6,55	11,69	0,36	1,03	> 11,93
8	6,56	0,51	1,40	> 7,65	5,81	0,38	1,14	> 6,39	4,95	0,52	1,54	> 6,44	11,53	0,39	1,28	> 11,90
A_{min}				0,06				0,05				0,37				0,10
A_{min}/A				0,007				0,008				0,051				0,008

Пояснення до таблиці: Rc, Hd – екофактори, № асоціацій див. фрагмент синтаксономічної схеми в тексті, M – середнє амплітуди асоціації, σ – стандартне відхилення, A – варіаційний розмах ($X_{max} - X_{min}$) загальної амплітуди, X(τ) – основна (BR = 1) точка екотона, знаки < та > вказують на положення мінімальної амплітуди Lamio-Quercetum відносно X(τ), A_{min}/A та A_{min} – вираженість загальної та діапазон мінімальної амплітуди асоціації Lamio-Quercetum.



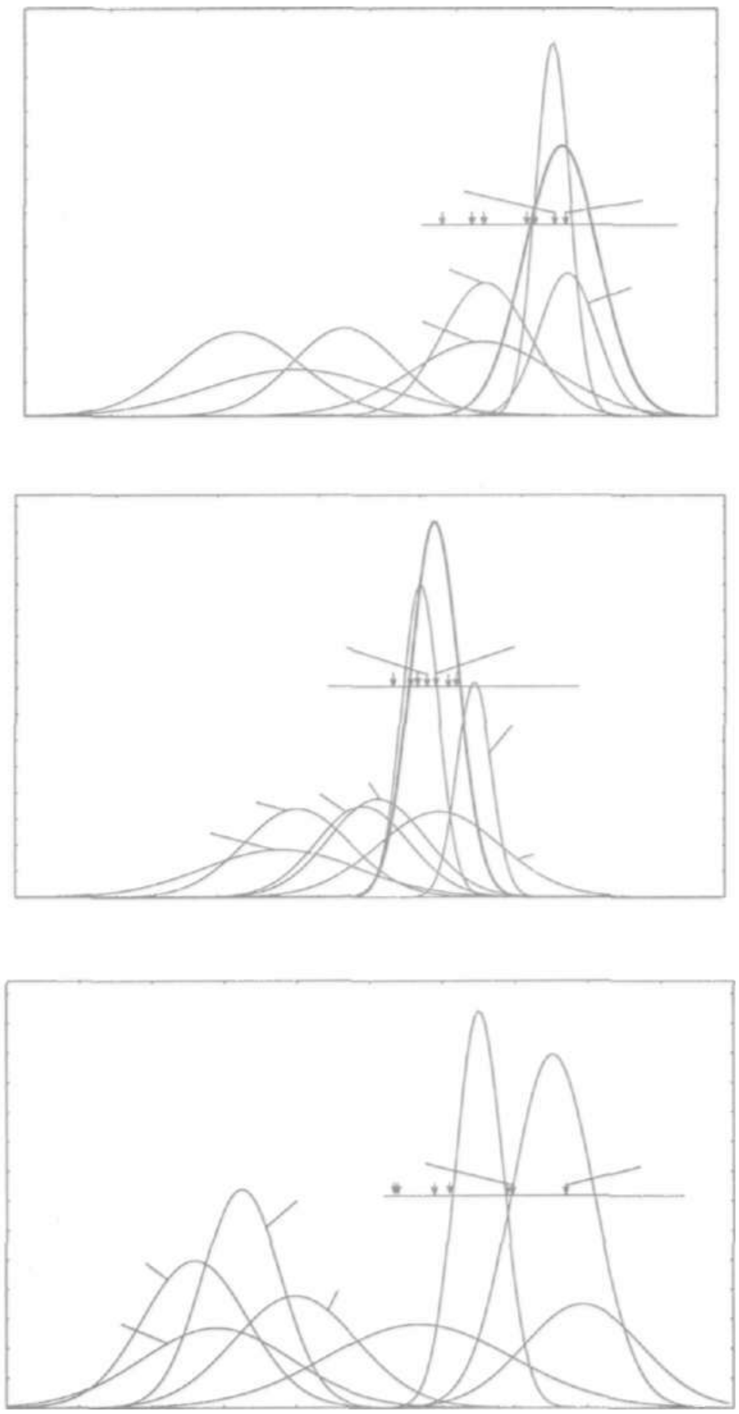


Рисунок. Розподіл амплітуд лісових асоціацій на градієнтах Hd, Rc, Tr, Nt.
Умовні скорочення: N-трапляння фітоценозів певної асоціації; F-U - асоціація (Ficario-Ulmetum), L-Q - Lamio-Quercerum, S-A - Stellario-Aceretum, M-Q - Melici-Quercetum, G-Q - Galio-Quercetum, P-P - Peucedano-Pinetum, M-P - Molinio-Pinetum, D-P - Dicrano-Pinetum. Стрілками вздовж градієнта показано точки обмеження мінімальних амплітуд (пояснення в тексті)

фітоіндикаційних оцінок даного ценозу від середньостатистичного оптимуму асоціації:

$$\tau = |X - M| / \sigma,$$

де τ - нормоване відхилення, тобто «екологічна відстань»; X - фітоіндикаціина оцінка конкретного фітоценозу; M - середнє значення для певної асоціації, σ - стандартне відхилення категорізованих даних фітоіндикації.

Оскільки в більшості випадків нами було доведено, що екологічна амплітуда синтаксона апроксимується кривою нормального розподілу, то, згідно з відомим правилом «трьох сигм», коли τ перевищує 3 (в нашому випадку 2,7 - 3,2), фітоценоз виявляється за межами амплітуди даної асоціації (X_{min}, X_{max})· При просуванні вздовж градієнта від центру амплітуди асоціації τ зростає, зростає і ймовірність хибної класифікації фітоценозу відносно даної асоціації за даними індикації.

Але описана ситуація спостерігається лише на кінцях градієнта. В центральній частині градієнта, при значно менших τ, синтаксономічна приналежність фітоценозу з координатою X(τ) стає невизначеною щодо даної асоціації, оскільки амплітуда останньої перекривається амплітудою іншої асоціації. Це означає, що в зоні трансгресії амплітуд існує екологічна взаємозамінюваність синтаксонів, тобто на одних і тих же екотопах можуть сформуватися фітоценози різних асоціацій. Точку, в якій фітоценоз має однакозі нормовані відхилення від найближчих асоціацій, можна вважати центром зони екотона. Тоді для випадку і| $= X_2$ можемо записати:

$$|X - M_1| / \sigma, = |X - M_2| / \sigma_2,$$

відповідно $X - (M_1 / O_1 + M_2 / \sigma_2) / (1 / \sigma_1 + 1 / \sigma_2)$. Відношення відстаней τ_1/τ_2 для певного фітоценозу з координатою на градієнті X(τ) може слугувати відносною мірою тяжіння (BR, belonging ratio) його до тієї чи іншої асоціації (M_1 чи M_2), а в екотоні BR = 1.

Частину загальної амплітуди синтаксона, обмежену з обох боків точками з BR = 1, ми називаємо мінімальною амплітудою. Чим ближче розташовуються амплітуди у сусідніх асоціацій і чим більший ступінь їх перекривання, тим меншою є мінімальна амплітуда. Такий підхід нагадує поняття про фундаментальну та реалізовану екологічну нішу, відоме з екології [3], причому остання також визначається зоною накладання амплітуд, хоча механізми обмеження еконіш організмів визначаються іншими факторами (хижацтвом, конкуренцією тощо). Крім того, на відміну від ніш організмів, оцінки загальної та мінімальної амплітуд синтаксонів мають імовірнісний характер, бо системи ценотичного рівня організації є стохастичними.

Розглянемо, наприклад, положення асоціації Lamio-Quercetum відносно кожної з інших аналізованих асоціацій. На градієнті Rc для пари асоціацій Lamio-Quercetum та Ficario-Ulmetum рівновіддаленим від центрів обох асоціацій є фітоценоз з координатою екотона (BR= 1) Rc = 8,13. Наносимо цю точку на екологічний градієнт (рис. 1). Тоді фітоценози зі значеннями Rc > 8,13 тяжіють до Ficario-Ulmetum, а нас цікавить, навпаки, та частина градієнта, де Rc < 8,13. Проводимо аналогічні розрахунки для інших можливих комбінацій пар асоціацій, однією з яких є вибрана для аналізу Lamio-Quercetum (табл.). Наприклад, для пари амплітуд асоціацій Lamio-Quercetum та Stellario-Aceretum на цьому ж градієнті фітоценози, що тяжіють до першої з них, мають Rc > 8,07 (див. таблицю). Із сукупності 7 точок (7 пар порівняння) відбираємо ту пару, яка найбільшою мірою обмежує загальну амплітуду Lamio-Quercetum (такі крайні точки на рисунку відмічено косими лініями, а в таблиці - жирним шрифтом). Звичайно, це буде пара сусідніх асоціацій - Ficario-Ulmetum та Stellario-Aceretum, що найбільшою мірою перекривають амплітуду Lamio-Quercetum на градієнті Rc, тому саме вони в першу чергу обмежують загальну амплітуду останньої. Отже, мінімальна амплітуда асоціації Lamio-Quercetum становить (8,13 - 8,07) = 0,06, в той час як ширина загальної амплітуди цієї ж асоціації за фактором Rc становить 0,82.

Фітоценоз із фітоіндикаційними даними, що лежать в межах діапазону мінімальної амплітуди асоціації, з певною часткою імовірності можна віднести до цієї асоціації за даними індикації. Звичайно, відбираючи екофактор, за допомогою якого можна розпізнавати синтаксономічну приналежність фітоценозів, слід взяти той, за яким асоціація має найширшу мінімальну (не загальну) амплітуду, наприклад, для модельної Lamio-Quercetum - це фактор Nt (0,37). Це зумовлено тим, що за цим фактором спостерігається найменше перекривання амплітуди даної асоціації з боку сусідніх, тому надійність проведеної класифікації за даними індикації з використанням цього екофактора як параметра буде вищою. Відношення мінімальної та загальної амплітуд синтаксона вказує на величину виразності останньої, що залежить в першу чергу від трансгресії з боку інших синтаксонів. У нашому випадку на рівні асоціацій ця величина становила 0,007-0,051 (див. таблицю). Аналогічні розрахунки, проведені нами на рівні класів, дають значення 0,11-0,82, тобто ступінь диференційованості екологічних амплітуд зростає при переході на більш високі рівні ієрархії, звичайно, в цьому ж напрямку зменшується трансгресія синекологічних амплітуд та зростає точність класифікації фітоценозів за даними індикації.

Таким чином, екологічні амплітуди синтаксонів, подібно до амплітуд видів, мають дзвонувату форму, найчастіше задовільно апроксимуються кривою нормального розподілу. Загальна амплітуда синтаксона - це весь діапазон градієнта певного екологічного фактора, в якому формуються його фітоценози, а мінімальна амплітуда синтаксона обмежується зоною екотона зі спорідненими в екологічному відношенні синтаксонами. Оцінки мінімальної амплітуди певного синтаксона можуть слугувати додатковим критерієм при проведенні класифікації фітоценозів за даними індикації.

1. Геоботанічне районування Української РСР / Андрієнко Т. Л., Білик Г. І., Брадіс Є. М. та ін.- К.: Наук. думка, 1977.-302 с.
2. *Дідух Я. П., Плюта П. Г.* Фітоіндикація екологічних факторів.- К.: Наук. думка, 1994.- 280 с.
3. *Пианка Э.* Эволюционная экология. - М.:Мир, 1981.— 400 с.

I. V. Goncharenko, Ya. P. Didukh

CONCEPT ABOUT GENERAL AND MINIMAL ECOLOGICAL AMPLITUDE OF SYNTAXA

Concept about general and minimal syntaxonomic amplitude is entered, the method of its estimation is offered on the basis of the account of the normalized deviations of the plant indicator data. Amplitudes of modelling associations of wood vegetation of classes Querco-Fagetea and Vaccinio-Piceetea on gradients of acidity, a salt mode, humidity and contents of nitrogen in ground by plant indicator data are investigated.