

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

В. Я. Мухоморов

ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ

XI

В О П Р О С Ы
Ц Е Н О Л О Г И И , Г Е О Г Р А Ф И И ,
Э К О Л О Г И И
И И С П О Л Ь З О В А Н И Я
Р А С Т И Т Е Л Ь Н О Г О П О К Р О В А
С С С Р

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД • 1989

К ФИТОЦЕНОЛОГИИ МАЙНИКА ДВУЛИСТНОГО

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова и И. В. Спрингель

Познание структуры растительного покрова невозможно без изучения отдельных его компонентов. Важным структурным элементом лесов является травяно-кустарничковый покров, характер которого меняется в зависимости от изменения среды другими компонентами леса. Роль отдельных видов в структуре травяно-кустарничкового яруса определяется их реакцией на лесную среду и воздействием на нее (и тем самым на другие элементы леса).

Настоящая статья посвящена реакции на среду одного из изучаемых нами видов — *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt. Исследования проводились в лесах северо-запада СССР (Псковская, Ленинградская, Новгородская области, юг Карелии), главным образом в еловых лесах, частично в мелколиственных и смешанных. Практически были охвачены все типы еловых лесов (кисличные, черничные, зеленомошные, долгомошные, сфагновые, сложные ельники и т. д.).

Майник двулистный является одним из самых распространенных видов в наших лесах. Но сведения о нем в отечественной и зарубежной литературе немногочисленны и отрывочны. В основном они касаются морфологии и биологии вида, экологическая сторона освещена слабо, а сведения о связи его с отдельными факторами среды практически отсутствуют.

Майник двулистный невысокое, примерно 15 см высотой, многолетнее травянистое растение. Размножается он, как и большинство растений темнохвойного леса, главным образом вегетативно, хотя возможно и семенное размножение. Подземная часть майника представляет собой длинное тонкое корневище белого цвета, ветвящееся симподиально и горизонтально расположенное в почве. По всей длине корневища почти равномерно располагаются корни, собранные мутовками по 4—5 и радиально расходящиеся от корневища. Корни не ветвятся, длина их невелика, от 1 до 4 см, редко 8—10 см. По наблюдениям О. В. Саркисовой-Федоровой (1929), максимальный возраст майника 7 лет и плодоносить он начинает только с 4 лет. По данным Метсавяно (Metsavainio, 1931), майник плодоносит ежегодно и имеет максимальный возраст 6 лет. Этими авторами наблюдалась максимальная длина корневища — 125—165 см. Нами же откапывались подземные стебли до 4 м длиной. Видимо, и максимальный возраст, которого достигает майник, больше 7 лет. У основания наземного побега мутовки корней сближаются, корневище в этом месте бурого цвета, иногда прикрыто остатками прошлогоднего листа, под которым находится почка возобновления. По нашим наблюдениям (в течение одной весны), ранней весной у основания каждого наземного побега закладывается только одна новая мутовка корней. Если это подтвердится,

то по числу сближенных мутовок корней можно будет судить о возрасте майника.

По распределению корневой системы в почвенных горизонтах майник относится к типичным корнеподстилочным растениям. Корневище и корни его лежат в подстилке, за исключением тех случаев, когда подстилка очень тонкая (что наблюдается в мелколиственных лесах). Тогда часть корней и корневищ находятся в сравнительно рыхлом гумусовом горизонте, находящемся под подстилкой (Крылова, 1953; Кирикова и Спрингель, 1966). Поэтому при изучении связи майника с условиями почвенной среды мы учитывали прежде всего свойства подстилки, формирующейся под непосредственным воздействием растительного покрова леса в целом.

Нами исследовались влияние на майник условий питания в подстилке, сомкнутости крон и места произрастания относительно кроны дерева, а также совокупное воздействие групп растений — сфагновых мхов, зеленых мхов, мелких трав и крупных трав. Для выяснения этих вопросов нами описаны пятна напочвенного покрова. Пятном мы называем участок напочвенного покрова, где господствуют и согосподствуют одни и те же виды (Ипатов, Кирикова, Линдеман, 1966). При описании учитывался ряд признаков среды и растительности, а именно: 1) проективное покрытие видов (для пятна определялось среднее из определений на серии площадок по 0.1 м²); 2) состав древостоя и сомкнутость крон на участке, где расположено пятно; 3) место каждой площадки относительно кроны; 4) содержание в подстилке подвижных форм азота (определялось по Тюрину и Кононовой), содержание фосфора (извлечение по Чирикову, определение с амидолом) и содержание калия¹ (определялось на пламенном фотометре); 5) кислотность (рН) солевой вытяжки; 6) степень разложения подстилки, определенная с помощью центрифугирования. Выборка интересующих нас данных произведена из описаний примерно 1500 пятен и 10 000 площадок 0.1 м². В 25 пятнах произведены раскопки подземных частей майника.

ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННЫХ УСЛОВИЙ НА ПОСТОЯНСТВО И ОБИЛИЕ МАЙНИКА

На рисунке 1 (а, б, в, г, д) показано, как часто в исследуемых нами условиях встречается то или иное значение данного фактора и как часто при этих же значениях фактора встречался майник, т. е. постоянство майника при разных значениях факторов среды.

Кривые распределения майника в зависимости от 5 факторов (содержания азота, фосфора, калия, кислотности и степени разложения подстилки) почти полностью повторяют кривые этих факторов. Это соответствие нарушается при крайних значениях факторов. Майник не обнаружен при самых малых и больших значениях азота, при больших значениях фосфора, при больших и малых значениях калия, при очень большой кислотности подстилки и малой степени ее разложения. Вместе с тем число участков с этими значениями факторов невелико. Возникает вопрос: случайно ли отсутствует майник при крайних значениях данного фактора? Для его решения мы провели сравнение средних долей постоянства майника ($P = \frac{m}{n}$, где n — число наблюдений фактора, m — присутствие майника в этих случаях) при малых и больших значениях фактора, когда майник отсутствует, со средней долей постоянства майника при значениях,

¹ Содержание этих элементов рассчитано в миллиграммах на 100 см³ подстилки. Такой пересчет дает возможность сравнить содержание питательных веществ в образцах, объемный вес которых сильно различается.

когда майник имеется. Сравнение проведено внутри дисперсионного комплекса для качественных признаков. Если различие средних долей достоверно, то крайние значения изучаемого фактора ограничивают произрастание майника, при недостоверном отличии майник отсутствует здесь случайно (по иным причинам). Достоверность разницы между средними долями определялась с помощью критерия достоверности разницы $Fd = \frac{d^2}{\sigma_z^2} \cdot \frac{n_1 \cdot n_2}{n_1 + n_2}$ (Плохинский, 1960), где d — разность между 2 срав-

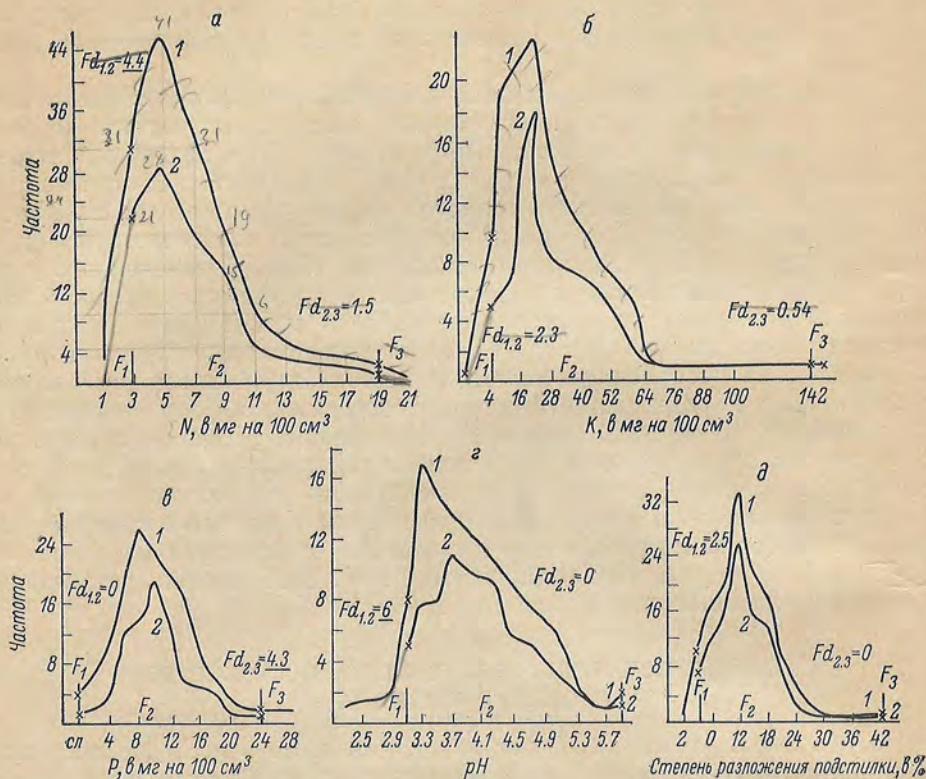


Рис. 1. Постоянство майника при различных значениях факторов среды.

а — азот, б — калий, в — фосфор; г — кислотность; д — степень разложения подстилки.
1 — частота значений фактора; 2 — постоянство майника.

ниваемыми долями признака из одного дисперсионного комплекса, σ_z^2 — девиата неорганизованных факторов, n_1 и n_2 — численности частных групп, для которых взяты сравниваемые средние. Показатели достоверности нанесены на рис. 1—5: Fd_{12} — показатель достоверности между долями при малых значениях фактора, где нет майника, и при значениях, где есть майник; Fd_{23} — между долями при больших значениях фактора с отсутствием майника и средних значениях с его присутствием. Достоверные значения при 95%-м доверительном уровне, принятом нами при этих исследованиях, подчеркнуты.

Достоверно различаются средние доли только в 3 случаях: при малом содержании в подстилке азота, большом содержании фосфора и большой кислотности; в остальных случаях майник отсутствует по неизвестным причинам. Отсюда следует сделать вывод, что ограничивающее влияние на распространение майника оказывают малое содержание азота в под-

стилке и высокая кислотность. Приходится усомниться в ограничивающем влиянии большого содержания в почве фосфора.

Теперь рассмотрим, как влияют указанные выше факторы на обилие майника, о котором мы судим по проективному покрытию. Полученные нами данные представлены графически на рис. 2. На графиках изобра-

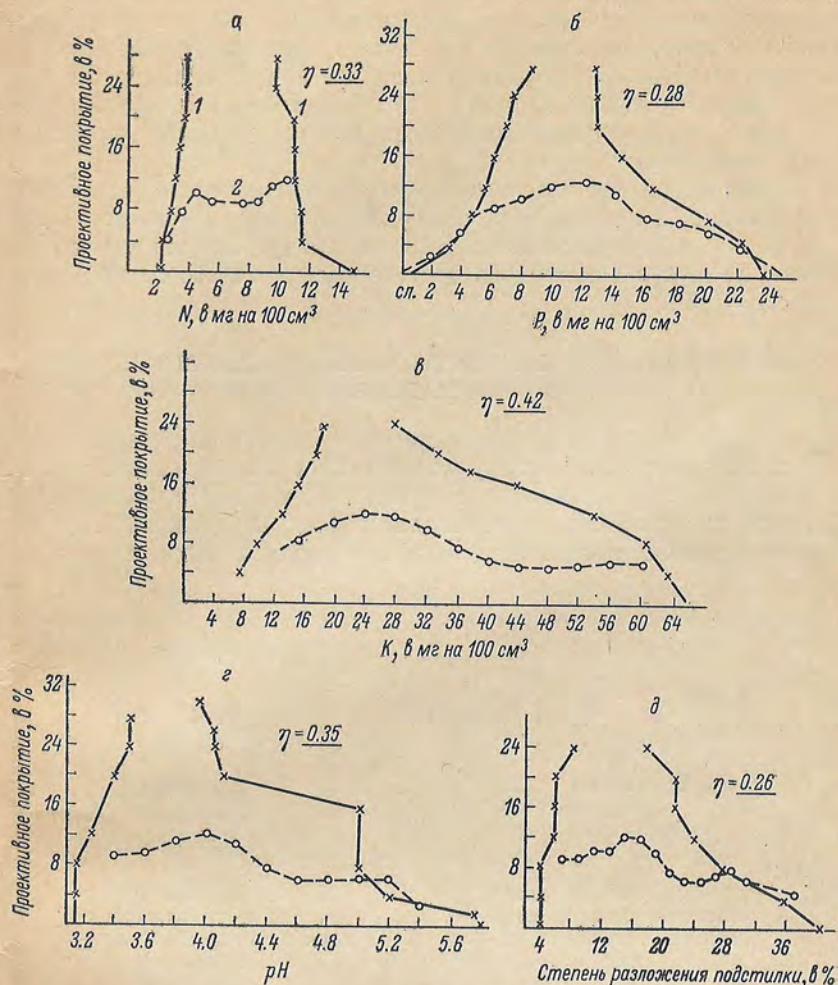


Рис. 2. Амплитуды факторов среды при различном покрытии майника и среднее проективное покрытие майника при различных градациях.

а — азот, б — фосфор, в — калий, г — кислотность подстилки, д — степень разложения подстилки. 1 — крайние значения факторов для равного проективного покрытия; 2 — среднее проективное покрытие майника при разных градациях среды.

жены крайние значения факторов среды для разного проективного покрытия (каждая точка — среднее из 2 значений) и среднее проективное покрытие для каждой градации фактора.

Как и следовало ожидать, наибольшие амплитуды факторов среды соответствуют наименьшим покрытиям; увеличение же обилия майника соответствует сокращению амплитуд (хотя и неодинаково для всех факторов). Так, малому проективному покрытию соответствует содержание калия в подстилке от 6 до 66 мг на 100 см³ почвы, при большом же проективном покрытии амплитуда его резко сужается (20—28 мг на 100 см³

почвы). Подобное сокращение амплитуды с увеличением обилия майника наблюдается также для фосфора, кислотности и степени разложения подстилки.

Кривые средних покрытий майника в зависимости от внешних факторов свидетельствуют о связи между ними. Корреляционные отношения проективного покрытия с содержанием азота, фосфора и калия, с кислотностью подстилки и степенью ее разложения по абсолютному значению невелики, но достоверны во всех случаях. Если же учесть, что обилие его зависит от нескольких факторов, то эти значения η (до 0.42) можно признать значительными. Теснее всего обилие майника связано с содержанием калия, при средних значениях которого майник достигает наибольшего покрытия.

Поскольку в природе отдельные факторы среды действуют на растения не изолированно, а в комплексе, то следует ожидать и большего количественного выражения этих связей. Действительно, суммарное воздействие на майник NPK и pH оказалось достоверным и по абсолютной величине большим: $\eta=0.54$.

ВЛИЯНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА МАЙНИК

Роль отдельных видов, участвующих в сложении растительного покрова, выявить трудно, поэтому мы задались целью выяснить влияние на майник древостоя (влияние сомкнутости крон и места площадки, на которой учитывался майник, относительно кроны) и отдельных групп растений напочвенного покрова. При этом мы имели в виду, что от степени



Рис. 3. Влияние места майника относительно кроны на его постоянство.

к — крона; кк — край кроны; пр — просвет.

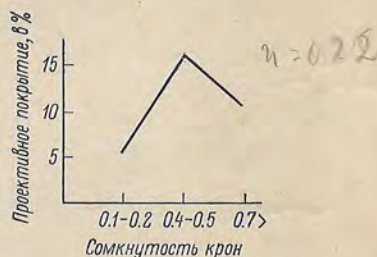


Рис. 4. Влияние сомкнутости крон на проективное покрытие майника.

сомкнутости крон, места под кроной, проективного покрытия крупных трав зависит количество и качество света и количество атмосферных осадков, проникающих в местообитания майника, что в моховом войлоке создается особый водно-воздушный режим, и т. п. Поскольку при одинаковой сомкнутости крон деревьев количество света, попадающее под полог леса, зависит от состава древостоя (это показало и наше исследование), для анализа были взяты только еловые леса.

В результате исследования обнаружено, что постоянство майника почти не зависит от сомкнутости крон ($\eta=0.1$, достоверное), правда, при увеличении сомкнутости он встречается несколько реже.

Заметно зависит присутствие майника от места относительно кроны ($\eta=0.24$, достоверное). При движении от ствола к краю кроны и просвету между кронами майник встречается чаще (рис. 3). Суммарное выражение

сомкнутости и места относительно кроны, выраженное корреляционным отношением, оказалось равным 0.25.

Несколько по-иному влияют эти факторы на обилие майника. Наибольшего проективного покрытия майник достигает при сомкнутости 0.4—0.5 (рис. 4). Связь проективного покрытия с сомкнутостью невелика — $\eta=0.22$ ($n=130$), но достоверна. Влияние места относительно кроны на проективное покрытие выявить не удалось ($\eta=0.07$, недостоверно при $n=130$). Вероятно, это произошло из-за того, что при учете нами

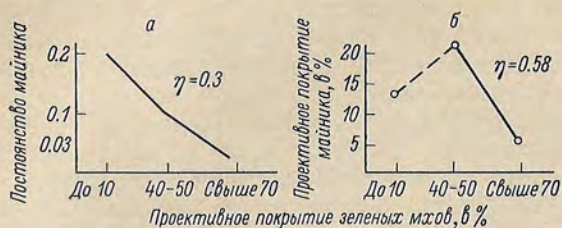


Рис. 5. Влияние зеленых мхов на постоянство (а) и проективное покрытие (б) майника.

были взяты только такие площадки, где майник присутствовал, в основном это площадки у края кроны и в просвете. Поэтому полнее выявилось влияние сомкнутости. Суммарное же воздействие сомкнутости и места под кроной на проективное покрытие майника оказалось заметным ($\eta=0.33$, $n=130$, достоверно).

Для выявления связи постоянства и обилия майника с напочвенным покровом растений были объединены нами в группы по предполагаемому сходству влияния на майник. Для каждой группы определялась сумма



Рис. 6. Влияние мелких трав на постоянство (а) и проективное покрытие (б) майника.

проективного покрытия на площадке всех видов, входящих в эту группу. Это следующие группы: сфагновые мхи, зеленые мхи, мелкие травы, крупные травы.²

Для того чтобы выявить чистое влияние отдельных групп растений (при прочих равных условиях), выбирались только те площадки, где присутствует только одна из изучавшихся групп, растений же из других групп или очень мало, или они отсутствуют совсем. Площадки брались в ельниках на участках с одинаковой сомкнутостью крон (0.5—0.6) и расположенные одинаково относительно крон.

Данные анализа представлены на рис. 5 и 6. Воздействие на майник крупных трав и сфагновых мхов оказалось очень слабым и недостоверным, поэтому мы их не приводим. Обилие майника теснее связано

² В группу мелких трав вошли кислица, копытень, линнея, седмичник и другие виды. К крупным травам были отнесены злаки, папоротники, крупное разнотравье.

с проективным покрытием зеленых мхов ($\eta=0.58$) и мелких трав ($\eta=0.45$), чем его постоянство.

Графически эта связь представлена на рис. 5, б, 6, а, б. Средние, сравнение которых внутри дисперсионного комплекса показало недостоверную разницу, соединены на графиках пунктиром.

С увеличением проективного покрытия зеленых мхов и мелких трав майник встречается реже и проективное покрытие его также уменьшается. Видимо, это можно объяснить тем, что большинство видов из группы мелких трав обитает в подстилке, там же, где и майник, и здесь может иметь место конкуренция за пищу и влагу, что и приводит к падению обилия майника. Отрицательное влияние на майник зеленых мхов вызвано неблагоприятным для майника водно-воздушным режимом под «войлоком» зеленых мхов.

Таким образом, майник двулистный обладает широкой экологической амплитудой. Практически он может расти во всех исследованных нами условиях почвенного питания. Исключением являются местообитания с малым содержанием азота в подстилке (до 2 мг на 100 см³ почвы), крайне кислой реакцией почвенного раствора (рН ниже 3.1). Наибольшего проективного покрытия он может достигать при средней сомкнутости крон, на участках с небольшим покрытием мелких трав и зеленых мхов, при средних значениях содержания калия и фосфора в подстилке.

ЛИТЕРАТУРА

- И патов В. С., Л. А. Кирикова, Т. Н. Линдеман. 1966. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова. Ботан. журн., т. 51, № 8.
- Кирикова Л. А., И. В. Спрингель. 1966. К изучению экологии *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt. Тез. докл. конференции «Механизмы биологических процессов», Л.
- Крылова М. И. 1953. Подземные органы некоторых лесных травянистых растений в различных типах леса. Тр. Брянск. лесохоз. инст., т. VI.
- Плохинский Н. А. 1960. Дисперсионный анализ. Новосибирск.
- Саркисова-Федорова О. В. 1929. К биологии травяного покрова еловых лесов. Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М.
- Metsavaainio K. 1931. Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. Ann. Bot. Soc. Zoolog.-Botanic. Fennicae Vanamo, Bd. 1, N. 1.