

Методика кількісної оцінки фітоценозів за фітосоціологічним спектром

ІГОР ВІКТОРОВИЧ ГОНЧАРЕНКО
ОЛЕКСАНДР ОЛЕКСІЙОВИЧ СЕНЧИЛО
ЯКІВ ПЕТРОВИЧ ДІДУХ

ГОНЧАРЕНКО І.В., СЕНЧИЛО О.О., ДІДУХ Я.П. (2013). **Методика кількісної оцінки фітоценозів за фітосоціологічним спектром.** *Чорноморськ. бот. ж.*, 9 (4): 485-496.

Екологічну оцінку угруповань запропоновано здійснювати за їх фітосоціологічними спектрами. Під фітосоціологічним спектром розуміються кількісні співвідношення у загальному видовому складі фітоценозу між видами, приуроченими до різних класів системи Браун-Бланке. Показано, що на перший клас у фітосоціологічному спектрі припадає від 22% до 45%. Це свідчить про перехідний характер флори досліджених рослинних угруповань. Такі угруповання запропоновано класифікувати не за характерними видами, а за схожістю трьох перших класів фітосоціологічного спектру. За фітосоціологічним спектром виконано ординацію рослинних угруповань, де вісі відповідають класам Браун-Бланке. Доведено, що фітосоціологічний спектр змінюється вздовж градієнту екологічних факторів. Оцінено екологічні оптимуми за даними фітоіндикації деяких класів Браун-Бланке.

Ключові слова: фітосоціологічний спектр, класифікація рослинності, класи Браун-Бланке

GONCHARENKO I.V., SENCHYLO O.O., DIDUKH YA.P. (2013). **A method of quantitative evaluation of plant communities by their phytosociological spectra.** *Chornomors'k. bot. z.*, 9 (4): 485-496.

We propose to make an ecological evaluation of plant communities based on their phytosociological spectra. Under the phytosociological spectrum we understand ratios of representation in the general species composition of a cenosis of species relating to different classes of the Braun-Blanquet system. We demonstrate that the first class of the phytosociological spectrum makes up from 22% to 45%. This indicates a transitional character of the flora of the studied plant communities. We propose to characterize such communities by similarity of their three first classes of the phytosociological spectra, rather than by characteristic species. We made ordination of the plant communities by phytosociological spectra, in which the axes represent classes according to Braun-Blanquet. We demonstrate that phytosociological spectra is changed along gradients of ecological factors. The ecological optima for some Braun-Blanquet classes were estimated using phytoindication data.

Keywords: phytosociological spectrum, vegetation classification, classes of Braun-Blanquet

ГОНЧАРЕНКО И.В., СЕНЧИЛО А.А., ДІДУХ Я.П. (2013). **Методика количественной оценки фитоценозов по фитосоциологическому спектру.** *Черноморск. бот. ж.*, 9 (4): 485-496.

Экологическую оценку сообществ предложено осуществлять по их фитосоциологическим спектрам. Под фитосоциологическим спектром понимаются количественные отношения в общем видовом составе фитоценоза между видами, приуроченными к различным классам системы Браун-Бланке. Установлено, что на первый класс фитосоциологического спектра приходится от 22% до 45%. Это свидетельствует о переходном характере флоры исследованных растительных сообществ. Такие сообщества предложено классифицировать не по характерным видам, а по сходству трех первых классов фитосоциологического спектра. По фитосоциологическому спектру проведена ординация растительных сообществ, где

оси соответствуют классам Браун-Бланке. Показано, что фитоценологический спектр изменяется вдоль градиента экологических факторов. Оценены экологические оптимумы по данным фитоиндикации некоторых классов Браун-Бланке.

Ключевые слова: фитоценологический спектр, классификация растительности, классы Браун-Бланке

Класичний метод Браун-Бланке ґрунтується на присутності характерних чи «вірних» видів, що характеризуються здебільшого стенотопною екологічною амплітудою чи обмеженим ареалом. Але значна частка угруповань не має у складі таких видів. Причин тому може бути декілька:

- відсутність сильних едифікаторів, що спричинює варіабельність флористичного складу;
- значне коливання показників екологічних факторів протягом сезону, що викликає флуктуаційні зміни;
- короткий період формування ценозу (піонерні стадії), коли коадапційні зв'язки ще не сформовані;
- синтаксон знаходиться на межі свого ареалу, і характерні види «випадають» з хорологічних причин.

Тенденція зменшення кількості «вірних» видів посилюється і через наростаючий антропогенний тиск, внаслідок чого ценотична структура природних угруповань порушується і спрощується. З точки зору теорії систем це означає зниження інформаційної ємності у підсистемі рослинності: спочатку послаблюються зв'язки між елементами, потім остаточно випадуть окремі (елементи) види, і, як результат, втрачається складна первинна структура.

Найбільш чутливими є стенотопні види, не адаптовані до антропогенного впливу, тому вони «випадають» першими. Натомість за рахунок евритопних видів, що лишаються, рослинний покрив стає одноріднішим, площа корінних ценозів зменшується, межі між сусідніми ценозами розмиваються, наростає «екотонізація». Ценози, що відрізнялися за «характерними» видами, тепер мають більшу відносну частку спільних видів – математично флористична схожість сусідніх ценозів зростає, рослинний покрив загалом стає більш континуальним.

Отже, потрібен пошук нових методологічних підходів, які б були однаково придатними як для дослідження типових, так і перехідних ценозів. В певній мірі це знайшло відображення в підходах, запропонованих А. Юрко, коли «вірні» види замінювалися діагностичними блоками [ЮРКО, 1973], але пошук у цьому напрямку лишається перспективним.

Матеріали та методи дослідження

Запропонований метод базується на таких основних положеннях:

1. Фітоценози однієї асоціації мають не лише подібний видовий склад, а також подібні кількісні співвідношення видів різних еколого-ценотичних груп.
2. Розділяти види за еколого-ценотичними групами можна, узявши до уваги їх приуроченість до класів системи Браун-Бланке, адже класи (на відміну від асоціацій) чітко екологічно відмінні.
3. «Приуроченість» виду до класу Браун-Бланке необхідно оцінювати кількісно – ми пропонуємо показник «аффінітет» (спорідненість, належність) (в англійській літературі частіше трапляється термін «fidelity»).
4. Окремий фітоценоз, синтаксон чи безрангову одиницю – фітоценоз, завжди можна представити як «фітоценологічну суміш» видів різних класів Браун-Бланке, «чисті» ценози частіше виключення, ніж правило.

5. Кількісні співвідношення видів різних класів у цій «суміші» становлять фітосоціологічний спектр (далі – ФЦС).
6. Для виділення асоціацій (класифікації) можна оперувати не тільки видовим складом фітоценозів, а й подібністю їх ФЦС.
7. ФЦС змінюється вздовж градієнтів середовища – дослідити ці закономірності означає здійснити ординацію.
8. Отже, ФЦС повністю і узагальнено відображає видовий склад, менше флюктує (змінюється лише тоді, якщо випаде або з'явиться еколого-ценотична група, а не окремий вид) і може бути використаний для класифікації та ординації у фітоценології.

Проникнення методів порівняльної характеристики до фітоценології знайшло своє відображення у концепції «ценофлори», яку розуміють як видовий склад синтаксону будь-якого рангу. Сьогодні ценофлори часто досліджують флористичними методами – розраховують біоморфологічний, географічний спектр і т.п. [ВУЛОКНОВ, 2003]. Термін «фітосоціологічний спектр» з'явився порівняно недавно у роботах уфімських геоботаніків та їх послідовників [GAVRILEVA, 2005; GUSEV, 2007; MARTYNENKO, 2009; YAMALOV et al., 2012]. ФЦС «відображає участь у складі ценофлор синтаксонів груп видів, пов'язаних з різними класами рослинності» [MARTYNENKO, 2009]. Сьогодні доведена ефективність підходу з використанням ФЦС для дослідження сукцесій [YAMALOV et al., 2012].

У ФЦС одного синтаксону може опинитися 5 і більше різних класів рослинності. Для аналізу, на нашу думку, достатньо перших трьох, найбільш важливих. Значення у ФЦС можуть теоретично бути від 0 до 100%, фактично це координати у вісях синтаксономічного простору, де кожна вісь відповідає одному з класів Браун-Бланке. Метод ФЦС однаково зручний для дослідження типових ценозів (з вираженим ядром видів) і перехідних, близький до ординації по суті.

Фітоценози, згруповані за подібністю флористичного складу, становлять безрангову одиницю – фітоценоз (термін вперше запропонований у 1965 р. Е. Ван-Дер-Маарелем), незалежно від групуючого методу. Тому група фітоценозів з подібним ФЦС (перші три класи) теж є фітоценозом. Фітоценози, виділені за подібністю ФЦС, не обов'язково співпадуть з фітоценозами за методикою Браун-Бланке, що базується на видовому складі безпосередньо. ФЦС враховує еколого-ценотично тотожні види, адже два види – афінні до одного класу рослинності – з точки зору методики ФЦС тотожні, проте за коефіцієнтами флористичної подібності це буде відмінністю.

Для визначення ФЦС ми беремо рівень класів у системі Браун-Бланке. Нижчі одиниці, рівня союзу чи асоціації, часто сумнівні та екологічно відрізняються менше. До того ж поява в угрупованні виду іншого класу, наприклад на луках – болотного чи степового, більш індикативна, ніж певного лучного стенопоного (характерного), якого може не виявитися зовсім.

Враховуючи лише рівень класів при розрахунку ФЦС, ми фактично відмовилися від ієрархічної системи синтаксонів, як у Браун-Бланке. Але це спрощення лише на перший погляд. Оскільки у ФЦС ми враховуємо не один клас, а перші три, то виділити фітоценоз обсягу асоціації можна за критерієм заміни-перестановки класів у верхній частині ФЦС. Наприклад, ценози, де перше місце у ФЦС посідають види *Phragmiti-Magnocaricetea*, а другими є види *Molinio-Arrhenatheretea*, утворюють одну групу (фітоценоз), а ті ценози, де друге місце посідають види *Alnetea glutinosae*, – вже іншу. Такий підхід особливо ефективний при розділенні «проблемних» типів рослинності, наприклад питання про те, чи є даний фітоценоз «остепненою лукою» чи «лучним степом», вирішується в залежності від того, який клас, *Molinio-Arrhenatheretea* чи *Festuco-Brometea*, посідає перше місце, а який – друге у ФЦС. І таких «проблемних» прикладів у зоні екотону нам відомо багато.

Розрахунок ФЦС деколи здійснюють спрощено. У синтаксону із загального списку видів враховують лише види з понад 20% траплянням (ядро ценофлори), і для цих видів показники їх трапляння використовують як найпростіший коефіцієнт фітоценотичної важливості виду, рахуючи не кількість видів певного класу, а суму їх трапляння [YAMALOV et al., 2012].

Ми пропонуємо зосередити більше уваги на виборі адекватної міри оцінки аффінітету видів щодо класів. Адже класифікація видів за класами Браун-Бланке, здійснена без кількісних критеріїв, у тій самій мірі суб'єктивна, як і класифікація видів за еколого-ценотичними групами. І це суттєво позначиться на спектрах.

Очевидно, що аффінітет – неперервна кількісна величина, що має значення від 0 (вид індиферентний) до 1 (вид характерний), і повинна враховувати дві складові – константність (трапляння) і характерність (специфічність) виду: аффінітет максимальний не лише тоді, коли вид має 100% трапляння у синтаксоні, а й тоді, коли за межами синтаксону він не трапляється.

Як доводить емпіричний досвід, константність і характерність у видів здебільшого зв'язані зворотною залежністю. Види, що трапляються у певному регіоні часто, одночасно, як правило, мало вибірково (специфічно) у відношенні екотопів, нерідко виходять на нетипові для них місцезростання. Отже для оцінки аффінітету слід брати середнє арифметичне від значень константності та характерності виду в синтаксоні [GONCHARENKO, 2007]:

$$P = (K+X)/2 \text{ (формула 1),}$$

де P – аффінітет «вид-синтаксон», K – константність, X – характерність виду.

Константність виду – це відношення кількості фітоценозів одного синтаксону з певним видом до загальної кількості фітоценозів певного синтаксону, а характерність – відношення кількості фітоценозів одного синтаксону з певним видом до загальної кількості фітоценозів з тим же видом.

Найбільш надійні дані по K і X для видів можна отримати з первинних фітоценотичних таблиць. Але це довгий шлях. До того ж для правильного визначення X у формулі 1 треба дослідити амплітуду виду у всіх класах рослинності з різноманітних територій на протязі всього ареалу виду. Зробити це часто неможливо.

Ми пропонуємо обійти таку складність шляхом використання індексу цитування виду на основі аналізу синтаксономічних публікацій. Для класів рослинності існує чимало опублікованих синтаксономічних зведень (продромусів, ревізій, оглядів) зі списками діагностичних і константних видів. Припустимо, що між частотою цитування виду щодо певного класу і його аффінітетом до цього класу є прямий зв'язок. Тоді, порівнюючи списки діагностичних видів класу у достатньої кількості синтаксономічних зведень, можна для виду визначити його індекс цитування (рейтинг, популярність). Наприклад, якщо проаналізовано 10 робіт, і у 10 з них вид наводиться для певного класу у списку діагностичних чи константних, можна вважати, що його індекс цитування складає 100%. Звичайно, важливо відібрати роботи різних учених та з різних регіонів, щоб виключити домінування однієї наукової школи чи вплив особливостей одного регіону.

Індекси цитування спочатку зводяться у таблицю, де рядками є окремі види, а стовпчиками – класи рослинності. Індекс цитування аналогічний значенню K у формулі 1, це фактично вертикальний (між видами одного класу) аналіз. Але різними будуть індекси цитування одного виду у різних класів, для яких він згадується. Це горизонтальний аналіз (одного виду між класами). Це дасть значення X . За формулою 1 розраховуємо аффінітет. Така робота виконана нами раніше у 2007 році для 6046 видів (з них види з найбільшим аффінітетом увійшли до публікації) і 54 класів Браун-Бланке, звідки можна брати дані для розрахунку ФЦС [GONCHARENKO, 2007].

У цій статті ми розглянемо техніку розрахунку ФЦС на конкретних даних та покажемо можливості ФЦС для класифікації та ординації. Ми взяли 530 геоботанічних описів, виконаних у Лівобережному Лісостепу України, які охопили найбільш «проблемний» для класифікації Браун-Бланке трав'яний тип рослинності. У вибірку увійшли угруповання класів, які часто взаємно перекриваються, тим самим породжуючи неоднозначність синтаксономічних рішень – *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Koelerio-Corynepherea*, *Festuco-Brometea*. Описи виконані І.В. Гончаренко (північно-східна частина Лівобережного Лісостепу) та О.О. Сенчило (заплава Дніпра у Лісостепу) [SENCHILO, 2010].

Розглянемо приклад техніки розрахунку ФЦС на одному з модельних фітоценозів (табл. 1). У рядках таблиці 1 – видовий склад фітоценозу (разом – 27 видів), у стовпчиках – усі класи Браун-Бланке, до яких афінний хоча б один з видів, у комірках таблиці – значення афінитету видів щодо класів, одержані за індексами цитування, як описано раніше.

Таблиця 1

Приклад розрахунку фітосоціологічного спектру для фітоценозу

Table 1

Example of calculating of phytosociological spectrum for the cenosis

| Види | Класи (коди) | | | | | | Сума |
|--|--------------|------|------|------|------|------|-------|
| | MA | TG | FB | AV | CU | QP | |
| <i>Agrimonia eupatoria</i> | | 0,51 | 0,18 | | | | |
| <i>Agrostis tenuis</i> | 0,29 | | | | | | |
| <i>Anthericum ramosum</i> | | 0,31 | 0,16 | | | | |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> | 0,5 | | | | 0,48 | | |
| <i>Betonica officinalis</i> | 0,3 | 0,2 | | | | | |
| <i>Briza media</i> | 0,23 | | 0,13 | | 0,25 | | |
| <i>Carex michelii</i> | | | | | | 0,44 | |
| <i>Centaurea jacea</i> | 0,23 | | | | | | |
| <i>Dactylis glomerata</i> | 0,32 | 0,28 | | 0,1 | | | |
| <i>Daucus carota</i> | | | | 0,47 | | | |
| <i>Euphorbia virgata</i> | | | 0,15 | 0,11 | | | |
| <i>Festuca pratensis</i> | 0,6 | | | | | | |
| <i>Filipendula vulgaris</i> | | 0,25 | 0,15 | | | 0,17 | |
| <i>Fragaria viridis</i> | | 0,45 | 0,32 | | | | |
| <i>Genista tinctoria</i> | | 0,16 | | | 0,26 | 0,27 | |
| <i>Helictotrichon pubescens</i> | | 0,12 | 0,12 | | | | |
| <i>Knautia arvensis</i> | 0,25 | 0,33 | | | | | |
| <i>Leucanthemum vulgare</i> | 0,63 | | | | | | |
| <i>Phalacrolooma annuum</i> | | | | 0,18 | | | |
| <i>Phleum pratense</i> | 0,18 | | | | | | |
| <i>Plantago lanceolata</i> | 0,29 | | 0,21 | 0,22 | 0,13 | | |
| <i>Poa angustifolia</i> | 0,2 | 0,22 | 0,25 | | | | |
| <i>Potentilla alba</i> | | | | | | 0,52 | |
| <i>Rumex thyrsiflorus</i> | 0,12 | | | 0,24 | | | |
| <i>Sanguisorba officinalis</i> | 0,75 | | | | | | |
| <i>Thalictrum minus</i> | | 0,41 | 0,26 | | | | |
| <i>Veronica chamaedrys</i> | 0,35 | 0,34 | | | | 0,23 | |
| Разом (абсолютна сума значень афінитету) | 5,24 | 3,58 | 1,93 | 1,32 | 1,12 | 1,63 | 14,82 |
| Частка видів класу у % | 35 | 24 | 13 | 9 | 8 | 11 | 100 |
| Ранг класу у ФЦС | 1 | 2 | 3 | 5 | 6 | 4 | |

Примітка: тут і надалі класи Браун-Бланке позначені кодами: PM – *Phragmiti-Magnocaricetea*, CU – *Calluno-Ulicetea* (syn. *Nardetea*), MA – *Molinio-Arrhenatheretea*, TG – *Trifolio-Geranietea*, FB – *Festuco-Brometea*, KC – *Koelerio-Corynepherea*, HT – *Helianthemo-Thymetea*, SS – *Sedo-Scleranthetea*, QP – *Quercetea pubescentis*, QF – *Quercu-Fagetea*, SP – *Salicetea purpureae*, AG – *Alnetea glutinosae*, PL – *Plantaginea majoris*, BT – *Bidentetea tripartiti*, AV – *Artemisieteae vulgaris*.

Визначимо $\sum P$ за кожним класом. Значення $\sum P$ за всіма класами приймаємо за 100%. Розраховуємо у відсотках частку видів кожного класу. Ранжуємо класи за знайденою часткою (участю) його видів – отримуємо ФЦС дослідженого фітоценозу.

Перший висновок, що можна зробити за отриманим ФЦС, – фітоценоз дійсно являє собою «фітосоціологічну суміш», причому співвідношення трьох перших, найбільш впливових класів – *Molinio-Arrhenatheretea*, *Trifolio-Geranietea*, *Festuco-Brometea* – становить 35% : 24% : 13% відповідно. Для геоботаніка ця інформація дуже показова. Знаючи, що клас *Trifolio-Geranietea* – це маргінальні узлісні угруповання, а *Festuco-Brometea* – степові, можна говорити про достатньо суттєвий (24% і 13%) вплив цих класів на формування флори дослідженого фітоценозу. Можна дати узятому для розрахунку фітоценозу класичну характеристику – це суходільна материкова лука на узліссі байрачної кленово-липової діброви у північному Лісостепу, але тепер до цієї характеристики ми отримали важливу кількісну інформацію для порівняльного еколого-флористичного аналізу – ФЦС.

Як зазначалося, фітоценози з однаковим ФЦС на рівні перших трьох класів можна об'єднувати у групи і вважати окремим фітоценоном. Поняття «фітоценон» не обмежує нас одним методом групування (класифікації) – метод Браун-Бланке, кластерний аналіз чи метод ФЦС. Головне, щоб ця група фітоценозів була достатньою мірою екологічно і флористично однорідною. Отже, модельний ценоз з таблиці 1 можна віднести до фітоценону МА+ТG+FB. При цьому відсотки вмісту видів кожного класу не враховуються, головне, які три перші класи та у якій послідовності (з якими рангами) входять до ФЦС.

Класифікація фітоценозів за ФЦС є дедуктивною, адже знаючи перелік класів рослинності, поширених у певному регіоні, ми можемо провізорно створити систему фітоценонів, а потім фітоценози за ознаками ФЦС відносити до того чи іншого з них. Наприклад, згадані класи *Molinio-Arrhenatheretea*, *Trifolio-Geranietea*, *Festuco-Brometea* досить близькі екологічно і формують угруповання перехідного типу у всіх можливих комбінаціях. Тому у межах їх екологічної амплітуди можна передбачити 6 можливих типів «фітосоціологічних сумішей» з 3 згаданих класів, а отже, і 6 фітоценонів. ФЦС дозволяє лише віднести фітоценоз до того чи іншого з провізорних фітоценонів. При такій класифікації ніякі угруповання не відбраковуються, заміна-перестановка класів у ФЦС – головний і єдиний критерій класифікації фітоценозів.

Результати досліджень та їх обговорення

Метод ФЦС добре показує себе при класифікації перехідних за характером флори угруповань, де ортодокси Браун-Бланке вдаються до бракування описів. На нашу думку, рослинність, що сформувалася на базі пула видів міграційних флор у рівнинних регіонах, здебільшого складається з перехідних угруповань. Перевіримо це припущення.

Для усіх геоботанічних описів ми розраховали ФЦС, потім описи об'єднали у групи за першим класом у ФЦС. Вийшло 10 груп, що відповідають 10 класам рослинності. Усередині кожної групи, тобто для угруповань кожного з 10 класів рослинності, знайшли середнє значення у ФЦС вмісту видів першого, другого та третього класів. Дані представили у вигляді таблиці (табл. 2).

Перший висновок – частка видів провідного (першого) класу у ФЦС коливається від 22% до 45%. Тобто навіть на рівні класів Браун-Бланке досліджені фітоценози є «фітосоціологічними сумішами», а сувора дихотомія методу Браун-Бланке вже на першому рівні, рівні класів, – певна умовність. І чим меншою є частка першого класу у ФЦС, тим менш стійкою буде синтаксономічна схема сигматистів.

Таблиця 2

Фітосоціологічні спектри фітоценозів різних класів рослинності

Table 2

Phytosociological spectra of plant communities of different vegetation classes

| | Класи рослинності | | | | | | | | | |
|----------|-------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | QF | PM | KC | FB | AG | MA | AV | SP | SS | TG |
| 1-й клас | 45 | 45 | 38 | 37 | 31 | 30 | 26 | 26 | 24 | 22 |
| 2-й клас | 14 | 22 | 18 | 18 | 22 | 16 | 20 | 17 | 19 | 19 |
| 3-й клас | 11 | 13 | 13 | 13 | 14 | 13 | 15 | 12 | 14 | 13 |
| Разом | 70 | 80 | 69 | 68 | 67 | 59 | 61 | 54 | 57 | 54 |

Примітка: Частку видів різних класів подано у %. Позначення класів ті самі, що у табл. 1.

Простежується закономірність: в угрупованнях із сильними едифікаторами (*Querc-Fagetea*, *Phragmiti-Magnocaricetea*) частка першого класу у ФЦС вище (до 45%), і навпаки, у фітоценозах класів піонерного *Sedo-Scleranthetea* та маргінального *Trifolio-Geranietea* частка першого класу лише 24% і 22% відповідно. Саме тому подібні до останніх класи є «проблемними» і зазнають постійних ревізій у сигматистів.

Друге наше важливе припущення: фітоценози, виділені за критеріями ФЦС, дійсно є фітоценозами, тобто групами подібних флористично фітоценозів. Якщо так, то при класифікації фітоценозів можна оперувати подібністю ФЦС, а не видового складу. Це дозволить збільшити обчислювальні можливості для фітоценотичних матриць великої розмірності, знизити «зашумленість» класифікації випадковими видами, зробити класифікацію в більшій мірі екологічною, ніж флористичною, врахувавши екологічну спорідненість видів.

Щоб перевірити друге припущення, сформуємо фітоценози за критерієм подібності ФЦС, потім усередині створених фітоценозів розрахуємо флористичну подібність між описами класичним методом – за коефіцієнтом Сьйоренсена. При цьому нам важливо довести, що із збільшенням кількості класів, що ми враховуємо у ФЦС, зростає якість класифікації – фітоценози стають більш однорідними, а фітоценози у їх складі – більш подібними.

Здійснимо групування за ФЦС у три етапи. Спершу згрупуємо фітоценози за першим класом у ФЦС – фітоценози спочатку будуть достатньо гетерогенними. Потім за спільністю двох перших класів у ФЦС і, нарешті, фітоценози, де однакові класи і їх ранги у перших трьох класів ФЦС. Як же змінилися при цьому внутрішньогрупові середні значення коефіцієнта Сьйоренсена подібності фітоценозів на першому, другому та третьому етапах їх класифікації у фітоценози? Отримані показники відповідно – 0,22, 0,29 та 0,36. Отже із зростанням кількості класів, що враховуються у ФЦС, фітоценози дійсно стають більш однорідними за флористичними ознаками, а при врахуванні трьох класів усередині груп (фітоценозів) подібність описів зросла до 0,36.

Цікаво, чи відповідають виділені фітоценози за ФЦС (з внутрішньогруповим коефіцієнтом 0,36) обсягу класичної асоціації Браун-Бланке? Для аналізу ми брали польові геоботанічні дані, які раніше нами оброблялися на традиційних засадах методу Браун-Бланке і були опубліковані [GONCHARENKO, 2003]. Отже, співставити внутрішньогрупові коефіцієнти Сьйоренсена для асоціацій та фітоценозів за ФЦС цілком можливо. Виявляється, у «класичних» асоціацій, що виділяються на основі виключно флористичних ознак, гомогенність майже така ж – у середньому коефіцієнт Сьйоренсена між описами однієї асоціації становить 0,37. Отже, врахувати три перших класи у ФЦС цілком достатньо, щоб класифікувати фітоценози у фітоценози приблизно того ж обсягу, що і «флористична» асоціація за методом Браун-Бланке.

Але чи співпаде розподіл описів між асоціаціями та фітоценозами за ФЦС? Адже однакова однорідність (0,36 і 0,37) груп фітоценозів ще не вказує на їх співпадіння за складом. Співставлення обох класифікаційних підходів свідчить, що

повної відповідності немає: фітоценози різних асоціацій інколи мали схожий ФЦС, і навпаки. Як зазначалося, це пояснюється тим, що ФЦС враховує екологічно близькі різні види за схожість, а система Браун-Бланке, що є флористичною, а фактично таксономічною, – за відмінність.

У табл. 3 показано результат співставлення обох класифікацій. Щоб зменшити обсяг публікації, ми брали лише перші два класи у ФЦС.

Таблиця 3

Порівняння фітоценозів, одержаних за методом фітосоціологічного спектра та асоціацій за системою Браун-Бланке

Table 3

Comparison of phytocenons derived by the phytosociological spectrum method and associations according to Braun-Blanquet system

| № | Фітоценон | Асоціації |
|----|-----------|---|
| 1 | МА+PL | <i>Carici vulpinae-Juncetum effusi, Medicago lupulinae-Phleetum pratensis, Alopecuretum pratensis, Deschampsio-Poetum palustris</i> |
| 2 | МА+PM | <i>Festuco pratensis-Deschampsietum cespitosae, Carici vulpinae-Juncetum effusi, Agrostio giganteae-Festucetum pratensis, Alopecuretum pratensis</i> |
| 3 | МА+AV | <i>Agrimonio eupatoriae-Poetum angustifoliae, Galio veri-Agrostietum tenuis, Medicago romanicae-Poetum angustifoliae, Gratiolo-Caricetum suzae(praecocis)</i> |
| 4 | МА+AG | <i>Lysimachio vulgaris-Filipenduletum ulmariae, Deschampsio-Poetum palustris, Carici vulpinae-Juncetum effusi, Molinio-Pinetum</i> |
| 5 | МА+FB | <i>Medicago romanicae-Poetum angustifoliae, Galio veri-Agrostietum tenuis, Festucetum pratensis, Potentillo impolitae-Festucetum valesiacaе</i> |
| 6 | PM+AG | <i>Stachyeto palustris-Caricetum gracilis, Caricetum elatae, Caricetum ripariae, Glycerietum maximae</i> |
| 7 | PM+MA | <i>Caricetum gracilis, Glycerietum fluitantis, Eleocharitetum palustris, Eleocharito palustris-Elytrigietum repentis</i> |
| 8 | PM+BT | <i>Glycerietum fluitantis, Leersietum oryzoidis, Limosella aquatica+Polygonum amphybiun</i> |
| 9 | PM+SP | <i>Salici acutifoliae-Amorphetum fruticosae, Salici-Populetum</i> |
| 10 | PM+PL | <i>Glycerietum maximae, Caricetum vesicariae, Poetum palustris</i> |
| 11 | FB+TG | <i>Astragalo dasyanthi-Elytrigietum intermediae, Medicago romanicae-Poetum angustifoliae, Anthyllidi macrocephalae-Festucetum valesiacaе, Thalicetro mini-Salvietum pratensis</i> |
| 12 | FB+HT | <i>Astragalo dasyanthi-Elytrigietum intermediae, Astragalo austriaci-Salvietum nutantis, Gypsophilo paniculatae-Stipetum capillatae, Carici humilis-Stipetum pennatae</i> |
| 13 | FB+MA | <i>Medicago romanicae-Poetum angustifoliae, Anthyllidi macrocephalae-Festucetum valesiacaе</i> |
| 14 | FB+KC | <i>Anthyllidi macrocephalae-Festucetum valesiacaе, Chamaecytiso ruthenici-Festucetum beckerii</i> |
| 15 | KC+SS | <i>Veronico dillanii-Secalietum sylvestri, Diantho borbasii-Agrostietum syreistschikovii, Sedo sexangulare-Festucetum, Artemisio dniproicae-Sedetum sexangulare</i> |
| 16 | KC+AV | <i>Artemisio dniproicae-Salicetum acutifoliae, Galio veri-Aristolochietum clematidis, Diantho borbasii-Agrostietum syreistschikovii, Thymo pallasiani-Centauretum sumensis</i> |
| 17 | KC+FB | <i>Thymo pallasiani-Centauretum sumensis, Galio veri-Aristolochietum clematidis, Veronico dillanii-Secalietum sylvestri, Sedo sexangulare-Festucetum</i> |
| 18 | KC+MA | <i>Galio veri-Aristolochietum clematidis</i> |

Примітка: коди класів ті ж самі, що у табл. 1. Запис МА+PL означає фітоценон *Molinio-Arrhenatheretea* + *Plantaginea majoris*, де зазначені класи посідають 1 та 2 місце у ФЦС відповідно.

Загалом за методом ФЦС виділено 18 фітоценонів, за методом Браун-Бланке – близько 50 асоціацій. У чотирьох асоціацій – *Carici vulpinae-Juncetum effusi, Medicago lupulinae-Phleetum pratensis, Alopecuretum pratensis, Deschampsio-Poetum palustris* – ФЦС виявився однаковий: переважають види *Molinio-Arrhenatheretea*, до них домішуються види *Plantaginea majoris* (фітоценон – МА+PL). Отже, ці асоціації в більшій мірі подібні екологічно (види *Plantaginea* вказують на вплив випасу), ніж флористично за Браун-Бланке. Подібні закономірності простежуються і в інших

фітоценозів. При врахуванні двох класів у ФЦС, як у таблиці 2, фітоценоз приблизно відповідає обсягу союзу системи Браун-Бланке.

На початку ми зазначали, що ФЦС – чудовий плацдарм для ординаційних технік. Було показано, що ФЦС придатний для аналізу сукцесій за фактором пасовищної дигресії [YAMALOV et al., 2012], але очевидно, що ФЦС змінюється вздовж градієнтів будь-яких факторів середовища. Крім того, кожен клас – це фактично окрема комплексна вісь, на яку натягнуто «синтаксономічний простір».

Візьмемо угруповання трьох класів, які, через подібність екологічної приуроченості, часто перекриваються і формують перехідні угруповання. Це *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Alnetea glutinosae*. Поки що нам не важливо, які конкретно місця у ФЦС посідають ці три класи, – візьмемо усі описи, де у ФЦС трапляються означені класи у всіх можливих комбінаціях. Фактично ми досліджуємо лучно-осоковоболотно-вільшняковий екотон. Таких описів ми нарахували 63 із загального масиву польових даних. Провізорно можна передбачити появу «фітосоціологічних сумішей» усіх можливих комбінацій за ФЦС: PM+MA+AG, MA+PM+AG, PM+AG+MA, MA+AG+PM, AG+PM+MA, AG+MA+PM. Для візуалізації ординаційної моделі зручною буде т.з. потрійна діаграма, адже при зростанні частки одного класу частка інших двох буде відповідно знижуватися (рис. 1).

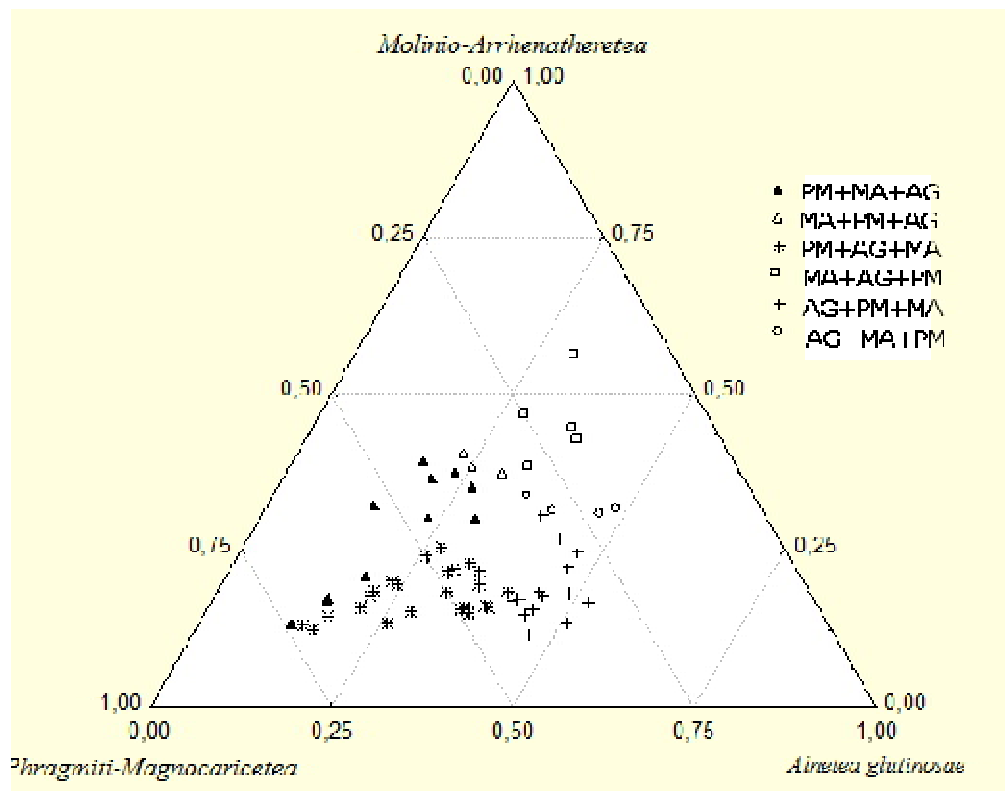


Рис. 1. Ординація ценозів за фітосоціологічним спектром.

Fig. 1. Ordination of the cenoses by the phytosociological spectrum.

З рисунка 1 можна зробити два принципові висновки. По-перше, хоча всі фітоценози є в певній мірі «фітосоціологічними сумішами», але комбінування видів різних класів не є рівномірним, інакше ми б отримали розподіл $63/6 = 10,5$, тобто по 10-11 фітоценозів у складі кожного з 6 наведених типів ФЦС, а на графіку усі точки-фітоценози розташувалися б у центрі трикутника на перетині трьох бісектрис. Натомість фітоценози типу PM+AG+MA значно численніші, і лише 8 ценозів (13% випадків), де види *Molinio-Arrhenatheretea* кількісно панували над болотними (типи

МА+РМ+АГ та МА+АГ+РМ). По-друге, виразний хвіст на рис. 1 у бік *Phragmiti-Magnocaricetea* говорить про те, що класи різняться величиною едифікаторного впливу на середовище і конкурентного один на одного, що позначається на різному рівноважному стані «фітосоціологічних сумішей» різних класів. Так ми не отримали ФЦС 33:33:33, тобто з рівними частками видів на перші три класи. Екологічні умови відібраних 63 фітоценозів можна вважати відносно рандомізованими, але ми не отримали ординаційного поля з рівномірним розташуванням точок-фітоценозів. Те, що участь видів *Phragmiti-Magnocaricetea* наближається до 75%, а *Molinio-Arrhenatheretea* та *Alnetea glutinosae* рідко перевищує 50%, вже не вдається пояснити виключно екологічними відмінностями, значну роль відіграють життєва форма, фітоценотична стратегія та популяційна структура.

Аналіз зміни ФЦС на градієнтах екологічних факторів дозволить з'ясувати оптимуми різних класів. Участь видів певного класу закономірно збільшується в угрупованнях поблизу його екологічного оптимуму, і навпаки. Для усієї сукупності фітоценозів застосуємо два методи – ФЦС і фітоіндикації. Візьмемо фактор, який найчастіше є провідним, – вологість. Впорядкуємо фітоценози за значеннями вологості (вісь Х) і покажемо участь видів (вісь Y) шести класів, узятих для аналізу, у фітоценозах в різних частинах градієнту вологості (рис. 2).

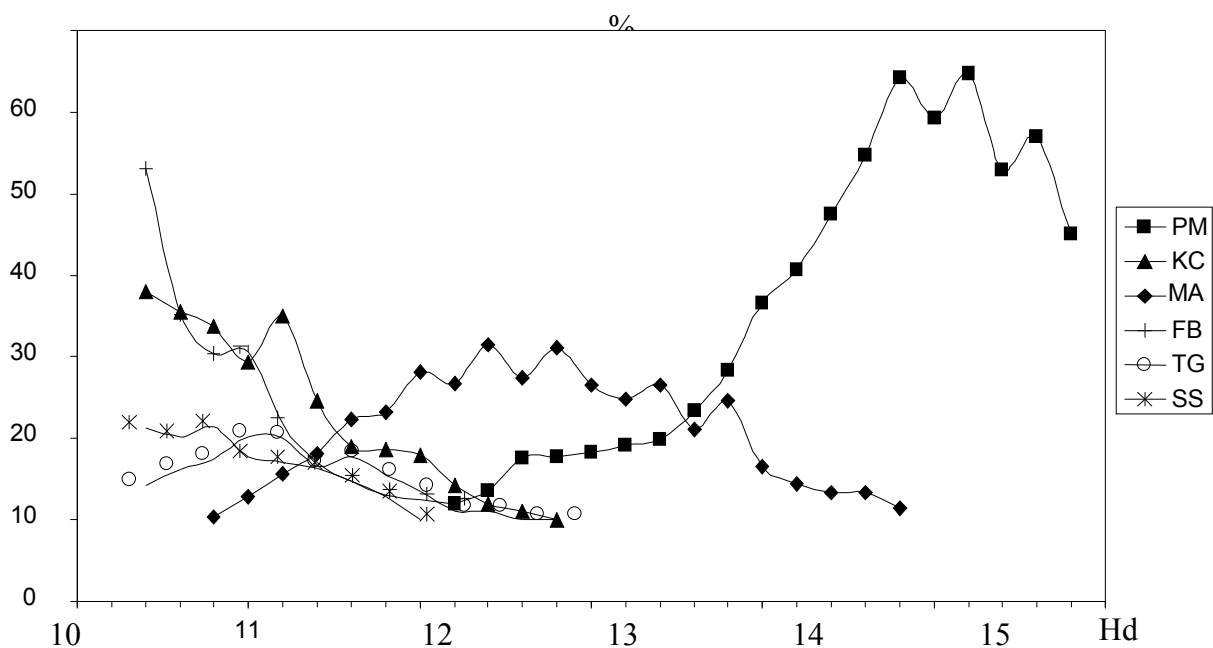


Рис. 2. Участь (у %) видів 6 класів трав'яної рослинності в угрупованнях в залежності від вологості місцезростань (шкала вологості Я.П. Дідуха [DIDUKH, 2011]).

Fig. 2 Ratio (in %) of species belonging to 6 grassy vegetation classes in communities depending on humidity (scale of moisture by Ya.P. Didukh [DIDUKH, 2011]).

Як видно з рис. 2, по-перше, синекологічні амплітуди класів, як і у більшості видів, одновершинної (дзвоновидної) форми з одним оптимумом, по-друге, класи різняться положенням оптимуму і величиною максимальної участі у ФЦС у зоні оптимуму, по-третє, класи різняться загальною амплітудою і крутизною нахилу кривої.

Phragmiti-Magnocaricetea має загальну амплітуду від 12,2 до 15,8 балів вологості. При 13,6 балів та більше він є першим у ФЦС, при 12,4-13,6 од. посідає друге місце після *Molinio-Arrhenatheretea*. Оптимум класу близько 15 балів зволоження, де його участь в угрупованнях сягає 65%. При 14,8 балів види *Phragmiti-Magnocaricetea* повністю витіснять лучні *Molinio-Arrhenatheretea*.

Molinio-Arrhenatheretea характеризується найширшою амплітудою – від 10,8 до 14,8 од. вологості, але, на відміну від *Phragmiti-Magnocaricetea*, навіть у зоні оптимуму (11,6 – 13,2 балів) частка його видів становить лише біля 30%.

Ймовірно, це закономірність: у середній частині градієнту, де конкуренція між видами різних класів напруженіша, участь видів першого класу у ФЦС нижча, ніж на краях градієнту, куди заходять амплітуди меншої кількості класів, і де домінування першого класу у ФЦС є більш вираженим. Отже, не лише потужний едифікаторний вплив, а й наявність лімітуючих факторів призводять до формування «чистіших» ценозів. Крайові (min-max) хоча б по одному з факторів місцезростання ми називаємо екстремотопами.

При значеннях вологості менше 11,2 од. *Molinio-Arrhenatheretea* поступається у ФЦС ксерофітнішим класам. Привертає увагу той факт, що у ксерофітній частині градієнту на рис. 2 представлені чотири класи, у мезофітній – лише два, а у гідрофітній – лише один. Отже, диференціація ксерофітних синтаксонів виражена краще, відповідно, їх різноманітність вища, ніж у мезофітних, а тим більше у гідрофітних синтаксонів.

Клас *Festuco-Brometea* у межах даного регіону має незавершену амплітуду – від 10,4 до 12,2 балів вологості. Цей клас поширений у степовій зоні, тому у Лісостепу, де проводилися дослідження, в угрупованнях, в основному лучно-степових, частка степових видів у ФЦС не перевищила 54%, а ліва частина екологічної амплітуди *Festuco-Brometea* (<10,4 бала) не виявлена. Загальна амплітуда *Trifolio-Geranietea* за вологістю близька до амплітуди попереднього класу, але у ФЦС він не виходив на перше місце. Частка видів *Trifolio-Geranietea* у ФЦС навіть у зоні оптимуму лише біля 20%. Натомість псамофітний *Koelerio-Corynephoretea*, що має схожу амплітуду за вологістю, формує у регіоні ценози з часткою своїх видів до 40%.

Висновки

ФЦС показує участь видів різних класів рослинності у складі окремого фітоценозу, ценофлори синтаксону чи безрангової одиниці – фітоценону. Для більшості задач достатньо врахування трьох перших класів у ФЦС. Це дозволяє виділяти відносно гомогенні (0,36 за коефіцієнтом Сьйоренсена) групи фітоценозів приблизно обсягу асоціації у системі Браун-Бланке. У досліджених ценозах частка видів першого класу коливалася від 22% до 45% в залежності від типу рослинності. Спостерігається закономірність: за наявності сильних едифікаторів та на екстремотопах утворюються «чистіші» фітоценози, навпаки, у середній частині градієнту переважають перехідні угруповання, т.з. «фітосоціологічні суміші». Для класифікації фітоценозів можна спиратися не лише на видовий склад, а й на подібність ФЦС, що зменшує вплив «випадкових» видів і дозволяє враховувати екологічно тотожні види. Метод ФЦС близький до ординаційного аналізу. Він інформативний як при використанні окремих класів у якості осей синтаксономічного простору (непряма ординація), так і при дослідженнях зміни участі видів того чи іншого класу у фітоценозах в залежності від екологічних факторів. Отже, метод ФЦС відкриває нові перспективи для порівняльного аналізу у фітоценології.

References

- BULOКHOV A.D. (1993). *Zhurn. obsch. biologii*, **54** (2): 201-209. [Булохов А.Д. (1993). Фитоценология и флористика: анализ флоры в синтаксономическом пространстве. *Журн. общ. биологии*, **54** (2): 201-209]
- DIDUKH YA.P. (2011). The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv: Phytosociocentre. 176 p.
- GAVRILEVA L.D. (2005). *Ekologija i racionalnoe prirodopolzovanie*, **2**: 72-74. [Гаврильєва Л.Д. (2005). Влияние режима антропогенной нагрузки на фитосоциологический состав и видовое разнообразие аласных сообществ. *Экология и рациональное природопользование*, **2**: 72-74]

- GONCHARENKO I.V. (2003). *Ukr. fitotsen. zb., Ser. A., 1* (19): 203 p. [ГОНЧАРЕНКО І.В. (2003). Аналіз рослинного покриву північно-східного Лісостепу України. *Укр. фітоцен. зб., Сер. А., 1* (19): 203 с.]
- GONCHARENKO I.V. (2007). *Pryntsyru pobudovy i reviziyi makrosintaksonomichnoi systemy*. Sumy: Vyd-vo SumDPU. 141 p. [ГОНЧАРЕНКО І.В. (2007). Принципи побудови і ревізії макросинтаксономічної системи. Суми: Вид-во СумДПУ. 141 с.]
- GUSEV A.L. (2007). *Vestnik BГУ, 2* (2): 122-127. [ГУСЕВ А.Л. (2007). Фитоиндикация состояния водоемов в урболандшафте (на примере г. Гомеля). *Вестник БГУ, 2* (2): 122-127]
- JURKO A. (1973). Multilateral Differentiation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. *Preslia, 45*: 41-69.
- MARTYNYENKO V.B. (2009). *Sintaksonomiya lesov Yuzhnogo Urala kak teoreticheskaya osnova razvitiya systemy ih ohrany: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk: 03.00.05*. Ufa. 18 p. [МАРТЫНЕНКО В.Б. (2009). Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05. Уфа. 18 с.]
- SENCHYLO O.O. (2010). *Roslinnist zaplavy Dnipro v mezhakh Lisostepu: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk: 03.00.05 / Kyiv. nats. un-t im. Tarasa Shevchenka*. Kyiv. 21 p. [СЕНЧИЛО О.О. (2010). Рослинність заплави Дніпра в межах Лісостепу: автореф. дис. ... канд. біол. наук : 03.00.05 / Київ. нац. ун-т ім. Тараса Шевченка. Київ. 21 с.]
- YAMALOV S.M., BAYANOV A.V., SAYFULLINA N.M. i dr. (2012). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN, 14*, 1 (5): 1420-1424. [ЯМАЛОВ С.М., БАЯНОВ А.В., САЙФУЛЛИНА Н.М. и др. (2012). Использование фитосоциологического спектра для изучения антропогенной динамики растительности. *Известия Самарского научного центра РАН, 14*, 1 (5): 1420-1424]

Рекомендує до друку
І.І. Мойсієнко

Отримано 09.08.2013

Адреса авторів:

I.V. Гончаренко
Науковий центр екомоніторингу
та біорізноманіття мегаполісу НАН України
вул. Академіка Лебедєва, 37
03143, м. Київ, Україна
e-mail: 3604749@gmail.com

О.О.Сенчило
Ботанічний сад імені акад. О.В. Фоміна
Київського національного університету
імені Тараса Шевченка
вул. Симона Петлюри, 1
01032, м. Київ, Україна
e-mail: senchylo2003@ukr.net

Я.П. Дідух
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
НАН України
вул. Терещенківська, 2
01601, м. Київ, Україна
e-mail: didukh@mail.ru

Authors' addresses:

I.V. Goncharenko
Megapolis ecological biodiversity research centre
NAS Ukraine
37, Lebedeva Str.
03143, Kyiv, Ukraine
e-mail: 3604749@gmail.com

O.O. Senchylo
O.V. Fomin Botanical Garden,
National Taras Shevchenko University of Kyiv
1, Symon Petlura Str.
01032, Kyiv, Ukraine
e-mail: senchylo2003@ukr.net

Ya.P. Didukh
M.G. Kholodny Institute of Botany of
the National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str.,
01601, Kyiv, Ukraine
e-mail: didukh@mail.ru