

## КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ АРЕАЛОЛОГИИ

**Г.С. Розенберг**

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти  
genarozenberg@yandex.ru*

Ареалология – это один из основных подразделов биогеографии (Толмачев, 1962; Воронов, 1973).

Эмпирический базис, как составная часть любого теоретического исследования, – набор достоверных экологических фактов (Кузнецов, 1967, 1975; Розенберг, 2005, 2006). Так, например, практически вся фитоценотическая информация содержится в геоботанических описаниях растительных сообществ, которые выполняются в вариантах площадочных или бесплощадочных учетов. При этом основными задачами таких описаний являются выявление полного списка видов данного растительного сообщества (качественная составляющая) и установление роли видов в сложении фитоценоза (количественная составляющая). Кроме того, геоботаническое описание несет информацию о географии и топографии местности, где оно выполнено, а также целый ряд сведений экологического характера. Являясь элементарным измерением, геоботаническое описание используется для всех видов исследования растительных сообществ – классификации, ординации, оценки разнообразия, геоботанической индикации, изучения динамики фитоценозов, их структуры (в последнем случае мы неизбежно выходим на представления о *минимальном ареале* [minimal area] – таком размере пробной площади, на котором можно встретить «практически все» виды сообщества) и пр. Это позволяет на примере именно геоботанического описания формализовать некоторые параметры эмпирического базиса (Розенберг, 1989).

От каких объективных и субъективных факторов зависит точность (следовательно, и достоверность) геоботанического описания? По-видимому, точность  $P$  (под точностью описания понимаем вероятность качественного и количественного учета на пробной площадке всех видов сообщества) может быть представлена в следующем виде:

$$P = f_1(t, T, S, F, R), \quad S = f_2(T, Q, G, \alpha). \quad (1)$$

Здесь  $t$  – время проведения описания (сезон),  $T$  – тип растительности; это объективные характеристики, влияющие на точность описания  $P$  (очевидно, что в условиях северной тундры, когда растительный покров разомкнут и представлен сравнительно небольшим числом видов, как качественный, так и количественный учет, на одинаковых по размеру пробных площадках можно осуществить точнее, чем во флористически более богатых типах растительности (замечу, что здесь имеется в виду «общая» зависимость точности описания от типа растительности, а не «частная», выраженная через площадь описания фитоценоза  $S$ , т.е. зависимость от гамма-, а не от альфа-разнообразия [Уиттекер, 1980]). В первом приближении можно предположить, что падение точности описания будет происходить при «движении» от тундры через луговую растительность к тропическим лесам (усложняется процесс описания и тем самым увеличивается вероятность совершения ошибки). Влияние времени описания (сезона) на точность не столь однозначна (особенно, на количественные характеристики ценопопуляций растений). Так, в бореальном лесу, примерно также богатом флористически, как и луговое сообщество, время описания будет меньше влиять на точность, так как в последнем случае существенное воздействие на характер растительности оказывает явление сменодоминантности (Работнов, 1983). Наконец, на точность описания достаточно объективное влияние оказывает альфа-разнообразие ( $\alpha$ ) сообщества и степень гомогенности растительности ( $G$ ): «избираемые площадки должны быть по возможности

однородными в отношении внешних условий; кроме того, сообщество должно выглядеть гомогенным» (Вальтер, 1982, с. 101).

Остальные параметры субъективны в значительно большей степени: не вызывает сомнений факт влияния на точность геоботанического описания размера пробной площади ( $S$ ), ее формы ( $F$ ), характера расположения описаний в пространстве ( $R$ ) и, наконец, целей исследования и теоретической «установки» (парадигмы), которой придерживается исследователь ( $Q$ ). Естественно, одни параметры в большей степени влияют на  $P$  (например, размер  $S$ ), другие – в меньшей. Так, форма пробных площадок (круглая, прямоугольная, квадратная) чаще всего выбирается из соображений удобства (см.: [Быков, 1988]), хотя имеются сведения о большей точности определения средней численности вида на прямоугольных площадках по сравнению с квадратными (Грейг-Смит, 1967), и еще большей – на круглых (Василевич, 1969). Что касается характера размещения учетных единиц, то здесь предпочтение отдается случайному расположению пробных площадок (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969), хотя и регулярный способ размещения мест описаний растительности при объеме выборки более 50 описаний дает результат, практически ничем не отличимый от случайного (Миркин, Розенберг, 1978).

Сложность задачи формализации выбора размера площади описания часто отмечается геоботаниками. Например, В.И. Василевич (1969, с. 187) указывает, что «вполне возможно, что нам не удастся найти количественных критериев для размеров площади выявления и придется определять ее путем соглашения, установив общие правила для всех типов растительности». Именно так поступает Г. Вальтер (1982, с. 102), приводя таблицу приблизительных минимальных размеров пробных площадок для различных растительных сообществ (по данным Г. Элленберга).

Количественному изучению влияния размера пробных площадок на точность описания посвящена многочисленная методическая литература. Оптимальный размер пробной площади ( $S_{opt}$  – площадь, позволяющая учитывать, например, не менее 80% всех видов сообщества) существенно зависит как от альфа-разнообразия (обратная задача формулируется так: по какому закону с ростом площади описания увеличивается число встреченных видов), так и от типа растительности (точнее, от гамма-разнообразия: чем «беднее» флора, тем требуется больший размер площади описания). Так, для описания пустынных, сухостепных и степных сообществ Монголии по эмпирически подобрана следующая кривая связи числа видов на  $100 \text{ м}^2$  ( $n_{100}$ ) с величиной  $S_{opt}$  в  $\text{м}^2$  (Миркин, Розенберг, 1978, с. 150):

$$S_{opt} = 250 \cdot \exp(-0,08n_{100}). \quad (2)$$

Аналогичная (с точностью до коэффициентов) экспоненциальная зависимость получена и для связи площади изолята с числом видов (Домбровский, Тютюнов, 1987) в соответствии с теорией островной биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967). Естественно, что эти эмпирические формулы применимы только в области интерполяции (например, для пустынных, сухостепных и степных сообществ Монголии это примерно  $10 \leq n_{100} \leq 50$  видов).

Как уже отмечалось выше, размер пробной площадки зависит не только от типа растительности ( $T$ ), но и от целей исследования ( $Q$ ). При изучении влияния изменения площади описания на сопряженность между видами был сделан вывод о том, что, «если позволяют условия, всегда целесообразно провести наблюдения, используя пробные площади различных размеров» (Грейг-Смит, 1967, с. 161-163). Таким образом, для классификации и ординации растительности необходим один размер пробных площадок, для вскрытия внутрифитоценоотических структур (микроруппировок) – другой, для экспериментального анализа конкурентных отношений между видами растений –

третий. А так как постановка задачи – процесс творческий и слабо формализуемый, то и указать характер зависимости размеров пробных площадей от целей исследования не представляется возможным. Аналогичная ситуация возникает и при выборе исследователем той или иной теоретической парадигмы своей науки (Кун, 1977), так как она влияет не только на интерпретацию результата наблюдения, но и на сам процесс восприятия<sup>1</sup>. В частности, в фитоценологии (да и в экологии в целом) смена представлений о соотношении дискретности и непрерывности растительного покрова позволяла в одном случае (дискретность и монотетический характер классификации растительности по доминантам) делать сравнительно «неполные» описания фитоценозов (указание доминирующих в сообществе видов и некоторых их ближайших «спутников»), в другом (непрерывность и политетические методы) – учитывать весь флористический состав. Иными словами, сторонники разных концепций на одном и том же участке будут «видеть» различные свойства растительности и по-разному отражать их в описаниях.

Если фиксировать  $t$ ,  $G$ ,  $R$ ,  $F$  и  $Q$ , то приведенные выше соотношения (1) примут следующий вид:

$$P = f_1^*(T, S), \quad S = f_2^*(T, \alpha) \quad \text{или} \quad P = f_1^*(T, f_2^*(T, \alpha)).$$

Пусть предстоит провести опыт со случайными исходами, который будет состоять в следующем. На площадке размером  $S$  проводится геоботаническое описание, в результате которого из общего числа видов  $n$  (конкретная флора как показатель гамма-разнообразия) будет зарегистрировано  $k \leq n$  видов. Будем считать, что каждый вид может присутствовать на данной площадке равновероятно, т.е.  $p_i = p$  (это является условием гомогенности сообщества). Таким образом, элементарным событием будет обнаружение вида  $i$  на площадке размером  $S$ . Тогда вероятность обнаружения более  $k$  видов на площадке  $S$  из  $n$  возможных в данном типе растительных сообщества будет удовлетворять распределению Бернулли (аналогичная схема применена, например, и в работе [Godron, 1971]) и запишется в следующем виде:

$$P = \sum_{j=k+1}^n C_n^j \cdot p^j (1-p)^{n-j}, \quad \text{где} \quad C_n^j = \frac{n!}{j!(n-j)!}. \quad (3)$$

Б.С. Флейшманом (1971, с. 207) получены следующие оценки биномиальных сумм:

$$\sum_{j=0}^k C_n^j \cdot p^j (1-p)^{n-j} \begin{cases} \leq \exp[-\varphi(\frac{k}{n}, p)n], & \text{при } \frac{k}{n} < p, \\ \geq 1 - \exp[-\varphi(\frac{k}{n}, p)n] & \text{при } \frac{k}{n} > p, \end{cases} \quad (4)$$

где  $\varphi(x, y) = x \ln \frac{x}{y} + (1-x) \ln \frac{1-x}{1-y}$ , для  $0 \leq x, y \leq 1$ . В этих обозначениях величина

$k/n$  задает долю встреченных видов сообщества на площадке размера  $S$ , т. е. является

<sup>1</sup> В этом контексте интересным представляется факт проверки И. Ньютоном опытов по дифракции света, когда он «не увидел» дифракционных полос в области центральной тени, обнаружение которых нанесло бы сильный удар по его корпускулярной теории света. Комментируя эту «ненаблюдательность» блестящего экспериментатора, один из создателей волновой теории света О. Френель приходит к выводу о том, что она связана с теоретическим предубеждением Ньютона, «не пожелавшего» заметить явление, которое ослабляло его теорию (Мамчур, 1975).

пороговым значением при определении величины минимального ареала по кривой «число видов / площадь» (одним из рекомендуемых значений этой величины может быть  $k/n = 0,8$  [Миркин, Розенберг, 1978]). Тогда неравенство (4) при  $k/n < p$  задает условие для видов частой встречаемости, а при  $k/n > p$  – для видов средней и редкой встречаемости. Отсюда, подставляя в (3) неравенства (4), в первом случае имеем

$$P > 1 - \exp\left[-\varphi\left(\frac{k}{n}, p\right)n\right],$$

т. е. при условии, что  $p > k/n$  и стремлении  $n \rightarrow \infty$  вероятность  $P$  встретить на площадке размером  $S$  более  $k$  видов будет стремиться к 1. Таким образом, размер площадки  $S$  должен подбираться из условия  $p \geq k/n$ . Сформулируем характер зависимости  $p$  от  $S$ .

Пусть  $p$  – это вероятность встретить вид на площадке  $S$ . Тогда вероятность встретить вид на площадке  $S + \Delta S$  будет  $p + \Delta p$ . Можно предположить, что  $\Delta p$  будет прямо пропорционально величине  $\Delta S$  (приращению площади), вероятности отсутствия вида на данной площади  $S$  (вероятности  $1 - p$ ) и некоторой функции гамма-разнообразия  $\gamma(n_S)$ , задающей скорость изменения флористического состава сообщества при переходе от одного типа растительности к другому:

$$\Delta p = \gamma_0 \cdot \gamma(n_S) \cdot (1 - p) \cdot \Delta S,$$

где  $\gamma_0$  – некоторый коэффициент пропорциональности. Переходя к пределу при  $\Delta S \rightarrow 0$ , получаем дифференциальное уравнение

$$\frac{dp}{dS} = \gamma_0 \cdot \gamma(n_S) \cdot (1 - p),$$

из которого легко определяется зависимость вероятности встретить вид от площади описания:

$$p = 1 - \exp\{\gamma_0 \cdot \gamma(n_S) \cdot S\}. \quad (5)$$

Тогда из условия  $p > k/n$  (5) получаем

$$S \geq -\frac{\ln(1 - k/n)}{\gamma_0 \cdot \gamma(n_S)}. \quad (6)$$

Чтобы определить характер зависимости  $S$  от  $n_S$ , необходимо определить вид  $\gamma(n_S)$ . Поступим аналогичным образом: пусть  $\gamma(n_S)$  – некоторая функция гамма-разнообразия, задаваемая числом видов  $n_S$  на определенной площади. Тогда, «переход» к другому типу растительности, флористически более богатому, можно представить как  $n_S + \Delta n_S$ , а это повлечет за собой и изменение  $\gamma(n_S) + \Delta\gamma(n_S)$ . Можно предположить, что  $\Delta\gamma(n_S)$  будет прямо пропорционально «текущим» значениям  $\gamma(n_S)$ , а также величине  $\Delta n_S$ . Отсюда следует, что

$$\Delta\gamma(n_S) = b \cdot \gamma(n_S) \cdot \Delta n_S,$$

где  $b$  – некоторый коэффициент пропорциональности. Переходя к пределу при  $\Delta n_S \rightarrow 0$ , получаем дифференциальное уравнение

$$\frac{d\gamma}{dn_S} = b\gamma,$$

решение которого дает интересующую нас зависимость:

$$\gamma(n_S) = \exp\{b \cdot n_S\}. \quad (7)$$

Подставляя соотношение (7) в неравенство (6), получаем

$$S \geq -\frac{\ln(1-k/n)}{\gamma_0} \cdot \exp\{-b \cdot n_s\}. \quad (8)$$

Легко убедиться, что неравенство (8) с точностью до коэффициентов совпадает с эмпирической формулой (2) для определения размера пробной площади для описания пустынных, сухостепных и степных сообществ Монголии (Миркин, Розенберг, 1978). Однако, в отличие от эмпирической формулы, построенной на основе интуитивных представлений, последний результат является строго детерминированным и теоретически достоверным (при условии, естественно, справедливости гипотез, положенных в основу его вывода), а коэффициенты уравнения «наполнены» биологическим содержанием.

Таблица 1

**Число видов сосудистых растений во флорах и в описаниях основных биомов**

№ п/п	Биомы	Число видов		b
		во флоре	в описании	
1.	Тропические дождевые леса	10 000		
2.	Тропические сезонные леса	8000		
3.	Тропические широколиственные леса из невысоких деревьев (церрадо, миомбо)	4000		
4.	Вечнозеленые леса умеренной зоны (субтропики)	3000	160	0,05
5.	Полупустынные кустарники теплого климата (теплые полупустыни)	2200	60	0,03
6.	Листопадные леса умеренной зоны	1500	40	0,03
7.	Тайга (субарктические или субальпийские хвойные леса)	1000	30	0,03
8.	Холодные полупустыни	1000		
9.	Злаковники умеренной зоны (степи, вельды, пампасы, прерии)	800	25	0,03
10.	Альпийские луга	600		
11.	Настоящие пустыни	500		
12.	Тундра	400	15	0,04
13.	Аркто-альпийские полупустыни	200		
14.	Аркто-альпийские пустыни в условиях крайне холодного климата	40	1-2	0,03-0,05

Коэффициент пропорциональности  $b$  можно определить из следующих соображений (Розенберг, 1989; Розенберг и др., 1999, с. 242). Фактически, он представляет собой отношение встреченного в данном описании числа видов (естественно, в среднем) к общему числу видов флоры данного типа растительности. Р. Уиттекер (1980) подробно рассмотрел 21 тип наземных биомов – экосистем, имеющих сходную структуру растительности и общих характер условий среды в глобальном масштабе. В табл. 1 показаны те биомы, для которых можно было более или менее точно указать общее флористическое богатство (Толмачев, 1974; Жуковский, 1982). Для части этих биомов имеются сведения и о средней видовой насыщенности в одном стандартном описании. Анализируя табл. 1, можно отметить одну особенность: практически для всех биомов величина коэффициента  $b$  оказывается очень устойчивой и изменяется в пределах 0,03-0,05. Косвенным подтверждением этого факта является и величина аналогичного коэффициента в эмпирическом уравнении экспоненциальной зависимости для значимости видов при описании разнообразия растительности западной Австралии (Lamont et al., 1977, p. 439). Это позволяет принять величину  $b = 0,04$ .

Коэффициент пропорциональности  $\gamma_0$  призван в какой-то степени «уравновесить» экспоненциальное влияние на  $\Delta p$  функции разнообразия  $\gamma(n_s)$ . Условия нормирования позволяют допустить изменение произведения  $\gamma_0 \cdot \gamma(n_s)$  от 0 до 1 при изменении среднего числа видов в описании от 1 до 100 (в эту ситуацию «попадают» все биомы от 4 до 14 из табл. 1, т.е. от субтропиков до холодных аркто-альпийских пустынь). Учитывая, что при  $b = 0,04$  из уравнения (7) имеем  $\gamma(100) = e^4 = 54,6$ , опреде-

ляем  $\gamma_0 = 0,02$ . Подставляя эти коэффициенты в уравнение (8), получаем окончательное соотношение:

$$S \geq -\frac{\ln(1-k/n)}{0,02} \cdot \exp\{-0,04 \cdot n_s\}. \quad (9)$$

Для иллюстрации работоспособности соотношения (9) оценим величину  $\bar{p} = k/n$  в ряде работ по количественной классификации растительных сообществ (цель  $Q$ ) в различных типах растительности (см. табл. 2).

Таблица 2

**Теоретическое значение доли встреченных видов ( $\bar{p}$ ) в одном описании площади  $S$  для различных геоботанических объектов, которые были классифицированы с помощью количественных методов**

Тип растительности	Размер площадок (м x м)	$\bar{p}$ (%)	$n$	Авторы*
Сосновый лес (Карельская АССР)	0,33 x 0,33	1,0	26	Г.Г. Герасименко, 1977
Луга горно-лесной зоны (Башкирская АССР)	0,33 x 0,33	0,4	14	Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, 1977
Засоленные марши (Великобритания)	0,5 x 0,5	1,2	39	J.A. Lee, 1977
Хвойные леса восточной части Каскадных гор (США)	0,5 x 0,5	1,6	32	R. Moral, D. Deardorff, 1977
Каменистые степи Средней Чехии	0,5 x 0,5	1,2	27	M. Pivničková, 1973
Болотная растительность	1,0 x 1,0	4,0	165	D.H. Vitt, N.G. Slack, 1975
Пустоши и луга Нидерландов	3 x 2	27,4	34	M. Werger, 1973
Верещатники открытых приморских утесов (Великобритания)	3 x 3	30,3	78	F.B. Goldsmith, 1973
Растительность юго-западного побережья оз. Эри (Канада)	5 x 2	48,4	59	G. Bradfield, L. Orloci, 1975
Тугайные леса Средней Азии	5 x 5	86,9	21	Б.М. Миркин, С.Н. Сагитов, 1971
Степи северо-восточного Хангая (МНР)	10 x 10	99,6	107	Р.Ш. Кашапов и др., 1975
Незасоленные марши Египта	14 x 14	100	56	M.A. Ayyad, 1976
Саванны Центральной Африки	25 x 10	100	80	G. Bouxin, 1975
Злаковники национальных парков Канады	91 x 61	100	292	P.W. Stringer, 1973

\* – библиографию работ см. в обзоре (Миркин, Розенберг, 1979).

Анализ этой таблицы позволяет сделать вывод о практически полном отсутствии планирования размеров пробных площадей для заданной цели (в конкретном случае – для классификации растительных сообществ): 80% видов учтено только при классификации растительности тугайных лесов Средней Азии. В остальных случаях, либо размеры пробных площадей явно занижены (например, для первых 6 объектов табл. 2 каждое описание несет информацию о менее 5% видов растительных сообществ, что не позволяет считать результаты классификации достоверными; справедливости ради отмечу, что при изучение луговой растительности горно-лесной зоны Башкирии задачей исследования была не классификация растительности, а анализ микрогруппировок – иная цель исследования  $Q$  продиктовала и другой размер площадок), либо площадки слишком велики, что сделало геоботаническое исследование экономически неэффективным. В последнем случае для учета в описании 80% видов по формуле (9) можно рекомендовать следующие размеры площадок:

- для степной растительности Монголии – 6 x 6 м,
- незасоленных маршей Египта – 2,5 x 2,5 м,

- для саванн Центральной Африки – 3 x 3 м,
- для злаковников Канады – 6 x 6 м (в этом случае эффективность исследования может быть повышена более чем в 150 раз!).

Еще один пример – флористическая классификация растительных сообществ солонцеватых степей Башкирского Предуралья, выполненная Д.Н. Карповым (1985) на основании описаний 366 площадок размером 2 x 2 м. В рецензии на эту работу В.Б. Голуб (1986, с. 976) указывает, что «такая площадь недостаточна для характеристики ксерофитных фитоценозов... и выбранная площадь 4 м<sup>2</sup> далека от минимального ареала выявления основных черт растительного сообщества». По формуле (9) для учета в описании 80% видов (из данных Карпова следует, что в среднем в одном описании встречается 10 видов, т.е.  $n_S = 10$ ) размер площадок должен быть 7 x 7 м, т.е. более чем в 10 раз больше. Кстати, и сам В.Б. Голуб в аналогичных условиях флористической бедности травянистых сообществ дельты р. Волги строит флористическую классификацию также на основе описаний растительности на площадках 2 x 2 м (Голуб, 1985; Golub, Mirkin, 1986), хотя для  $n_S = 25$  и  $\bar{p} = 0,8$  размер площадки по формуле (9) оценивается как 5 x 5 м. Правда, определенным оправданием «заниженных» размеров пробных площадок при флористической классификации растительности может выступать элемент прагматизма (Миркин, 1987), связанный с тем, что диагностирующие синтаксоны виды составляют менее половины всех встреченных видов, т.е.  $\bar{p} = 0,5$  (тогда планируемый размер площадок для Карпова – 5 x 5 м, а для Голуба – 3,5 x 3,5 м). При этом более или менее пропорционально снижается постоянство видов, что в малой степени сказывается на результате классификации – это позволяет говорить об известной устойчивости результата флористической классификации к размеру пробных площадок (Денисова, Акьюлова, 1987).

Подчеркну, что все эти примеры иллюстрируют лишь нижнюю оценку планируемого размера площади описания, связанную с гамма-разнообразием, т.е. для данной вероятности  $\bar{p}$  нельзя планировать площадь описания меньше, чем задает неравенство (9). Кроме того, это неравенство получено для условия гомогенной растительности, т.е. представляет собой «еще более нижнюю» оценку площади описания  $S$  с заданной точностью  $\bar{p}$ . Однако условия гомогенности растительных сообществ (в частности, равновероятность присутствия видов в любой точке сообщества) сформулированы довольно жестко и практически редко можно встретить растительность, которая им бы соответствовала (Dagnelie, 1968; Василевич, 1972). Естественно, что более реалистичными выглядят представления о разной значимости видов (Уиттекер, 1980), которые чаще всего формализуются геометрическим рядом, логнормальным распределением и пр. Таким образом, для уточнения зависимости числа встреченных видов от площади описания условие  $p_i = p$ , на основании которого записано равенство (3), следует заменить соответствующим законом распределения.

Зависимость числа встреченных видов от размера площади описания сообщества, т.е. зависимость с альфа-разнообразием, исследовалась (в частности, в фитоценологии) несравненно более часто, чем связь с гамма-разнообразием (см., например: [Макарова, 1983]). Не ставя своей задачей «переоткрытие» этих законов или вывод каких-то новых соотношений, возьму за основу взаимосвязи альфа-разнообразия (числа видов в растительном сообществе) и размера площади описания уравнение, получившее как преимущество при экспериментальном сравнении с другими зависимостями (Макарова, 1983), так и достаточно твердую «дедуктивную основу» (Немченко, Суханов, 1986), что весьма важно при построении теории в экологии:

$$n_S = \frac{N_{\max}^T \cdot c \cdot S}{1 + c \cdot S}, \quad (10)$$

где  $n_S$  – среднее число видов на пробной площади размера  $S$ , встреченных хотя бы один раз;  $N_{\max}^T$  – предельное число видов в сообществе для данного типа растительности  $T$ ;  $c$  – математическое ожидание показательной плотности распределения численности популяции во времени (в модели предполагается, что входящие в сообщество виды слабо взаимодействуют друг с другом, распределены в пространстве в соответствии с *законом Пуассона* и устойчивое стационарное состояние сообщества наблюдается лишь в среднем<sup>2</sup>).

Зависимость (10) можно переписать в обратном виде:

$$S = \frac{n_S}{c \cdot (N_{\max}^T - n_S)} = \frac{\bar{p}}{c \cdot (1 - p)}, \quad (11)$$

где  $\bar{p} = n_S / N_{\max}^T$  – доля встреченных видов на площадке размера  $S$ . Тогда, объединяя представления о зависимости площади описания как от альфа-, так и от гамма-разнообразия, запишем

$$S = S_\gamma + S_\alpha \geq -\frac{\ln(1 - \bar{p})}{0,02} \cdot \exp\{-0,04 \cdot n_S\} + \frac{\bar{p}}{c \cdot (1 - p)}. \quad (12)$$

где  $S_\gamma$  задается соотношением (9), а  $S_\alpha$  – (11). График-схема зависимости (12) показан на рисунке 1 (Розенберг, 1989; Розенберг и др., 1999, с. 242) Для того чтобы на практике пользоваться соотношением (12), необходимо оценить параметр  $c$ ; в табл. 3 представлены такие оценки для различных типов сообществ.

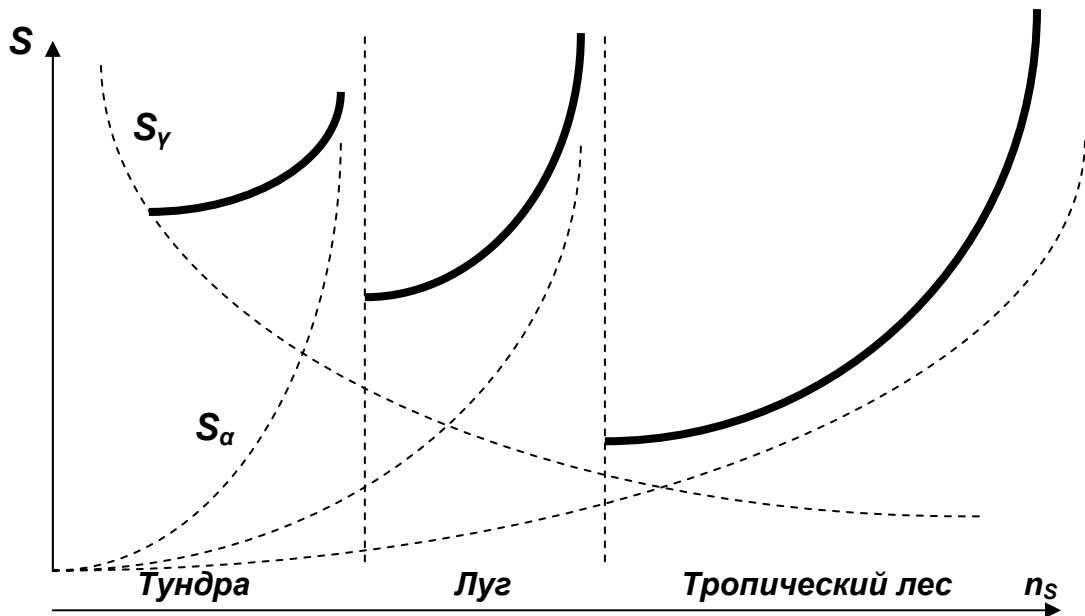


Рис. 1. График-схема зависимости площади описания  $S$  от  $n_S$  для различных типов растительности

Итак, процесс формирования эмпирического базиса экологии, по-видимому, бесконечен (точнее, для наземной экологии ограничен существованием планеты Земля), что связано как с уникальностью каждой экосистемы (в силу ее сложности), так и с изменчивостью ее компонент под воздействием меняющихся экологических факторов. Системологический принцип множественности моделей (Розенберг и др., 1999) также

<sup>2</sup> Эти предположения также характеризуют гомогенную растительность со всеми рассмотренными выше недостатками.



накладывает свои особенности на объем исходной экологической информации (для конкретной модели может потребоваться дополнительная информация, что неизбежно увеличит объем эмпирического базиса).

Таблица 3

**Оценки некоторых параметров соотношения (12)  
для различных геоботанических объектов**

Тип растительного сообщества	Источник информации	$N_{\max}^T$	$c$	$S_{\max}$
Кедрово-широколиственный лес	Немченко, Суханов, 1986	40	1,4	4
Сегетальное сообщество	Минибаев и др., 1971	15	2,0	15
Райграсовое пастбище ( <i>Lolieto-Cynosuretum typicum</i> )	Н. Ellenberg, 1978 (цит. по: Вальтер, 1982)	25	1,8	64
Осочник ( <i>Curvuletum typicum</i> )	J. Braun-Blanquet, Н. Jenny, 1926 (цит. по: Воронов, 1973, с. 40)	35	0,5	100
Луговое сообщество	[Hopkins, 1955]	45	0,2	100
Черничный тип леса ( <i>Myrtillustyp</i> )	Y. Ilvessalo, 1922 (цит. по: Воронов, 1973, с. 40)	35	0,1	250
Первичный тропический лес	Е. Drees, 1954 (цит. по: Воронов, 1973, с. 322)	150	0,003	2500
Флора земли Вюртемберг (Германия)	Макарова, 1983	1500	$0,08 \cdot 10^{-6}$	$500 \cdot 10^6$

В статье подробно рассмотрен лишь один аспект количественной ареалологии, связанный с планированием размеров пробных площадей для максимально полного описания ареалов сообществ. Другие моменты количественной ареалологии должны стать предметом специального рассмотрения.

**ЛИТЕРАТУРА**

- Быков Б.А.** Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1988. 212 с.
- Вальтер Г.** Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 264 с.
- Василевич В.И.** Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Василевич В.И.** Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 7-83.
- Воронов А.Г.** Геоботаника. М.: Высш. шк., 1973. 384 с.
- Голуб В.Б.** К характеристике ассоциации *Alismato-Salicornietum* ass. nova в дельте р. Волга // Антропогенные процессы а растительности. Уфа: БФАН СССР, 1985. С. 35-47.
- Голуб В.Б.** [Рецензия] // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 7. С. 973-976. Рец. на сб.: Фитоценология антропогенной растительности. Уфа: Изд-во Башк. ун-та, 1985.
- Грейг-Смит П.** Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
- Денисова А.В., Акьюлова З.Р.** Экспериментальное обоснование низкой чувствительности метода классификации растительности по Браун-Бланке к размеру пробной площадки // Проблемы теоретической и экспериментальной фитоценологии. Уфа: БФАН СССР, 1987. С. 89-94.
- Домбровский Ю.А., Тютюнов Ю.В.** Структура ареала, подвижность особей и живучесть популяции // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48, № 4. С. 493-498.
- Жуковский П.М.** Ботаника. М.: Колос, 1982. 623 с.
- Карпов Д.Н.** Ассоциации солонцеватых степей Башкирского Предуралья // Фитоценология антропогенной растительности. Уфа: Изд-во Башк. ун-та, 1985. С. 124-132.
- Кузнецов И.В.** Структура физической теории // Вопр. философии. 1967. № 11. С. 86-98.
- Кузнецов И.В.** Избранные труды по методологии физики (на подступах к теории физического познания). М.: Наука, 1975. 296 с.
- Кун Т.** Структура научных революций. М.: Прогресс, 1977. 300 с.

- Макарова С.И.** Сравнение моделей описания зависимости числа видов во флоре от размера площади // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 3. С. 376-38.
- Мамчур Е.А.** Проблема выбора теории. К анализу переходных ситуаций в развитии физического знания. М.: Наука, 1975. 232 с.
- Минибаев Р.Г., Ханов Ф.М., Наумова Л.Г.** О некоторых вопросах методики учета засоренности полей при маршрутном обследовании // Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. Уфа: Изд-во Башк. ун-та, 1971. С. 214-221.
- Миркин Б.М.** О «прагматических» принципах классификации растительности // Проблемы теоретической и экспериментальной фитоценологии. Уфа: БФАН СССР, 1987. С. 18-28.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1979. Т. 3. С. 71-137.
- Немченко В.А., Суханов В.В.** Определение площади минимального ареала сообщества // Исследования по математической популяционной биологии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 106-122.
- Работнов Т.А.** Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. 296 с.
- Розенберг Г.С.** Теоретический анализ связи между площадью описания и числом встречаемых видов // Биол. науки. 1989. № 11. С. 76-83.
- Розенберг Г.С.** О путях построения теоретической экологии // Успехи совр. биол. 2005. Т. 125, вып. 1. С. 14-27.
- Розенберг Г.С.** Некоторые направления построения фитоценологической теории // Изв. СамНЦ РАН. 2006. Т. 8, № 2. С. 527-547.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.** Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: СамНЦ РАН, 1999. 396 с.
- Толмачев А.И.** Основы учения об ареалах. (Введение в хорологию растений). Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1962. 100 с.
- Толмачев А.И.** Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 274 с.
- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Флейшман Б.С.** Элементы теории потенциальной эффективности сложных систем. М.: Сов. радио, 1971. 224 с.
- Dagnelie P.** Quelques méthodes statistiques d'étude de l'homogénéité et de caractérisation de la végétation // Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire. Paris: UNESCO, 1968. P. 481-486.
- Godron M.** Comparison of a species area curve with its model // Oecol. Plant. 1971. V. 6, № 2. P. 189-195.
- Golub V.B., Mirkin B.M.** Grassland of the Lower Volga Valley // Folia Geobot. et Phytotax. 1986. V. 21, № 4. P. 337-395.
- Lamont B.B., Downes S., Fox J.E.D.** Importance-value curves and diversity indices applied to a species-rich heathland in Western Australia // Nature. 1977. V. 265, № 5593. P. 438-441.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.** The Theory of Island Biogeography. Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, 1967. 203 p. [2<sup>nd</sup> ed. Princ. Univ. Press, 2001. 203 p.].