

УДК 581.524.44

ВЛИЯНИЕ СКВОЗИСТОСТИ ПОЛОГА ДРЕВОСТОЯ НА ХАРАКТЕР НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ЗЕЛЕНОМОШНО-ЛИШАЙНИКОВЫХ СОСНЯКАХ

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

Исследовалась зависимость напочвенного покрова зеленомошно-лишайниковых сосняков от сквозистости древостоя — фактора, определяющего световой и гидротермический режимы под пологом леса. Выявлены различия в поведении основных компонентов: зеленых мхов, кустистых лишайников, кустарничков и пр. Теснота связи с исследуемым фактором рассматривалась в зависимости от условий рельефа и возраста древостоя.

В комплексе экологических факторов, влияющих на распределение видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов в лесных фитоценозах, существенную роль играют световой и гидротермический режимы. Вместе с тем как световой и термический режимы, так и распределение осадков под пологом леса теснейшим образом связаны со сквозистостью древесного полога (Цельникер, 1969; Ипатов и др., 1979). В сущности, сквозистость является в этих условиях комплексным фактором, вполне надежно характеризующим экологическую обстановку под пологом леса. Задачей настоящей работы являлось установление зависимости напочвенного покрова непосредственно от сквозистости.

Исследования проводились в зеленомошно-лишайниковых сосняках на северо-восточном побережье Ладожского озера (Олонецкий район Карельской АССР). Сосняки здесь произрастают на дюнах, вытянутых в виде гряд вдоль берега озера полосой до 1 км. Увлажнение почвы обеспечивается только за счет атмосферных осадков. Материалом послужили 700 геоботанических описаний напочвенного покрова на площадках 0,1 м². Исследованием охвачен достаточно широкий возрастной спектр сосняков — от 15 до 100—120 лет. Напочвенный покров образован сравнительно небольшим числом видов, но довольно разнообразен по набору их комбинаций. Основными компонентами являются прежде всего зеленые мхи (*Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hypnum splendens*, *Pleurozium schreberi*), кустистые лишайники (главным образом *Cladonia rangiferina* и *Cl. sylvatica*), кустарнички (вереск *Calluna vulgaris*, вороника *Empetrum nigrum*, толокнянка *Arctostaphylos uva-ursi*, брусника *Vaccinium vitis-idaea*, черника *V. myrtillus*), а также виды пионерных стадий зарастания (бокальчатые кладонии и мхи *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*). Из трав значительное участие принимает лишь овсяница овечья (*Festuca ovina*).

Сквозистость определялась специальным прибором (Ипатов и др., 1979). Здесь она колеблется в весьма широких пределах — от 25 до 95%, чаще 50—55%. Это практически весь возможный диапазон сквозистости древостоя для соснового леса. Однако крайние градации фактора пришлось исключить из анализа по следующим причинам. Низкая сквозистость (20—30%) оказалась представленной слишком малым числом наблюдений, она действительно очень редко встречается в сосняках, это уже уровень сквозистости елового леса. Что же касается участков с высокой сквозистостью, то это в основном вырубки, т. е. места, сравнительно недавно осветленные. Напочвенный покров еще сохранил черты прежних условий.

Основным методом обработки материала явился корреляционно-регрессионный анализ, позволяющий определить форму и тесноту связи. Важным моментом является выбор признаков, подлежащих учету и определяемых целями исследования. При изучении связи отдельных видов или их комбинаций с условиями среды возможна постановка по крайней мере двух различных задач, решение которых требует специальной методики:

1. Определение степени приуроченности исследуемых объектов к тем или иным градациям фактора. Получаемая в этом случае картина является результатом всех

взаимодействий, имеющих место в реальной обстановке. Здесь возможен обычный дисперсионный анализ для качественных и количественных признаков с использованием всего материала. При этом теснота связи с отдельными факторами может быть небольшой, а линии регрессии изломанными, так как накладывается влияние многих других факторов. Следует сделать оговорку: влияние сравнительно сильно действующего фактора может проявиться и здесь при достаточном большом материале.

2. Выявление собственно влияния фактора. Провести анализ на выровненном фоне, при прочих равных условиях, возможно лишь в опыте. При использовании массового материала для элиминации других факторов, способных существенно исказить картину, нами применены некоторые методические приемы. Кроме обычного, был проведен дисперсионный анализ, где в расчет принимались лишь максимальные значения проективного покрытия, которые расположены выше верхнего дециля в ранжированных рядах каждой градации фактора. Кроме того, степень влияния фактора можно определить по градициям, которые соответствуют экстремальным значениям признака (два или три в зависимости от формы линии регрессии), имея в виду, что именно эти градации оказывают самое сильное влияние. Иногда наблюдается несоответствие между уровнем связи и характером линии регрессии, которое снимается изображением на графике доверительного интервала средних.

Общая картина поведения основных групп и видов в условиях разной сквозистости древостоев представляется следующим образом.

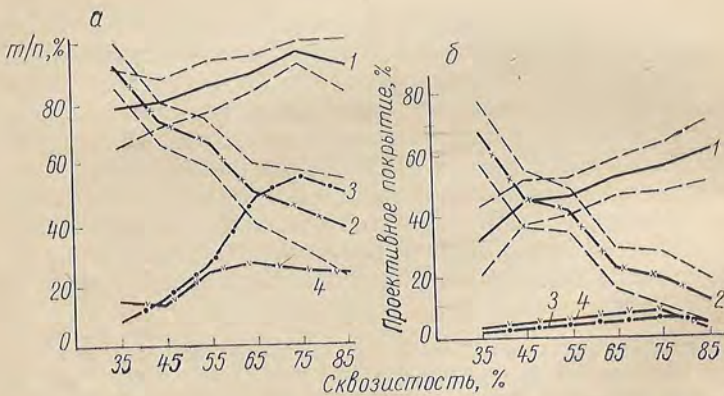


Рис. 1. Связь постоянства (а) и проективного покрытия (б) основных групп напочвенного покрова со сквозистостью древостоев: 1 — кустистые лишайники, 2 — зеленые мхи, 3 — бокальчатые кладонии, 4 — пионерные мхи. Пунктиром показан доверительный интервал средних $(\bar{X} \pm t S_{\bar{X}})$.

Прежде всего, о диапазоне сквозистости, где могут расти основные компоненты напочвенного покрова. Оказалось, что все они, за исключением двух кустарничков (вороники и черники), могут быть встречены при любых значениях сквозистости, т.е. имеют широкие амплитуды. Однако их основные фитоценологические показатели — постоянство и обилие (проективное покрытие) — заметно меняются в зависимости от выраженности исследуемого фактора (рис. 1—2). Линии регрессии очень четкие и позволяют совершенно определенным образом оценить реакцию на изменение фактора. У синузии зеленых мхов, брусники и вороники снижается и постоянство, и проективное покрытие с увеличением сквозистости древостоев. Кустистые и бокальчатые лишайники, толлокнянка, овечья овсяница, напротив, чаще встречаются и в большем обилии при высоких значениях сквозистости. Группа пионерных мхов ведет себя индифферентно, впрочем, их поведение оценить довольно трудно ввиду малых значений проективного покрытия. Вереск примерно с равной частотой встречается при всех значениях сквозистости, однако его покрытие резко увеличивается при осветлении. Рассмотрен-

ные виды и синузии различаются также величиной изменений обилия. Так, если зеленые мхи резко снижают свое участие в напочвенном покрове при увеличении сквозистости (их проективное покрытие падает с 70 до 10%), то изменение обилия кустистых лишайников не столь значительно — от 30 до 60%.

Рассматривая линии регрессии мхов и лишайников, нетрудно заметить, что эти две группы как бы дополняют друг друга. Они действительно оказались очень тесно отрицательно связанными между собой — теснота связи их проективного покрытия в старых, мало нарушенных сосняках очень высока ($\eta^2=0,70$). Интересно отметить еще одну де-

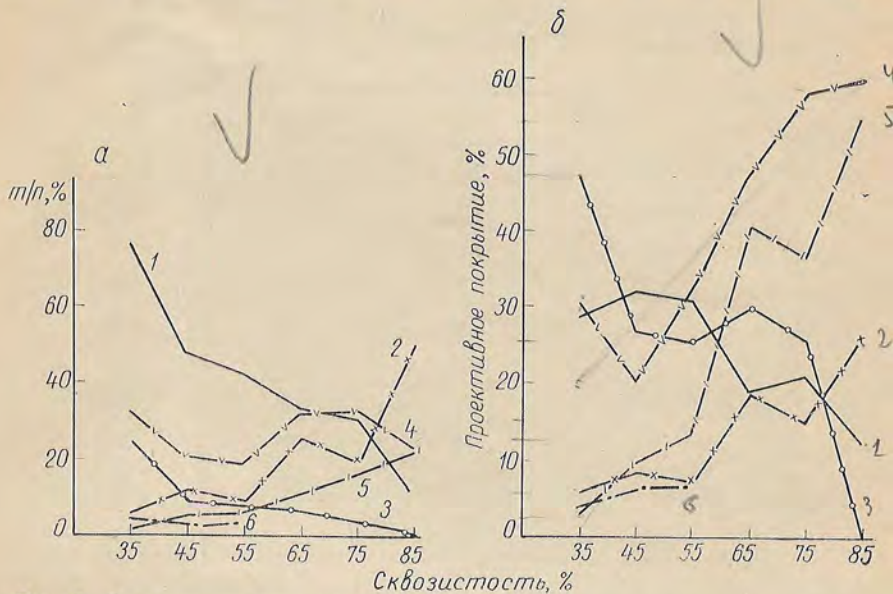


Рис. 2. Связь постоянства (а) и проективного покрытия (б) кустарничков и трав со сквозистостью древостоя:

1—*Vaccinium vitis-idaea*, 2—*Festuca ovina*, 3—*Empetrum nigrum*, 4—*Calluna vulgaris*, 5—*Arctostaphylos uva-ursi*, 6—*Vaccinium myrtillus*.

таль — с увеличением сквозистости общее проективное покрытие падает со 100 до 75% (взята сумма покрытий всех групп растений).

Сопоставление линий регрессии показывает, что почти для всех видов и синузий характерно совпадение зон высокого постоянства и высокого обилия. Такое явление отмечается (Лопатин, 1971; Кирикова, 1975) для видов с большой конкурентной способностью, позволяющей обеспечить господство в наиболее благоприятных для них условиях. Так, синузия зеленых мхов чаще и в большем обилии встречается в более затененных местах. Однако совпадение зон оптимумов наблюдается и у видов (например, толокнянка, овечья овсяница), которые трудно отнести к сильным конкурентам. В этом случае причиной совпадения центров служит отсутствие конкуренции в результате экологической разобщенности видов. Например, вороника, вид, который мог бы выступить в роли конкурента по отношению к другим кустарничкам, занимает иную экологическую нишу.

Теснота связи, определенная в дисперсионном комплексе, показана в табл. 1, где приведены разные варианты расчета. Обычный расчет с использованием всего имеющегося материала показал, что влияние

этого, как уже отмечалось, комплексного по своему содержанию фактора нельзя признать сильным. Значения η^2 колеблются от 0,02 до 0,16, причем зеленые мхи сильнее реагируют, более зависят от сквозистости древостоя, нежели кустистые лишайники. При использовании максимальных значений проективного покрытия теснота связи существенно увеличивается. Здесь, как было уже сказано ранее, выявляется поведение вида в идеальных условиях, приближенных к опыту.

Таблица 1
Теснота связи (η^2) основных компонентов напочвенного покрова со сквозистостью полога древостоя

Синузии и виды	Постоянство	Проективное покрытие	
		все значения	выше верхнего дециля
Зеленые мхи	<u>0,09</u>	<u>0,16</u>	<u>0,70</u>
Кустистые лишайники	<u>0,03</u>	<u>0,05</u>	<u>0,70</u>
Бокальчатые лишайники	<u>0,11</u>	<u>0,12</u>	0,33
Группа пионерных мхов	0,02	<u>0,03</u>	0,31
Вереск	<u>0,04</u>	<u>0,07</u>	<u>0,46</u>
Брусника	<u>0,09</u>	<u>0,08</u>	<u>0,34</u>
Вороника	<u>0,03</u>	<u>0,02</u>	<u>0,16</u>
Толокнянка	<u>0,02</u>	<u>0,04</u>	<u>0,49</u>
Черника	0,02	0,02	0,08
Овсяница овечья	<u>0,07</u>	<u>0,09</u>	<u>0,55</u>

Примечание. Здесь и в других таблицах подчеркнуты достоверные значения η^2 .

Влияние сквозистости зависит также от иных сопутствующих факторов и может по-разному проявляться в зависимости от обстоятельств. Одним из факторов, способных исказить картину влияния сквозистости, является такой мощный перераспределяющий фактор, как рельеф. При одной и той же сквозистости микроклиматические условия могут заметно различаться в разных элементах рельефа: поэтому мы исследовали влияние сквозистости отдельно на плато, северных и южных склонах.

Теснота связи (табл. 2) оказалась столь же низкой, как и в первом случае, что явилось несколько неожиданным, так как предполагалось увеличение тесноты связи зеленых мхов в первую очередь на южных склонах и отчасти на плато, где для них складывается неблагоприятная экологическая обстановка и напочвенный покров, казалось бы, больше зависит от сквозистости. Вместе с тем линии регрессии (рис. 3) показали, что существуют различия в отношении к сквозистости основных компонентов напочвенного покрова в зависимости от характера рельефа. Так, кустистые лишайники, которые слабо реагируют на изменение сквозистости, имеют примерно одинаковое или близкое постоянство как на плато, так и на северных и южных склонах при всех значениях исследуемого фактора. Зеленые же мхи одинаково часто можно встретить в любых элементах рельефа лишь в условиях самой малой сквозистости (35%), постоянство их здесь 85—90%, а затем с ростом сквозистости оно сильно падает на южных склонах (с 80 до 20%), несколько меньше на плато и совсем незначительно (с 80 до 65%) на северных

склонах. Сходная картина наблюдается и при изменении проективного покрытия.

Как уже было показано, диапазон сквозистости, в пределах которого могут существовать мхи и лишайники, в значительной мере перекрывается. Поэтому для проявления влияния исследуемого фактора требуется время, в течение которого формируется относительно стабильный напочвенный покров, а основные компоненты — зеленые мхи и кустистые лишайники — в результате экологических и ценотических отношений занимают оптимальные для себя ниши. В связи с этим было

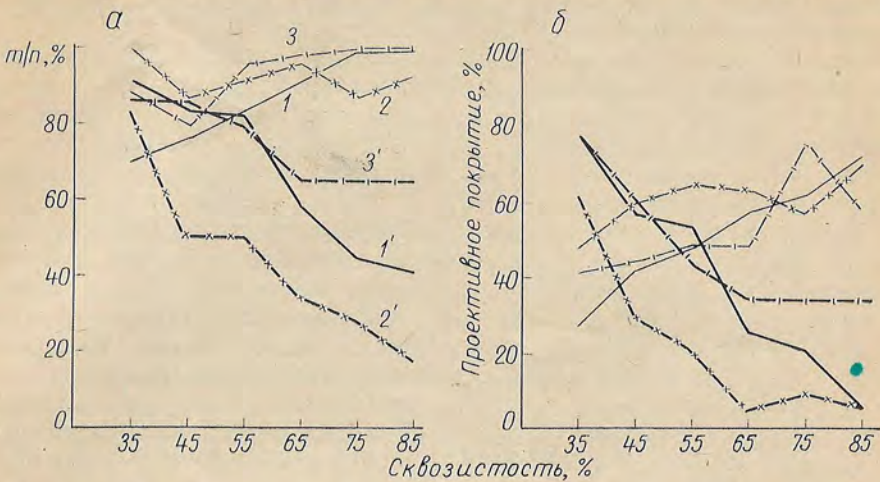


Рис. 3. Связь постоянства (а) и проективного покрытия (б) зеленых мхов (1', 2', 3') и кустистых лишайников (1, 2, 3) со сквозистостью в разных элементах рельефа:

1 — плато, 2 — южный склон, 3 — северный склон.

проведено исследование влияния сквозистости на мохово-лишайниковый покров отдельно в пределах древостоев одного класса возраста.

Таблица 2

Теснота связи (η^2), постоянства и проективного покрытия зеленых мхов и кустистых лишайников со сквозистостью полога в разных элементах рельефа

Рельеф	Зеленые мхи		Кустистые лишайники	
	Постоянство	Проективное покрытие	Постоянство	Проективное покрытие
Плато	0,13	0,15	0,05	0,06
Северный склон	0,04	0,04	0,07	0,05
Южный склон	0,11	0,17	0,01	0,02

Этому предшествовало выяснение вопроса, как меняется сквозистость древостоев в зависимости от их возраста. Каждый из шести выделенных классов возраста охарактеризован средней величиной и амплитудой сквозистости (рис. 4); границы определялись по средним из значений, отсекаемых нижним и верхним децилями. Рассматривая изменение сквозистости с возрастом древостоя, можно сделать следующие выводы. Обращает на себя внимание сужение амплитуды. Если для молодых сосняков характерен довольно широкий диапазон сквозисто-

сти, то после 40 лет она колеблется в более узких пределах, а в древостоях старше 100 лет стабильно держится на уровне 50%. Кроме того, при сравнении средних наблюдается закономерный сдвиг от осветленных молодых древостоев к более затененным средневозрастным, а затем вновь в сторону осветления. Самыми затененными оказываются сосняки в возрасте 40—60 лет. Абсолютные значения средней сквозистости меняются не столь значительно, но отчетливо проявляется та же закономерность изменения. Такой ход кривой вполне согласуется с общей закономерностью формирования древостоя. Был проведен дисперсионный анализ связи сквозистости и возраста древостоя: она оказалась достаточно тесной ($\eta^2=0,32$) и достоверной.

В связи с этим выявление связи напочвенного покрова со сквозистостью было проведено отдельно в древостоях разного возраста в пределах одного и того же диапазона сквозистости (30—70%). Условия рельефа также были одинаковы: взяты лишь участки на плато. Результаты дисперсионного анализа приведены в табл. 3. Оказалось, что теснота связи мохово-лишайникового покрова со сквозистостью неизменно увеличивается с возрастом древостоя. Это вполне объяснимо биологически. В молодых сосняках формирующийся напочвенный покров более подвержен действию случайных факторов. Здесь бурно идут сукцессионные процессы; в напочвенном покрове, с одной стороны,

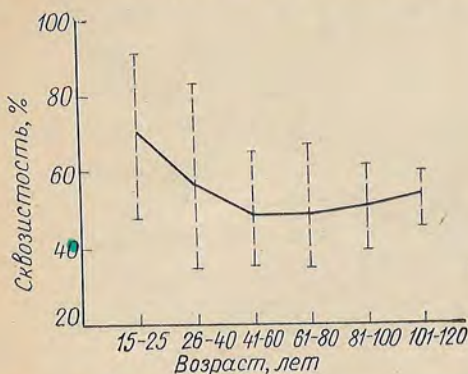


Рис. 4. Изменение амплитуды и средней сквозистости с возрастом древостоя.

велико участие пионерных видов, с другой — часто можно видеть следы прошлого. Все это создает большую пестроту напочвенного покрова. Так, 125 описаний в сосняке 15—18 лет представили 24 типа комбинаций доминирования основных групп растений. Здесь можно найти и пятна с преобладанием зеленых мхов или только кустистых лишайников, с большой примесью бокальчатых кладоний или их полным отсутствием и т. д. Понятно, что на этой стадии развития древостоя роль сквозистости не может проявиться. С увеличением возраста связь закономерно возрастает.

Таблица 3

Теснота связи (η^2) проективного покрытия зеленых мхов и кустистых лишайников со сквозистостью полога в зависимости от возраста древостоя

Синузия	Возраст древостоя, лет			
	до 25	26—40	41—60	61—80
Зеленые мхи	0,01	<u>0,11</u>	<u>0,11</u>	<u>0,18</u>
Кустистые лишайники	0,03	0,07	<u>0,13</u>	<u>0,16</u>

Существует еще один фактор, оказывающий влияние на формирование мохово-лишайникового ковра и тем самым затрудняющий правильную оценку роли сквозистости. Это — наличие кустарничков, преж-

де всего крупных кустов вереска, куртин вороники, заметно меняющих экологическую обстановку вблизи себя (Коржицкий, 1975; Злобин, 1976; Gimingham, 1978). Они могут способствовать поселению и разрастанию зеленых мхов даже в условиях высокой сквозистости древостоя. С целью проверки этого предположения была рассчитана связь проективного покрытия зеленых мхов и вереска при разном уровне сквозистости. При сквозистости 45—95% теснота связи η^2 составила 0,50. Если взята более высокая сквозистость (более 70%), т. е. исключены участки, где мхи могут расти и без участия вереска, теснота связи несколько увеличивается ($\eta^2=0,57$). И, наконец, взяты участки со сквозистостью более 70%, но менее 90%. В данном случае исключаются и участки с очень высокой сквозистостью, где даже вереск не может «помочь» зеленым мхам. Здесь связь оказалась самой высокой ($\eta^2=0,74$). Отсюда следует вывод, что на участках с высокой сквозистостью вереск, создавая дополнительное притенение, способствует проникновению зеленых мхов. Поэтому при оценке влияния сквозистости на напочвенный покров следует исключать описания с заметным участием кустарничков, особенно при больших значениях сквозистости.

Таким образом, сквозистость древостоя играет существенную роль в формировании напочвенного покрова соснового бора. Основные компоненты его обнаружили разную реакцию на изменение этого фактора. На тесноту связи влияют сопутствующие факторы (наличие кустарничков, возраст древостоя), что необходимо учитывать при анализе. Наиболее тесная зависимость характерна для старых сосняков, где уже сформировался относительно стабильный напочвенный покров.

Биологический научно-исследовательский институт
Ленинградского госуниверситета
имени А. А. Жданова

Поступила в редакцию
17 июля 1979 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Злобин Ю. А. К характеристике пространственной изменчивости экологических условий на вырубках. — Экология, 1976, № 3, с. 91—94.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибилов В. П. Сквозистость древостоев; измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса. — Бот. журнал, 1979, 64, № 11, с. 1615—1624.
- Кирикова Л. А. Эколого-фитоценологическая характеристика некоторых видов травяно-кустарникового яруса елового леса. Автореф. канд. дисс. ЛГУ, 1975.
- Коржицкий В. Д. Влияние верескового покрова в сосняках в связи с применением азотных удобрений. — Уч. зап. Петрозаводского ун-та, 1975, т. 22, № 3, с. 28—55.
- Лопатин В. Д. Закономерности развития болот и лугов и их связь с режимом влажности почв. Автореф. докт. дисс. Петрозаводск, 1971.
- Цельникер Ю. Л. Радиационный режим под пологом леса. М.: Наука, 1969.
- Gimingham C. H. Calluna and its associated species: some aspects of coexistence in communities. — Vegetatio, 1978, 36, № 3, p. 26—30.