

УДК 581.52

## ВЛИЯНИЕ КИСЛОТНОСТИ НА ХАРАКТЕР ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ПОКРОВА В ЕЛОВОМ ЛЕСУ

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова, В. Г. Агаркова

Рассмотрено влияние некоторых почвенных факторов на характер травяно-кустарничкового яруса елового леса. Выявлено отношение основных доминантных видов к химизму почвенной среды. Статистическая обработка данных обнаружила очень слабые связи видов и их сочетаний с эдафическими условиями, на фоне которых заметно выделяется кислотность почвы, что позволяет считать этот фактор одним из ведущих.

В литературе очень мало данных о связи травяно-кустарничкового покрова в лесах с эдафическими факторами, особенно с химизмом почвы, и они, как правило, лишены количественных оценок. В настоящей работе освещается роль некоторых почвенных факторов в формировании травяно-кустарничкового покрова еловых лесов Северо-Запада РСФСР.

Основой для работы послужили геоботанические описания 200 пятен<sup>1</sup> напочвенного покрова, сделанные в разных типах елового леса, и полевое обследование почв пятен с последующим определением в них содержания подвижных форм азота, фосфора, калия и кислотности (рН солевой вытяжки). Кроме того, был заложен отдельный участок в 100-летнем ельнике кисличном с ярко выраженной пятнистостью, где было описано 100 пятен по аналогичной методике. Результаты обработки 200 описаний мы будем называть широкой выборкой, в отличие от результатов, полученных на ограниченном участке.

В экологических исследованиях можно учитывать самые разнообразные признаки растений и сообществ, но основными, отражающими фитоценологическую роль отдельных видов, являются постоянство и обилие. Показателем обилия в данной работе служило проективное покрытие, которое наиболее полно характеризует роль вида как ценобионта; этот показатель особенно удачен для оценки роли видов елового леса, где отсутствует сколько-нибудь значительное перекрытие.

В работе анализировалось поведение как отдельных видов, в первую очередь доминантных, так в целом и растительных группировок. Детальному анализу подверглись кислица (*Oxalis acetosella*), черника (*Vaccinium myrtillus*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), майник (*Majanthemum bifolium*) и печеночница (*Hepatica nobilis*). Материал обработан статистически, при оценке достоверности принята вероятность 95%. Основными методами служили дисперсионный анализ и построение линий регрессии. Как известно, дисперсионный анализ позволяет различить варьирование, свойственное тому или иному признаку объекта, на составляющие и, вычленив долю, приходящуюся на действующий фактор, оценить его влияние. Теснота связи характеризуется значением квадрата корреляционного отношения  $\eta^2$ . Линии регрессии дают возможность определить форму связи, направление изменения признака в зависимости от фактора. При исследовании связи растительных груп-

<sup>1</sup> Пятно — участок напочвенного покрова, в пределах которого соотношение доминантных видов остается неизменным.



пировок с условиями местообитания также использовался дисперсионный анализ для оценки варьирования растительности под влиянием исследуемых факторов. Была применена специально разработанная техника расчета, основой которой служит дисперсионный анализ, проведенный предварительно для всех 32 видов, входящих в состав пятен.

Подробно методика обработки изложена в работе В. С. Ипатовой, Л. А. Кириковой (1977); здесь же приводится конечная формула для расчета:

$$\eta^2 = \frac{S_{xa} + S_{xb} + \dots + S_{xk}}{S_{ya} + S_{yb} + \dots + S_{yk}}$$

где  $\eta^2$  — величина, характеризующая силу влияния исследуемого фактора на варьирование растительности данного участка;  $S_{xa}, \dots, S_{xk}$  — факториальное варьирование отдельных видов  $a, \dots, k$ ,  $S_{ya}, \dots, S_{yk}$  — общее варьирование отдельных видов  $a, \dots, k$ .

Проведенный анализ показал следующие результаты. Все исследованные виды обладают широкими экологическими амплитудами, встречаясь во всем диапазоне почвенных условий ельников Северо-Запада. Исключение составляет лишь печеночница, отсутствующая при рН менее 3,3.

Таблица 1

Теснота связи ( $\eta^2$ ) постоянства ( $m/n$ , %) видов с химизмом почвы в широкой выборке (1) и на ограниченном участке (2)

Виды	N, мг/100 см <sup>3</sup>		P, мг/100 см <sup>3</sup>		K, мг/100 см <sup>3</sup>		рН	
	1	2	1	2	1	2	1	2
	1—25	3—7	1—25	2—12	1—80	17—44	2,88—6,6	3,5—6,5
<i>Oxalis acetosella</i> . . . . .	0,01	0,11	0,13	0,12	0,13	0,01	0,12	0,18
<i>Vaccinium myrtillus</i> . . . . .	0,05	0,03	0,04	0,06	0,01	0,03	0,16	0,07
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> . . . . .	0,02	0,07	0,14	0,15	0,10	0,03	0,14	0,06
<i>Majanthemum bifolium</i> . . . . .	0,06	0,07	0,16	0,04	0,12	0,08	0,05	0,03
<i>Hepatica nobilis</i> . . . . .	0,06	0,06	0,08	0,05	0,02	0,07	0,29	0,32

Примечание. В табл. 1—3 достоверные значения  $\eta^2$  подчеркнуты.

В табл. 1 частично приведены данные, полученные в результате дисперсионного анализа широкой выборки (1) и ограниченного участка (2). Изучая связь на широком материале, где в выборку включены описания из разных пунктов, географически удаленных, мы обеспечиваем значительный размах амплитуды фактора, что позволяет исследовать поведение вида при разных его значениях. Но вместе с тем неизбежно расширяется набор и увеличивается роль случайных (неорганизованных) факторов. Исследование связей на ограниченном участке, на выровненном фоне, позволяет избежать этого. Сравнение результатов, полученных на разном материале, не обнаружило существенной разницы. Ожидаемого увеличения тесноты связи на ограниченном участке не произошло, что отчасти вызвано сужением амплитуды, в пределах которой здесь варьирует фактор. Значения  $\eta^2$  свидетельствуют о слабой связи видов с отдельными факторами почвенного питания. На их фоне несколько выделяется кислотность почвы, которая оказывает более сильное влияние на встречаемость видов.

С целью вычисления роли отдельных почвенных факторов был принят двухфакторный анализ (использован материал широкой выборки  $n=200$ ), где в качестве одного фактора выступал уровень содержания подвижных форм основных элементов питания, вторым фактором была кислотность почвы (табл. 2). И здесь теснота связи с кислотно-



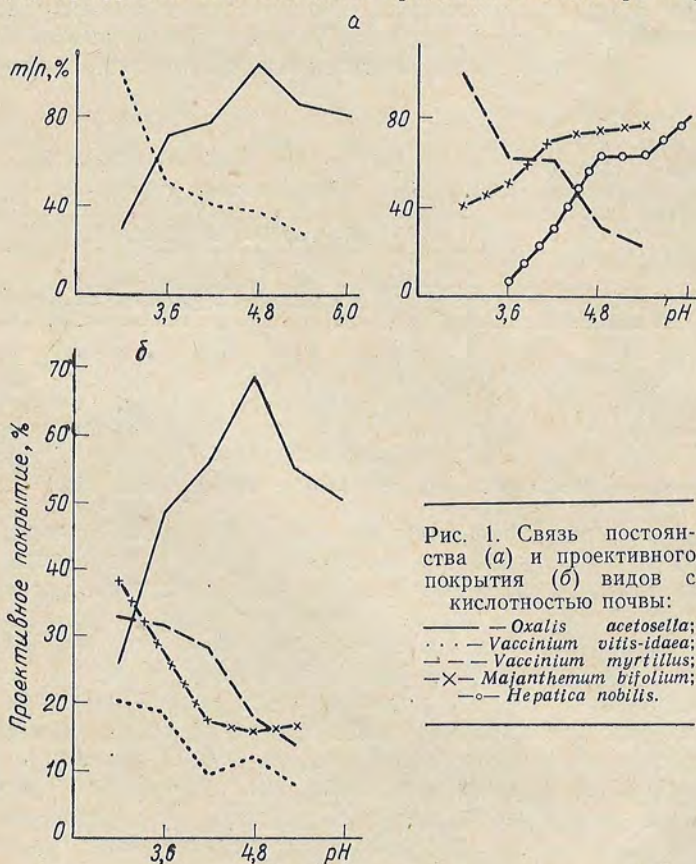
стью, особенно у кислицы и печеночницы, заметно выше, чем с содержанием в почве азота, фосфора и калия.

Таблица 2

## Результаты двухфакторного дисперсионного анализа

Виды	NPK	pH	NPK+pH	Неорганизованные факторы
<i>Oxalis acetosella</i> . . . . .	0,01	<u>0,31</u>	0,05	0,63
<i>Vaccinium myrtillus</i> . . . . .	0,02	<u>0,11</u>	<u>0,13</u>	0,74
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> . . . . .	0,006	0,05	<u>0,004</u>	0,94
<i>Majanthemum bifolium</i> . . . . .	0,05	0,03	0,10	0,82
<i>Hepatica nobilis</i> . . . . .	0,04	<u>0,22</u>	0,04	0,70

Линии регрессии постоянства (рис. 1а) показывают довольно четкую картину приуроченности видов к грациям этого фактора. Кисли-



ца предпочитает не слишком кислые почвы, максимум ее постоянства приходится на pH 4,8, но она достаточно постоянна (более 60%) и на более кислых почвах, исключая лишь самые кислые. По мнению Шонера (Schönar, 1952), изучавшего поведение этого вида в лесах средней Европы, кислица также, избегая сильно кислых почв и предпочитая мягкий гумус, обладает достаточно широкой амплитудой и даже отнесена им в группу растений с незначительным, малым индикаторным значением в отношении кислотности почвы. Майник тоже чаще можно встре-



тять на среднекислых почвах, хотя его постоянство меняется не так сильно, как у кислицы. Очень сходно поведение черники и брусники, которые показывают обратную, почти линейную зависимость от рН. Эти виды чаще встречаются на кислых почвах, что отмечается также и в литературе (Газе, Завалишин, 1925; Виноградов, 1964; Schönag, 1952). Спервей (Spurway, 1941) в качестве оптимальных зон указывает для черники значения рН от 3,5 до 5,0; брусника же в отличие от наших условий обнаружила сдвиг в сторону щелочных почв (рН 5,0—6,0). Самое сильное влияние оказывает кислотность на поведение печеночницы: отсутствуя на самых кислых и редко встречаясь на среднекислых почвах, она резко увеличивает постоянство с уменьшением кислотности, достигая максимума при рН 6,0. Б. В. Виноградовым (1964) также отмечается ее приуроченность к нейтральным и умеренно щелочным почвам.

Линии регрессии обилия (рис. 1б) очень четкие и легко читаются. У многих видов кривые обилия повторяют кривые постоянства. Так, проективное покрытие кислицы резко возрастает с уменьшением кислотности. Снижение обилия кислицы при рН более 5,0, видимо, объясняется не отрицательным влиянием этих значений фактора, а ценогическими причинами — влиянием более крупного разнотравья: медуницы (*Pulmonaria obscura*), костяники (*Rubus saxatilis*) и других видов. Вершина линии регрессии обилия и вершина кривой постоянства приходятся на одну и ту же градацию фактора — рН 4,8. У черники и брусники проективное покрытие, так же как и постоянство, падает с уменьшением кислотности. Иначе ведет себя майник: чаще он встречается на менее кислых почвах, а максимум обилия его приурочен к самым кислым (рН 3,0), т. е. имеет место несовпадение центров постоянства и обилия. Меняется при этом и характер, точнее, знак корреляционной связи, что отчетливо заметно при сравнении линий регрессии постоянства и обилия (см. рис. 1а—б).

Выделяемые нами зоны, или центры, высокого постоянства и высокого обилия близки по своему содержанию экологическому и фитоценогическому оптимумам видов. Наблюдаемое расхождение центров, по всей вероятности, характерно для видов со слабой конкурентной способностью, которые не могут обеспечить ценогического господства в наиболее благоприятных для себя экологических условиях. Об этом свидетельствует анализ данных Г. С. Сабардиной и др. (1971); к подобному же заключению пришли В. Д. Лопатин (1971) и Ив. Ганчев (1971).

Не следует забывать, однако, что реакция почвенного раствора есть в известной мере и функция растительного покрова. Так, Ю. А. Злобинным (1960) отмечалось, что майник, произрастая в достаточном количестве, способен заметно подкислять подстилку.

До сих пор рассматривалось поведение отдельных видов при изменении почвенной среды. Однако для фитоценолога больший интерес представляет второе направление в изучении связи растительности и среды, а именно, обусловленность средой комбинаций видов, растительных группировок. Анализ связи пятен с почвенными факторами был проведен на ограниченном участке и отдельно для травяно-кустарничкового и мохового покровов (табл. 3).

Теснота связи синузий с почвенными факторами оказалась столь же слабой, как и связь отдельных видов. Особенно она низка с содержанием основных элементов питания, более сильное и достоверно установленное влияние оказывает кислотность почвы.



Дисперсионный анализ позволяет определить, насколько тесно связаны объекты исследования с тем или иным фактором, какая доля варьирования их приходится на действующий фактор. Но кроме этих данных необходимо знать, какие именно типы пятен приурочены к определенным значениям фактора. Разнообразие пятен на исследованном участке можно свести к основным пяти типам: бедноразнотравные, где общее проективное покрытие незначительно (10%) и набор видов невелик, затем пятна с преобладанием черники и серия кисличных — кисличник чистый, костяничный и обогащенный с группой разнотравья,

Таблица 3

Теснота связи ( $\eta^2$ ) синузид напочвенного покрова с химизмом почвы

Синузиды	N	P	K	pH
Травяно-кустарничковые . . . . .	0,06	0,04	0,02	0,15
Моховые . . . . .	0,05	0,03	0,04	0,13
Травяно-кустарничковые + моховые . . . . .	0,06	0,05	0,03	0,14

имеющего репутацию растений богатых местообитаний: медуницы, зеленчука (*Galeodolon luteum*), фиалки дубравной (*Viola mirabilis*) и др. Обнаружена четкая приуроченность различных типов пятен к градациям кислотности (рис. 2).

К самым кислым почвам (pH 3,6) оказались приуроченными черничные и бедноразнотравные пятна, редко здесь можно встретить чистые кисличники и совсем отсутствуют кисличники обогащенные и костяничные. При уменьшении кислотности доля пятен с господством черники и беднотравных падает, кисличные же начинают встречаться чаще. Нетрудно заметить, что кривые встречаемости пятен очень сходны с линиями регрессии доминирующих видов (ср. рис. 1 и 2) и это вполне естественно. Кисличные пятна, в целом повторяя характер кривой

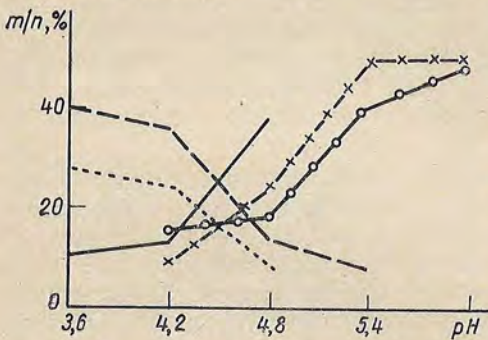


Рис. 2. Приуроченность типов пятен к почвам с различной кислотностью:

— — — черничные; . . . . . бедноразнотравные;  
 — — — чисто кисличные; — X — костянично-кисличные; — o — кисличные обогащенные.

кислици, довольно хорошо различаются между собой по положению оптимальных зон: для кисличников — это значение pH, равное в среднем 4,8; наибольшая частота кисличников костяничных приходится на почвы с pH 5,4—6,0. Наблюдаемые отличия можно объяснить экологическими особенностями содоминирующих и прочих видов. Теснота связи выделенных типов пятен с кислотностью, определенная с помощью дисперсионного анализа для качественных признаков, характеризуется значениями  $\eta^2=0,10—0,18$ , в то время как с другими почвенными факторами она была порядка нескольких сотых.

Изучая связи видов и их сочетаний с условиями внешней среды, мы по сути исследуем приуроченность их к тем или иным градациям факторов, оставляя в стороне вопрос о том, в какой мере эти условия обязаны своим существованием жизнедеятельности популяций данного вида. Существуют противоположные мнения по поводу того, насколько изменения, вносимые растительными организмами, благоприятны для



их дальнейшего процветания. Не исключено, что ответ на этот вопрос можно получить, используя двусторонность корреляционного отношения (рассчитывается теснота связи вида с фактором и фактора с видом) и соответственно построенные линии регрессии. В качестве примера можно рассмотреть рис. 3, на котором представлены линии регрессии, показывающие зависимость проективного покрытия от величины рН (1) и обратно, кислотности почвы от проективного покрытия кислицы (2). Использован материал ограниченного участка ( $n=100$ ); значения корреляционных отношений близки. Во взаимном расположении кривых обращает на себя внимание положение точки пересечения: вершина ли-

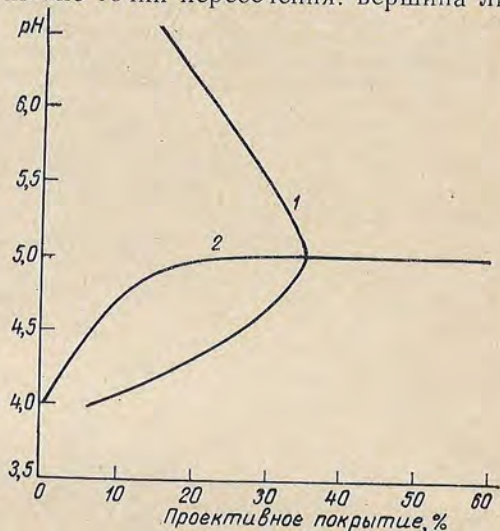


Рис. 3. Взаимное расположение линий регрессии:

1 — зависимость проективного покрытия кислицы от кислотности почвы ( $\eta^2=0,20$ ); 2 — зависимость кислотности почвы от проективного покрытия кислицы ( $\eta^2=0,16$ ).

нии регрессии проективного покрытия приходится на участок плато, где дальнейших изменений кислотности не наблюдается. Можно предположить следующую интерпретацию: кислица вносит изменения в кислотность до оптимальных для нее пределов, т. е. вид не изживает себя. Дальнейшие исследования в этом направлении, на наш взгляд, представляют большой интерес.

В заключение следует сказать, что широкие экологические амплитуды, отсутствие строгой приуроченности к условиям среды можно считать следствием известной лабильности видов, эволюционно выработавшегося адаптационного свойства, которое обеспечивает их устойчивость и устойчивость образованного ими растительного покрова в меняющихся условиях среды. Это приводит к отсутствию тесных связей, которое мы наблюдаем при изучении взаимоотношений растительности и среды. Вместе с тем, экологические факторы неравноценны в своем влиянии. Как показали наши исследования, на фоне слабых связей с отдельными эдафическими факторами заметно выделяется влияние кислотности почвы. Этот фактор по своей сути является комплексным, поскольку, оказывая как прямое, так и косвенное воздействие (Гукова, 1950; Работнов, 1974), определяет многие стороны почвенного питания растений.

Биологический НИИ Ленинградского  
государственного университета им. А. А. Жданова

Поступила в редакцию  
10 февраля 1977 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов Б. В. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов, М., «Высшая школа», 1964.
- Газе О. Ф., Завалишин А. А. К вопросу о влиянии почвенной кислотности на распределение растений. Зап. Ленинградского с.-х. ин-та, 1925, № 2.
- Гукова М. М. О влиянии реакции среды и кальция на обмен веществ в растениях. В сб. Памяти акад. Д. Н. Прянишникова, М., Изд. АН СССР, 1950.
- Злобин Ю. А. Живой покров еловых лесов как фактор естественного возобновления ели. Тюмень, Изд. Тюменского пединститута, 1960.



- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности и среды на примере напочвенного покрова елового леса. Бот. журнал, 1977, № 10.
- Лопатин В. Д. Закономерности развития болот и лугов и их связь с режимом влажности почв. Докл. на соискание ученой степени докт. биол. наук по совокупности опубл. работ, Петрозаводск, АН СССР, 1971.
- Работнов Т. А. Луговедение, М., Изд. МГУ, 1974.
- Сабардина Г. С., Фатере И. Я., Эглите З. П., Юкна Я. Я. Выявление индикационного значения отдельных видов луговых растений как показателей химизма почвы. В сб. Теоретические основы фитоиндикации, Л., «Наука», 1971.
- Ганчев Ив. Значение на конкурентниде взаимоотношения за някой видове висших растений. Изв. Бот. ин-т Бъяг. АН, 1971, № 21.
- Schönar S. Untersuchungen über die Korrelation zwischen der Bodenvegetation und der Bodenazidität. Mitt. d. ver. f. Forstl. Standortskart, 1952, H. 2.
- Spurway C. H. Soil reaction (pH) preferences of plants. Special bulletin, 306, Michigan state college, Agricultural experiment station, sect. soils, 1941.
-