

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

## НЕОДНОРОДНОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЖИВОГО НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ\*

Предложен метод количественной оценки неоднородности живого напочвенного покрова с использованием эвклидова расстояния. Выделены кванты растительности, вычислены уровни квантованности (мозаичности), гетерогенности и континуальности растительности. Проведено сравнение показателей неоднородности лесных фитоценозов на примере широко распространенных в таежной зоне сосняков зеленомошных. Выявлено, что наиболее сильно на неоднородность живого напочвенного покрова влияют следующие факторы: экотопические (понижения микрорельефа) и ценоотопические (кроны елей, взаимоотношения травяно-кустарничковых и моховых видов). Библиогр. 25 назв. Ил. 6. Табл. 2.

*Ключевые слова:* неоднородность, мозаичность, дискретность, континуум, сосняки зеленомошные.

*V. Kh. Lebedeva, V. S. Ipatov, M. Yu. Tikhodeeva*

### HETEROGENEITY OF THE SPATIAL STRUCTURE OF THE LIVING GROUND COVER IN FOREST COMMUNITIES

St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russia Federation;  
vera\_christ@mail.ru, vsipatov@mail.ru, marinaur@list.ru

We suggested and tested a method of quantitative estimation of heterogeneity of the ground vegetation cover using the Euclidean distance. We have demonstrated the wave nature of the vegetation, which dialectically combines discreteness (quantization) and continuum. We selected quanta of vegetation, carried out the calculation of quantized levels, the degree of heterogeneity and continuity of vegetation. The comparison of indicators of heterogeneity of forest communities held on the example of different green-moss pine forests — widespread in the taiga zone community. We selected different types of quantization depending on size, number and contrast of plant quanta. It is revealed that the heterogeneity of the living ground cover is most strongly influenced by the following factors: ecotopic (lowering of microrelief) and coenotopic (crown of firs, relationships between herb-shrub and moss species). Refs 25. Figs 6. Tables 2.

*Keywords:* heterogeneity, mosaic, discreteness, continuum, green-moss pine forests.

Неоднородность фитоценоза (растительного сообщества) является одним из признаков его строения и необходимой формой осуществления оптимального оборота потоков вещества и энергии. Неоднородность — это одна из составляющих биологического разнообразия, реализуемого на уровне внутренней структурно-функциональной организации биогеоценоза, и тем самым необходимый компонент устойчивости экосистем. Особенности пространственной и функциональной гетерогенности растительного сообщества отображают текущий динамический статус и определяют направление его изменений. Однако внутриценотические элементы неоднородности при описании фитоценозов, их характеристики и классификации часто игнорируются. Фитоценозу, как правило, дается усредненная оценка, искажающая реальность [1]. Причины неоднородности растительного покрова весьма

---

В. Х. Лебедева (vera\_christ@mail.ru), В. С. Ипатов (vsipatov@mail.ru), М. Ю. Тиходеева (marinaur@list.ru): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

\* Работа выполнена при поддержке СПбГУ (грант № 1.0.126.2010).

разнообразны. Существенное значение имеет неоднородность условий обитания (экотоп), фитогенные поля растений, взаимодействия между особями, автогенные (естественное отмирание) и аллогенные (производимые стихийными бедствиями, человеком, животными) деструкции растительного покрова.

Неоднородность растительного покрова как одно из его фундаментальных свойств давно привлекало внимание исследователей. Ряд причин, вызывающих гетерогенность растительного покрова, достаточно подробно представлен в литературе: это фитогенные поля видов-эдификаторов [2–10], окна в пологе древостоя [11–13], зоогенный фактор [14–16], пространственная неоднородность популяций отдельных видов [17–19 и др.].

При оценке организации растительного сообщества мы придерживаемся дуалистической концепции. Рассматривая квантованность и континуум как неотъемлемые свойства, проявляющиеся в растительном покрове одновременно и на всех уровнях его организации [20], при этом отмечаем, что на внутриценотическом уровне данный дуализм носит волновой характер [21].

Целью данной работы являлся анализ пространственной квантованности и континуальности широко распространенных по всей таежной зоне сообществ — сосняков зеленомошных.

## Материалы и методы

**Описание растительности** проводили в сосновых лесах на трех участках: двух — в сосняке бруснично-зеленомошном и одном — в сосняке луговиково-зеленомошном. Эти растительные сообщества произрастают на песчаных маломощных почвах в Нижне-Свирском государственном природном заповеднике, расположенном на северо-востоке Ладожского озера. В полевых условиях была проведена оценка проективного покрытия всех видов напочвенного покрова на площадках 0,1 м<sup>2</sup> (0,32 × 0,32 м), расположенных вплотную друг к другу по трансектам (для анализа взято 300 площадок). Кроме того, проводилась оценка экотопических (не преобразованных растительностью) и биотопических (преобразованных растительностью) факторов среды. На площадках отмечали особенности микрорельефа, который в нашем исследовании не связан с жизнедеятельностью растений и является характеристикой экотопа. Для оценки особенностей биотопа на каждой площадке фиксировали сквозистость древесного полога (с помощью цифрового фотоаппарата), проективное покрытие хвойного и лиственного опада. Характеристика биотопа, древесного яруса и живого напочвенного покрова исследуемых участков представлена в табл. 1.

Древостой сосняка бруснично-зеленомошного состоит из одних 60–70-летних сосен *Pinus sylvestris*. В травяно-кустарничковом ярусе этого сообщества доминируют брусника *Vaccinium vitis-idaea* и черника *V. myrtillus*, в мохово-лишайниковом ярусе — *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*. В пределах этого фитоценоза описаны два различных участка, обозначенных нами цифрами — 1 и 2. Сосняк бруснично-зеленомошный–1 занимает несколько возвышенное положение, он выровнен по микрорельефу, имеет более разреженный древостой (наибольшую сквозистость), в нем больше брусники, вереска *Calluna vulgaris* и меньше черники. Древесный полог сосняка бруснично-зеленомошного–2 более сомкнутый, здесь выражены понижения микрорельефа. В напочвенном покрове обилие черники относительно больше,

Таблица 1. Характеристика биотопа и растительности сосняков зеленомошных

Характеристика	Сосняк бруснично-зеленомошный-1	Сосняк бруснично-зеленомошный-2	Сосняк луговиково-зеленомошный
Формула древостоя	10С	10С	6С2Б2Е+Ос
Сумма площадей сечений, м <sup>2</sup> /га	46	47	37
Сквозистость, %	63	56	38
<i>Среднее проективное покрытие, %</i>			
Опад хвойный	18	45	70
Опад лиственный	–	–	46
Общее проективное покрытие	90	85	59
Травяно-кустарничковый ярус	52	51	40
Моховой ярус	81	80	38
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	41	38	3
<i>V. myrtillus</i>	11	16	6
<i>Avenella flexuosa</i>	–	0,4	25
<i>Melampyrum pratense</i>	0,1	0,4	3
<i>Calluna vulgaris</i>	4	1	2
<i>Maianthemum bifolium</i>	–	–	2
<i>Trientalis europaea</i>	–	–	4
<i>Lycopodium annotinum</i>	–	–	3
<i>Pleurozium schreberi</i>	43	29	23
<i>Dicranum polysetum</i>	38	37	4
<i>D. scoparium</i>	–	–	1
<i>Hylocomium splendens</i>	2	4	2
<i>Aulacomnium palustre</i>	0,1	–	–
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	0,4	–	6
<i>Polytrichum commune</i>	–	2	1
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	–	9	–
<i>Brachythecium</i> sp.	–	–	3

появляется сфагнум *Sphagnum girgensohnii* и кукушкин лен *Polytrichum commune*. В другом сообществе — сосняке луговиково-зеленомошном — в первом ярусе древостоя доминируют 70-летние сосны с примесью берез *Betula pubescens*, второй ярус образуют ели *Picea abies* разного возраста и высоты. В среднем сквозистость здесь ниже, больше количество опада, в напочвенном покрове наиболее обилён луговик *Avenella flexuosa*, присутствуют виды таежного мелкотравья — седмичник *Trientalis europaea*, майник *Maianthemum bifolium*, среди мхов больше всего *Pleurozium schreberi*.

Как было сказано ранее, исходные полевые описания были сделаны на мелких учетных площадках размером 0,1 м<sup>2</sup>. Проведенный ранее анализ показал, что лучше

использовать площадки по 0,25 м<sup>2</sup> или 1 м<sup>2</sup>. В связи с этим в данной работе для количественного анализа в качестве учетной единицы мы использовали блок из трех прилегающих друг к другу площадок 0,1 м<sup>2</sup>, т. е. фактически прямоугольную площадку 0,3 м<sup>2</sup> (0,32 × 0,96 м). Значение проективного покрытия на этой площадке вычислялось как среднее арифметическое из покрытий на трех мелких площадках. В этом случае погрешность измерения проективного покрытия остается на том же уровне. Отметим, однако, необходимость учитывать тот факт, что с увеличением площади погрешность оценки проективного покрытия существенно возрастает [22]. Таким образом, 100 площадок размером 0,1 м<sup>2</sup> были организованы в 33 площадки по 0,3 м<sup>2</sup> вдоль трансекты длиной в 32 м. В дальнейшей работе при полевых описаниях мы уже использовали площадки 0,25 м<sup>2</sup>, что и предлагается в качестве рекомендации. Впрочем размер учетных площадок может выбираться индивидуально в зависимости от характера и степени мозаичности растительного покрова и задач, которые ставит перед собой исследователь.

Для **количественной оценки** роли вида в сложении растительного покрова мы используем не абсолютное, а *относительное проективное покрытие* вида или *коэффициент участия* ( $KY$ ) на отдельных площадках. Этот показатель учитывает уровень суммарного проективного покрытия видов, отражает реальное участие видов в сложении растительности и приведен в формуле (1):

$$KY = \frac{\text{ПП}_{\text{вида}}}{\sum \text{ПП}_{\text{видов}}} \cdot 100\%, \quad (1)$$

где  $\text{ПП}$  — проективное покрытие.

Значимость этого показателя особенно ярко проявляется в разреженных сообществах при низких значениях общего проективного покрытия: виды с невысоким абсолютным покрытием (20–30%) могут являться в таких условиях доминантами. Итак, мы трансформируем матрицу проективных покрытий видов в матрицу их коэффициентов участия. Для анализа неоднородности растительного покрова используем разные варианты рассчитанных по  $KY$  *расстояний в многомерном пространстве* (евклидовых расстояний —  $D$ ) между площадками.

**Первый вариант:** для количественной оценки **гетерогенности** (неоднородности) и **континуума** (однородности) учитываем расстояния между соседними площадками. Приведем формулу (2) для расчета евклидова расстояния:

$$D_{1,2} = \sqrt{\sum (x_{i1} - x_{i2})^2}, \quad (2)$$

где  $i$  — номер вида в сравниваемой паре описаний, 1, 2 — номера описаний.

Поскольку значение  $D$  зависит от числа видов и меняется от 0 до  $\infty$ , его разумно нормировать, соотнося с максимальным значением [23]. Максимальное и нормированное значения евклидовой дистанции между двумя площадками вычисляются по следующим формулам (3, 4):

$$D_{\max 1,2} = \sqrt{\sum (x_{i1})^2 + (x_{i2})^2}, \quad (3)$$

$$D_{norm.1,2} = \frac{D_{1,2}}{D_{max1,2}}. \quad (4)$$

Диапазон варьирования  $D_{norm.}$  заключается в пределах от 0 до 1; такие значения  $D$  можно сравнивать между собой.

Итак, для оценки гетерогенности мы используем нормированное значение эвклидовой дистанции ( $D_{norm.}$ ) между соседними площадками. Очевидно, уровень гетерогенности можно выразить средним арифметическим значением различия между площадками ( $D_{norm.ср.}$ ).

Второй характеристикой гетерогенности может служить коэффициент вариации  $V$ . Особенностью нашего коэффициента является то, что он рассчитывается на основе варьирования значений показателя не относительно его среднего значения, а относительно максимального значения (формулы (5, 6)):

$$V = \frac{\langle \sigma \rangle}{D_{norm.max}} 100\%, \quad (5)$$

$$\langle \sigma \rangle = \frac{\sum (D_{norm.i} - D_{norm.max})}{n}, \quad (6)$$

где  $\langle \sigma \rangle$  — вариация или дисперсия,  $D_{norm.i}$  — значение показателя,  $D_{norm.max}$  — максимальное значение показателя.

Этот способ вычисления  $V$  является корректным и имеет то преимущество, что его верхний предел равен 100.

Если нормированное значение ( $D_{norm.}$ ) отражает различие, то  $(1 - D_{norm.})$  — сходство. Континуум мы рассматриваем как сходство между соседними площадками. Тогда континуум в ряду площадок на трансекте может оцениваться как среднее сходство  $((1 - D_{norm.})_{ср.})$ .

Поскольку континуум проявляется неравномерно, интерес представляет и его коэффициент вариации, который рассчитывается по следующим формулам (7, 8):

$$V = \frac{\langle \sigma \rangle}{(1 - D_{norm.})_{max}} 100\%, \quad (7)$$

$$\langle \sigma \rangle = \frac{\sum [(1 - D_{norm.})_i - (1 - D_{norm.})_{max}]}{n}. \quad (8)$$

Гетерогенность и континуальность — разные свойства, количественное выражение которых различается. Несмотря на их однозначную связь друг с другом (гетерогенность — различие ( $D_{norm.}$ ) и континуальность — сходство  $(1 - D_{norm.})$ ), достаточно правомерно рассматривать оба эти свойства. Авторы могут по желанию рассчитывать тот или иной показатель, акцентируя свое внимание либо на гетерогенности, либо на континуальности растительного покрова.

**Второй вариант:** для оценки **квантованности** (мозаичности) растительности мы используем евклидово расстояние  $D$  каждой площадки от расчетной средней площадки. Условная средняя площадка рассчитывается из средних арифметических значений  $KU$  видов на всех площадках трансекты. Привязка к средней площадке необходима для того, чтобы характеристика всех площадок рассматривалась в одном многомерном пространстве, с числом осей, равным числу видов на всех площадках. Такое значение  $D$  от средней площадки рассматривается как совокупная оценка всей площадки, и рассчитывается оно по формуле (9):

$$D = \sqrt{\sum (KU_{ij} - KU_{icp.})^2}, \quad (9)$$

где  $i$  — номер вида в общем списке трансекты,  $j$  — номер площадки,  $KU_{ij}$  — значение коэффициента участия вида на  $j$ -ой площадке (при отсутствии вида на площадке  $KU=0$ ),  $KU_{icp.}$  — значение коэффициента участия вида на средней площадке. Для удобства это значение преобразовано в проценты ( $D \cdot 100\%$ ).

В итоге мы получили оценку растительности каждой площадки в виде евклидова расстояния от средней площадки. Очевидно, что значения  $D$  отражают различия между площадками. Рассчитывая абсолютные значения разниц ( $|\Delta| D$ ) между соседними площадками, мы оцениваем степень сходства или различия растительности на этих площадках: чем меньше  $|\Delta|$ , тем больше сходство между площадками, и наоборот. Представив изменение  $|\Delta|$  по трансекте, можно наблюдать волнообразное изменение растительности. Экстремумы (пики) этой кривой показывают границы квантов, а периоды (фазы) между ними являются отдельными квантами растительности. Подчеркнем, что пик любой величины мы рассматриваем как границу кванта (нам важен характер изменения  $|\Delta|$  — увеличение—уменьшение). Волновая природа изменения растительности демонстрирует и континуальность, т. е. непрерывность и постепенность изменения растительности. Таким образом, мы наблюдаем диалектическое сосуществование квантованности и континуума. Выделяя кванты, подсчитывая их число и размеры, можно проводить оценку *уровня квантованности* разных пробных площадей и сообществ в целом. Особенности расчета зависят от исходного материала: выделенное число квантов делится на число учетных единиц (точек, длину, площадь). В данном случае при линейных описаниях (трансектах), уровень квантованности ( $УК$ ) рассчитывается по формуле (10), стандартизированной на 10 м:

$$УК = \frac{m}{L} 10, \quad (10)$$

где  $m$  — число квантов на трансекте,  $L$  — длина трансекты.

Средний размер кванта рассчитывается как  $L/m$  (м).

## Результаты и обсуждение

Следуя описанной выше методике, для оценки гетерогенности и квантованности растительного покрова были рассчитаны евклидовы расстояния между соседними площадками, каждой площадки от средней площадки по трансектам для

трех участков сосняков зеленомошных. Затем были выделены кванты, подсчитано их число, размер, а также определены уровни квантованности (табл. 2; рис. 1, 3, 5).

Таблица 2. Показатели гетерогенности, континуальности и квантованности сосняков зеленомошных

Показатели	Сосняк бруснично-зеленомошный-1	Сосняк бруснично-зеленомошный-2	Сосняк луговиково-зеленомошный
Гетерогенность $D_{norm.ср.}$	35 (47)	45 (50)	48 (52)
Континуум $(1 - D_{norm.ср.})$	65 (28)	55 (38)	52 (43)
Число квантов ( $m$ ), 32 м ( $L$ )	11	12	11
Уровень квантованности ( $m/L$ )	3,4	3,8	3,4
Средний размер квантов ( $L/m$ ), м	2,9 (49)	2,7 (46)	2,9 (52)
Медиана размеров квантов, м	2	2	3
Размер квантов (min-max), м	1-5,9	1-5	1-6

П р и м е ч а н и е.  $D_{norm.ср.}$  — уровень различия;  $(1 - D_{norm.ср.})$  — уровень сходства; в скобках приведены значения коэффициентов варьирования ( $V$ , %).

Рассмотрим подробнее полученные результаты. В **сосняке бруснично-зеленомошном-1** наблюдается наименьший уровень гетерогенности и наибольший уровень континуума, т. е. растительный покров здесь самый однородный (см. табл. 1). В пределах 32-метровой трансекты здесь выделено 11 квантов (рис. 1). Как было сказано ранее, микрорельеф этого участка достаточно выровненный, только в конце трансекты наблюдается некоторое повышение микрорельефа. Значения коэффициентов участия травяно-кустарничковых и моховых видов вдоль трансекты с указанием границ квантов приведены на рис. 2 (А, Б). Преобладание тех или иных видов трав, кустарничков и мхов формирует мозаику растительного покрова. Так, первый и последний кванты характеризуются господством брусники и *Pleurozium schreberi*, во втором — содоминируют черника и брусника, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*, появляется вереск, в третьем — больше черники и появляется *Hylocomium splendens*, в четвертом — появляется *Ptilium crista-castrensis* и т. д. Влияние микрорельефа проявляется слабо: отметим снижение участия брусники, исчезновение черники и доминирование *Pleurozium schreberi* в конце трансекты на более сухом повышении. Различия между квантами не слишком велики (разброс  $min-max$   $|\Delta| D 0-27$ ). Основной причиной неоднородности на этом участке являются взаимоотношения между видами кустарничков и мхов, проявляющиеся в изменении соотношения их обилия (ценотопический фактор). Ценотопический фактор включает не только разной степени преобразование растениями условий среды (создание биотопа), но и другие формы отношений между видами, такие как паразитизм, мутуализм, конкуренция и пространственное исключение. Отметим также, что кванты отдельных видов

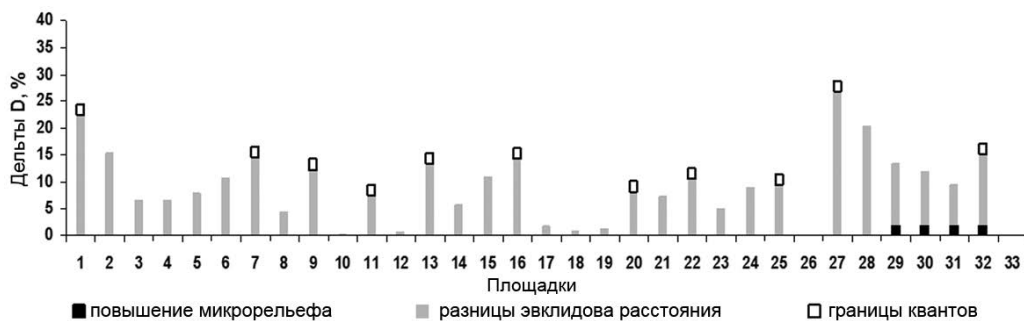


Рис. 1. Квантованность сосняка бруснично-зеленомошного-1

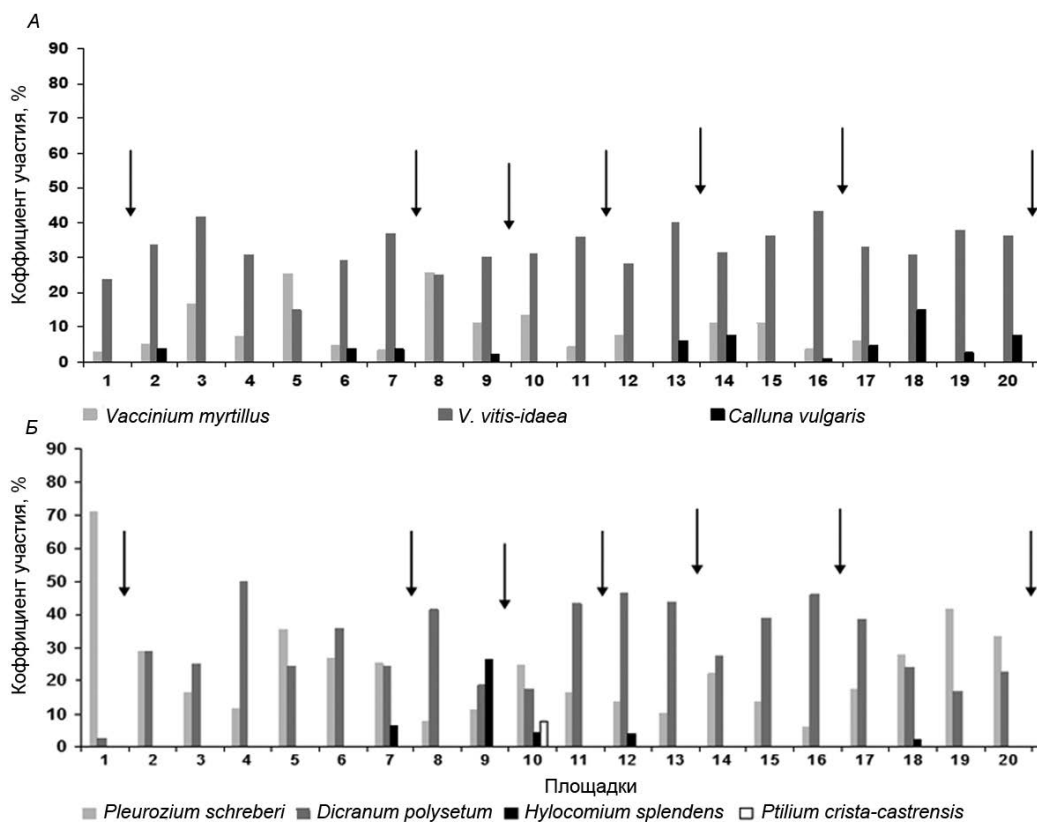


Рис. 2. Значения коэффициентов участия кустарничковых (А) и моховых видов (Б) на части трансекты в сосняке бруснично-зеленомошном-1 (стрелками обозначены границы квантов)

могут совпадать или не совпадать с выделенными нами квантами. Это связано с тем, что  $D$  — комплексный показатель, и хотя доминирующие виды оказывают наибольшее влияние на его значение, другие виды, пусть и в меньшей степени, также влияют на него. Гетерогенность среды тоже не обязательно должна строго соответствовать квантованности растительности, поскольку не входит в характеристику квантов.



**Сосняк бруснично-зеленомошный-2** в целом занимает несколько пониженное положение в рельефе, а также в нем выражены отдельные микропонижения. Здесь наблюдается увеличение гетерогенности и уменьшение континуума, т. е. растительный покров становится менее однородным (см. табл. 1). В пределах 32-метровой трансекты здесь выделено 12 квантов (рис. 3).

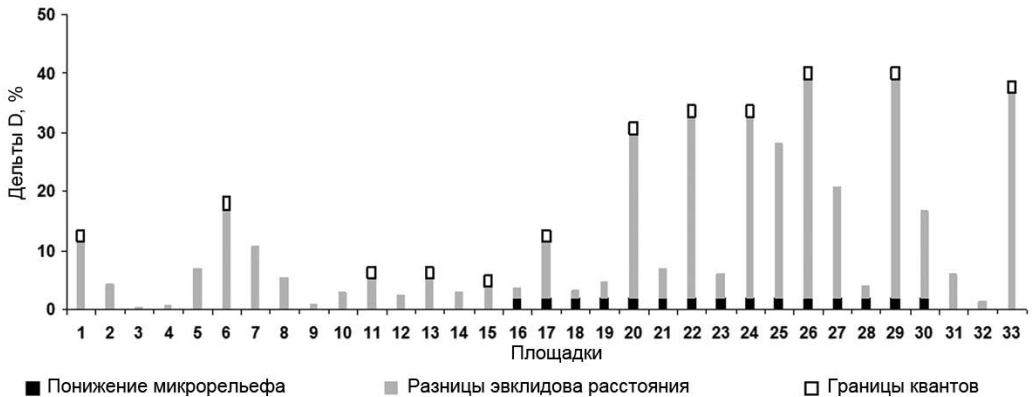


Рис. 3. Квантованность сосняка бруснично-зеленомошного-2

Всплески квантованности с высокими значениями разниц  $D$  (т. е. значительными различиями между квантами) наблюдаются во второй части трансекты, где как раз и выражены микропонижения. Анализируя распределения значений коэффициентов участия видов вдоль трансекты, можно отметить следующие особенности квантованности данного участка. Первый маленький квант характеризуется присутствием луговика и доминированием *Dicranum polysetum*, во втором крупном кванте доминирует брусника и *Pleurozium schreberi*, присутствует *Melampyrum pratense*, в третьем — появляется вереск, в четвертом — преобладает *Dicranum polysetum*. Наиболее серьезные изменения начинаются на площадках в микропонижениях, где повышается влажность почвы: начинает увеличиваться роль черники, снижаться участие *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*, появляется более гигрофильный *Hylocomium splendens* (рис. 4). Затем ярко проявляется мозаика пятен с доминированием наиболее влаголюбивых мхов (*Sphagnum girgensohnii*, *Polytrichum commune*) с одновременным снижением обилия травяно-кустарничковых видов и традиционных пятен с преобладанием черники, брусники, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*. Причем различия между квантами здесь очень велики (разброс min-max  $|\Delta| D$  1–37). Таким образом, здесь мы наблюдаем количественное и качественное усиление квантованности растительности под влиянием выраженных понижений микрорельефа.

Отличительной особенностью **сосняка луговиково-зеленомошного** является присутствие яруса елей. Гетерогенность этого сосняка оказалась наибольшей, а континуальность — наименьшей (см. табл. 1). Уровень же квантованности (число квантов) сосняка луговикового оказался равным таковому сосняка брусничного-1. Различия между квантами здесь высоки, но все же чуть ниже, чем в сосняке брусничном-2 (разброс min-max  $|\Delta| D$  1–32). Выделенные кванты и распределение коэффициентов участия видов вдоль трансект приведены на рис. 5 и 6.

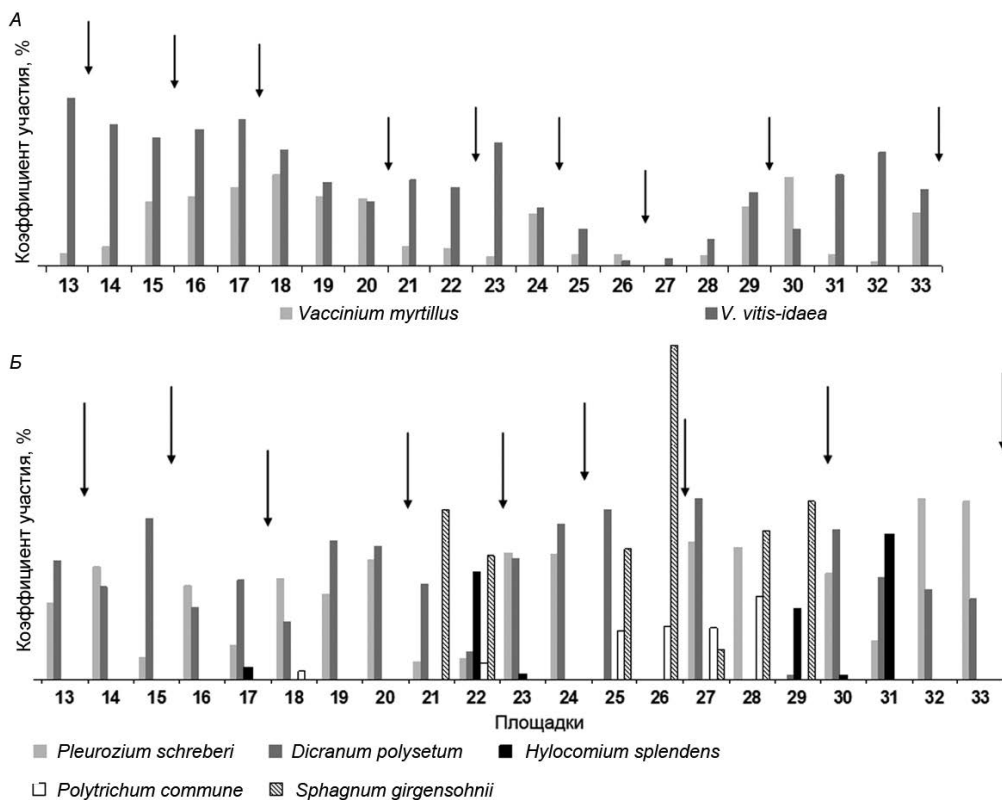


Рис. 4. Значения коэффициентов участия кустарничковых (А) и моховых видов (Б) на части трансекты в сосняке бруснично-зеленомошном-2 (стрелками обозначены границы квантов; ось ординат аналогична таковой на рис. 2; максимальное значение КУ на рис. А — 49%, на рис. Б — 82%)

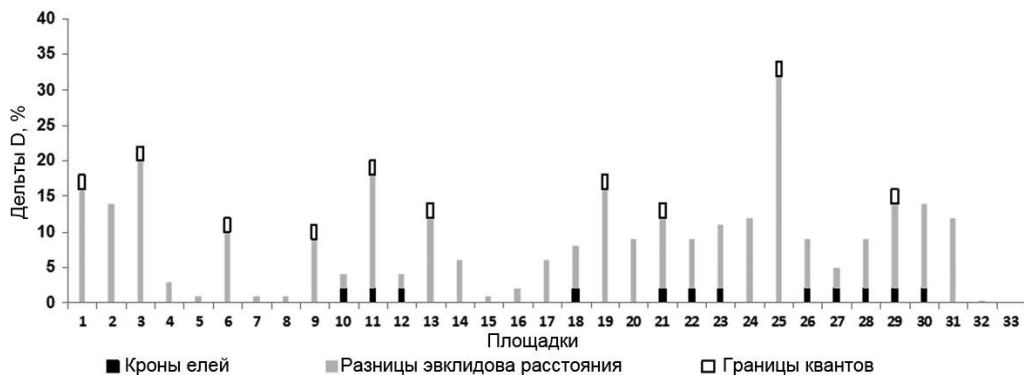


Рис. 5. Квантованность сосняка луговиково-зеленомошного

Первые четыре кванта объединены доминированием луговика, но отличаются: первый — присутствием майника и отсутствием *Pleurozium schreberi*, второй — появлением последнего и вереска, третий — наличием седмичника и плауна годичного *Lycorodium annotinum*. Кроны елей чаще всего провоцируют возникновение квантов. В общем, можно отметить, что в пределах «еловых» квантов снижается

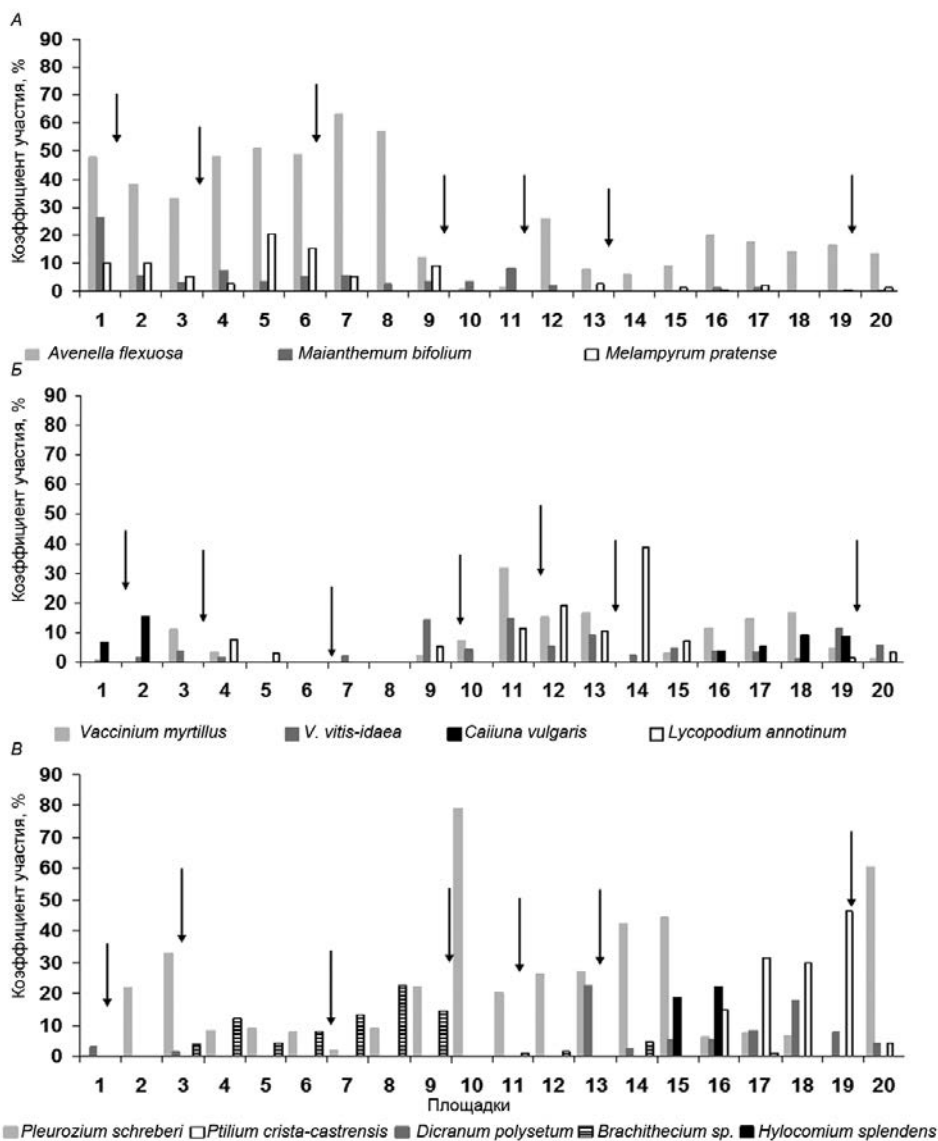


Рис. 6. Значения коэффициентов участия отдельных травянистых (А), кустарничковых (Б) и моховых видов (В) в сосняке луговиково-зеленомошном (стрелками обозначены границы квантов)

обилие луговика, марьяника и усиливается роль черники, майника, появляется *Dicranum scoparium*. В некоторых случаях травяно-кустарничковые виды исчезают полностью. Несколько квантов в центре трансекты выделяются из-за появления вереска и *Ptilium crista-castrensis*. В целом заметно усиление роли трав и кустарничков на открытых участках, а мхов — в более затененных кроновых зонах (см. рис. 6). Таким образом, ель выступает в качестве модератора растительного покрова. Несомненно, на этом участке — кроны елей, в значительной степени трансформирующие

биотоп, являются основной причиной формирования неоднородности растительного покрова. Известно, что ель является сильным эдификатором, создающим в пределах своей кроны специфические условия, в первую очередь за счет образования большого количества опада и затенения пространства под своим пологом [24, 25]. Хотя, здесь можно наблюдать и влияние ценопотического фактора — взаимоотношений конкурирующих видов: на открытых местах преобладает луговик, кроны же елей, негативно влияя на участие луговика, позволяют развиваться более теневыносливым мхам и чернике.

Уровень квантованности (удельное число квантов) в сосняке брусничном–2 наибольший, тогда как в сосняке брусничном–1 и сосняке луговиковом этот показатель одинаков и чуть ниже. Средние и максимальные размеры квантов и их варьирование выше в сосняке брусничном–1 и сосняке луговиковом (см. табл. 1). Тогда как сосняк брусничный–2 «мелкоквантованный», что, очевидно, связано с влиянием понижений микрорельефа.

Таким образом, изученные сообщества выстроились в такой ряд по увеличению степени гетерогенности напочвенного покрова: сосняк брусничный–1 (слаборазвитый микрорельеф) → сосняк брусничный–2 (развитый микрорельеф) → сосняк луговиковый (присутствие елей). В этом же ряду закономерно уменьшается континуум, т. е. кроны елей в большей степени способствуют формированию неоднородности напочвенного покрова по сравнению с микрорельефом. Влияние же микрорельефа и крон елей на уровень квантованности (удельное число квантов, мозаичность) оказалось неоднозначным. Уровни квантованности оказались сходными (число квантов на трансектах различается на единицу): наибольшее значение достигается в сосняке брусничном–2; неожиданным кажется и одинаковое число квантов в однородном с виду сосняке брусничном–1 и сосняке луговиковом с елью. Возможно, сказываются разные пороговые значения при выделении квантов: мы выделяем кванты при наличии любых «гребней» волн — и мелких, и крупных. Продолжая использовать морскую терминологию, можно сказать, что в сосняке брусничном–1 наблюдается «мелковолновая» квантованность, при этом кванты не всегда сильно различаются между собой. Тогда как в сосняке брусничном–2 — «крупноволновая» квантованность — сформированные кванты более контрастны. Очевидно, многое зависит от выраженности факторов: чем сильнее они проявляются, особенно в локальных точках, тем выше будет гетерогенность и квантованность растительного покрова.

## Заключение

Результаты анализа исследованных участков сосняков зеленомошных позволили выстроить следующий ряд увеличения степени гетерогенности живого напочвенного покрова: сосняк брусничный со слаборазвитым микрорельефом, сосняк брусничный с развитым микрорельефом; сосняк луговиковый с присутствием елей. Ценопотические факторы (определяемые растениями) как межсинузиальные, так и внутрисинузиальные более всего способствуют формированию гетерогенности напочвенного покрова. В сосняках гетерогенность живого напочвенного покрова, за счет создания специфических условий биотопа (затенения и образования большого количества опада), в основном определяется кронами елей. Вне влияния крон елей эта гетерогенность обусловлена факторами более низкого уровня — взаимоотноше-

ниями конкурирующих видов трав, кустарничков и мхов. На уровень квантованности (мозаичности) наиболее сильное влияние оказывают выраженные микропонижения (экотоп). Понижения микрорельефа способствуют, кроме того, формированию наиболее контрастных квантов растительного покрова.

Предложенный метод анализа пространственной структуры оказался эффективным и позволяющим объективно оценивать гетерогенность, квантованность и континуум пространственной структуры растительного покрова. Анализ квантованности можно проводить, используя учетные площадки любого размера, при этом с увеличением их площади увеличиваются и размеры квантов. Актуальными проблемами являются: разработка метода объективной типологии квантов, выявление комплекса причин формирования квантов (с использованием анализа функциональной структуры). Предложенный метод может быть применен при анализе различных растительных сообществ.

## Литература

1. Ипатов В. С. Вновь о понятии фитоценоз // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 4. С. 481–486.
2. Уранов А. А., Михайлова Н. Ф. Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 5. С. 151–159.
3. Зауольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф. Структура фитогенного поля особей некоторых плотнoderновинных злаков // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 79–89.
4. Галанин А. В. Влияние фитогенного поля на распределение растений // Экология. 1980. № 6. С. 76–78.
5. Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (Fagaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 8. С. 1022–1034.
6. Крышень А. М. Фитогенное поле: теория и проявление в природе // Известия РАН. Сер. биол. 2000. № 4. С. 437–443.
7. Ашик Е. В., Тиходеева М. Ю. Исследование фитогенного поля *Tilia cordata* Mill. в посадках в заповеднике «Белогорье» Белгородской области // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биология. 2006. Вып. 3. С. 64–73.
8. 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.
9. 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.
10. Журавлева Е. Н., Ипатов В. С., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. Изменение растительности на лугах под влиянием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3: Биология. 2012. Вып. 2. С. 3–12.
11. Ulanova N. G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // Forest Ecology and Management. 2000. Vol. 135, N 1–3. P. 155–167.
12. Peters D. P. C. Plant species dominance at a grassland-shrubland ecotone: an individual-based gap dynamics model of herbaceous and woody species // Ecological Modelling. 2002. Vol. 152, N 1. P. 5–32.
13. Dusan R., Stjepan M., Igor A., Jurij D. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech fir forest reserves in south east Europe // Forestry. 2007. Vol. 80, N 4. P. 431–443.
14. Wilby A., Shachak M. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: patterns in the process of granivory // Oecologia. 2000. Vol. 125, N 4. P. 495–503.
15. Fuhlendorf S. D., Engle D. M. Application of the fire-grazing interaction to restore a shifting mosaic on tallgrass prairie // J. Appl. Ecol. 2004. Vol. 41, N 4. P. 604–614.
16. Горнов А. В. Фитогенная и зоогенная мозаичность и флористическое разнообразие влажных лугов Неруссо-Деснянского Полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. С. 64–69.
17. Lamont B. Gradient and zonal analysis of understory suppression by *Eucalyptus wandoo* // Vegetation. 1985. Vol. 63, N 2. P. 113–137.
18. Смирнова О. В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи совр. биол. 1998. Т. 118, № 2. С. 148–165.

19. Zagidullina A. T., Tikhodeyeva M. Ju. Spatial patterns of recruitment and ground cover in dry Scots pine forest of Russian Karelia and Karelian isthmus // *EcoScience*. 2006. Vol. 13, N 2. P. 203–218.
20. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К вопросу о континууме и квантованности растительного покрова // *Бот. журн.* 1985. Т. 70, № 7. С. 885–896.
21. Ипатов В. С., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. О гетерогенности и квантованности растительности пробных площадей // *Бот. журн.* 2014. Т. 99, № 1. С. 3–22.
22. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1997. 316 с.
23. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
24. 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.
25. Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном // *Бот. журн.* 2005. Т. 90, № 3. С. 400–410.

## References

1. Ipatov V.S. Vnov' o poniatii fitotsenoz [Again about the concept of phytocoenosis]. *Bot. zhurn.* [Botan. Journal], 2013, vol. 98, no. 4, pp. 481–486. (In Russian)
2. Uranov A. A., Mikhailova N. F. Iz opyta izuchenii fitogennoho polia *Stipa pennata* L. [Studying the phytogenic field of *Stipa pennata* L.]. *Biul. MOIP* [Bull. Moscow Society of Naturalists], Dep. biol., 1974, vol. 79, issue 5, pp. 151–159. (In Russian)
3. Zaugol'nova L. B., Mikhailova N. F. Struktura fitogennoho polia osobei nekotorykh plotnodernovinykh zlakov [The structure of phytogenic field of some individuals of dense-sod grass]. *Biul. MOIP* [Bull. Moscow Society of Naturalists], Dep. biol., 1978, vol. 83, issue 6, pp. 79–89. (In Russian)
4. Galanin A. V. Vliianie fitogennoho polia na raspredelenie rastenii [Influence of phytogenic field on the distribution of plants]. *Ekologiya* [Ecology], 1980, no. 6, pp. 76–78. (In Russian)
5. Samoilov Iu. I. Struktura fitogennoho polia na primere odinoknykh dubov *Quercus robur* (*Fagaceae*) [The structure of phytogenic field on the example of a single oak *Quercus robur* (*Fagaceae*)]. *Bot. zhurn.* [Botan. Journal], 1983, vol. 68, no. 8, pp. 1022–1034. (In Russian)
6. Kryshen' A. M. Fitogennoe pole: teorii i proiavlenie v prirode [Phytogenic field: theory and the manifestation in nature]. *Izvestiia RAN* [Izvestiya RAN], ser. biol., 2000, no. 4, pp. 437–443. (In Russian)
7. Ashik E. V., Tikhodeeva M. Iu. Issledovanie fitogennoho polia *Tilia cordata* Mill. v posadkakh v zapovednike "Belogore" Belgorodskoi oblasti [Research of the phytogenic field of *Tilia cordata* Mill. in plantings in the reserve "Belogorye" Belgorod region]. *Vestn. St. Peterb. un-ta. Ser. 3. Biologiya* [Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology], 2006, issue 3, pp. 64–73. (In Russian)
8. Ipatov V. S., Zhuravleva E. N., Lebedeva V. Kh., Tikhodeeva M. Iu. Fitogennoe pole *Picea abies*, *P. obovata* (*Pinaceae*) [Phytogenic field of *Picea abies*, *P. obovata* (*Pinaceae*)]. *Bot. zhurn.* [Botan. Journal], 2009, vol. 94, no. 4, pp. 558–568. (In Russian)
9. Lebedeva V. Kh., Tikhodeeva M. Iu., Ipatov V. S. Fitogennoe pole gerani lesnoi *Geranium sylvaticum* (*Geraniaceae*) [Phytogenic field of the Forest geranium *Geranium sylvaticum* (*Geraniaceae*)]. *Bot. zhurn.* [Botan. Journal], 2009, vol. 94, no. 6, pp. 833–848. (In Russian)
10. Zhuravleva E. N., Ipatov V. S., Lebedeva V. Kh., Tikhodeeva M. Iu. Izmenenie rastitel'nosti na lugakh pod vlianiem sosny obyknovnoy (*Pinus sylvestris* L.) [Vegetation changes in the meadows under the influence of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)]. *Vestn. St. Peterb. un-ta. Ser. 3. Biologiya* [Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology], 2012, issue 2, pp. 3–12. (In Russian)
11. Ulanova N. G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management*, 2000, vol. 135, no. 1–3, pp. 155–167.
12. Peters D. P. C. Plant species dominance at a grassland-shrubland ecotone: an individual-based gap dynamics model of herbaceous and woody species. *Ecological Modelling*, 2002, vol. 152, no. 1, pp. 5–32.
13. Dusan R., Stjepan M., Igor A., Jurij D. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech fir forest reserves in south east Europe. *Forestry*, 2007, vol. 80, no. 4, pp. 431–443.
14. Wilby A., Shachak M. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: patterns in the process of granivory. *Oecologia*, 2000, vol. 125, no. 4, pp. 495–503.
15. Fuhlendorf S. D., Engle D. M. Application of the fire-grazing interaction to restore a shifting mosaic on tallgrass prairie. *J. Appl. Ecol.*, 2004, vol. 41, no. 4, pp. 604–614.
16. Gornov A. V. Fitogennaia i zoogennaia mozaichnost' i floristicheskoe raznoobrazie vlazhnykh lugov Nerusso-Desnianskogo Poles'ia [Phytogenic and zoogenic mosaic and floristic diversity of wet meadows of

Nerusso-Desna Polis'ye]. *Biul. MOIP* [Bull. Moscow Society of Naturalists], Dep. biol., 2011, vol. 116, pp. 64–69. (In Russian)

17. Lamont B. Gradient and zonal analysis of understory suppression by *Eucalyptus wandoo*. *Vegetation*, 1985, vol. 63, no. 2, pp. 113–137.

18. Smirnova O. V. Populiatsionnaia organizatsiia biotsenoticheskogo pokrova lesnykh landshaftov [Population organization of biocenotic cover of the forest landscape]. *Uspekhi sovr. biol.* [Successes sovr. biol.], 1998, vol. 118, no. 2, pp. 148–165. (In Russian)

19. Zagidullina A. T., Tikhodeyeva M. Ju. Spatial patterns of recruitment and ground cover in dry Scots pine forest of Russian Karelia and Karelian isthmus. *EcoScience*, 2006, vol. 13, no. 2, pp. 203–218.

20. Ipatov V. S., Kirikova L. A. K voprosu o kontinuumе i kvantovannosti rastitel'nogo pokrova [On the question of the continuum and the quantization of vegetation]. *Bot. zhurn.* [Botan. Journal], 1985, vol. 70, no. 7, pp. 885–896. (In Russian)

21. Ipatov V. S., Lebedeva V. Kh., Tikhodeeva M. Iu. O geterogenosti i kvantovannosti rastitel'nosti probnykh ploshchadei [About heterogeneity and quantization of the vegetation of trial areas]. *Bot. zhurn.* [Botan. Journal], 2014, vol. 99, no. 1, pp. 3–22. (In Russian)

22. Ipatov V. S., Kirikova L. A. *Fitotsenologiya* [The phytocenology]. St. Petersburg, St.-Petersburg Univ. Press, 1997. 316 p. (In Russian)

23. Vasilevich V. I. *Statisticheskie metody v geobotanike* [Statistical methods in geobotany]. Leningrad, Nauka Publ., 1969. 232 p. (In Russian)

24. Ipatov V. S., Kirikova L. A. K kharakteristike fitogenogo polia *Picea abies* (*Pinaceae*) v zelenomoshnykh sosniakakh [The characterization of phytogenic field of *Picea abies* (*Pinaceae*) in green-moss pine forests]. *Bot. zhurn.* [Botan. Journal], 2001, vol. 86, no. 5, pp. 94–103. (In Russian)

25. Lebedeva V. Kh., Tikhodeeva M. Iu., Ipatov V. S. Vliianie drevesnogo pologa na vidy napochvennogo pokrova v el'nike chernichno-zelenomoshnom [The influence of the tree layer on plant soil cover species in bilberry-moss spruce forest]. *Bot. zhurn.* [Botan. Journal], 2005, vol. 90, no. 3, pp. 400–410. (In Russian)

Статья поступила в редакцию 20 ноября 2014, принята 9 февраля 2015 г

#### Сведения об авторах:

*Лебедева Вера Христофоровна* — кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник

*Ипатов Виктор Семенович* — доктор биологических наук, профессор

*Тиходеева Марина Юрьевна*, — кандидат биологических наук, доцент

*Lebedeva Vera Kh.* — Ph.D., Leading Researcher

*Ipatov Viktor S.* — Doctor of Biology, Professor

*Tikhodeeva Marina Yu.* — Ph.D., Associate Professor