

БОТАНИКА

УДК 581.526.42

*В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова***К ИЗУЧЕНИЮ ДИНАМИКИ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА
В ЗЕЛЕНОМОШНО-ЛИШАЙНИКОВОМ СОСНЯКЕ**

В условиях Северо-Запада СССР на бедных песчаных почвах с низким уровнем грунтовых вод развиваются сосняки как с лишайниковым покровом, так и со сплошным зеленомошным. Между ними наблюдаются все переходы: это либо мозаичный покров с крупными пятнами зеленых мхов и кустистых лишайников, либо мелкокрапчатый, по выражению А. А. Ниценко, зеленомошно-лишайниковый ковер. Экологические условия (рельеф, характер почвы) здесь одинаковы, и, следовательно, наблюдаемые варианты покрова вызваны иными причинами. Ранее проведенные исследования показали, что причиной доминирования то одного, то другого типа напочвенного покрова может быть разное количество солнечной радиации, проникающей под полог леса; последняя регулируется сомкнутостью крон, точнее сквозистостью полога, а также притенением кустарничковым ярусом, если он развит. Амплитуды сквозистости, в пределах которых встречаются зеленые мхи и кустистые лишайники, довольно широки и перекрываются, однако наблюдаются противоположные тенденции в изменении обилия этих компонентов в зависимости от указанного фактора [Ипатов В. С., Кирикова Л. А., 1981]. Поскольку сквозистость закономерно изменяется с возрастом насаждения, можно предположить, что лишайниковые и моховые сосняки представляют собой стадии, последовательно сменяющие друг друга в едином динамическом процессе. Если это предположение справедливо, то необходимо внести коррективы в типологию, объединив лишайниковые и зеленомошные сосняки в указанных условиях в один тип леса. Кроме того, это разнообразие может представлять собой различные состояния сообществ одного типа при отклонениях от нормального хода развития. Так, всякое изреживание древостоя (вырубки, выпадение старых деревьев, пожары), сопровождающееся осветлением, приводит к появлению и разрастанию кустистых лишайников. Пятнистость напочвенного покрова в большой мере обусловлена неравномерностью древостоя, групповым размещением деревьев.

Наблюдать динамику напочвенного покрова в естественной обстановке весьма сложно, так как для этого требуется длительное время. Обращает на себя внимание, что в лишайниковых сосняках при высокой сквозистости древостоя нередко в виде узкой полосы, вытянутой вдоль упавшего ствола, появляются зеленые мхи, находя здесь оптимальные условия. Это обстоятельство и привело к мысли поставить эксперимент, позволяющий определить условия появления и разрастания моховой синузны, спровоцировать, ускорить и проследить смену

лишайникового ковра моховым. Это и явилось задачей данного исследования.

Прежде всего был проведен рекогносцировочный учет напочвенного покрова вблизи упавших на землю стволов сосен. Обследовано 100 стволов. Чтобы определить длительность воздействия, каждому дереву условно по степени разрушенности присвоен ранг: 1 — без признаков разрушения, 2 — кора обваливается, незначительное разрушение древесины, 3 — кора полностью обвалилась, явные признаки разрушения древесины. Учитывались элемент рельефа, где расположен ствол, и сторона света, к которой обращена учетная площадка. Каждый ствол размечался на отрезки по диаметру: до 10 см, 11—20 см и выше 20 см, которые и явились единицей учета. Например, если по диаметру ствол делился на два отрезка, то проводя учет с двух сторон от него, мы получаем 4 учетных единицы. Вдоль каждого выделенного отрезка определялась длина полоски зеленых мхов в процентах от длины отрезка. Результаты наблюдений представлены на рис. 1. Совершенно очевидно, что моховая синузия лучше развивается в условиях большего затенения с северной стороны ствола, у стволов с большим диаметром, на склонах северной экспозиции. Естественно, что чем дольше лежит дерево, тем сильнее развита моховая синузия.

В целях более детального исследования процесса замещения лишайников мхами в 1975 г. был заложен следующий опыт. В редкостойном лишайниковом сосняке (дюны северо-восточного побережья Ладожского озера) было выбрано обширное «окно». Сосняк 100—

120 лет, сомкнутость крон 0,3—0,4, сквозистость в окне 88%.* В напочвенном покрове господствуют кустистые лишайники, в основном *Cladonia arbuscula*, *Cl. rangiferina*, общее проективное покрытие 100%, местами встречаются ничтожные вкрапления *Dicranum polysetum*. В центре окна были положены два отрезка стволов сосен длиной 4,25 и один ствол 2,1 м, их диаметр 30—35 см, направление восток — запад. С северной стороны отмечены непосредственно примыкающие к стволам прямоугольные площадки размером 0,7×1,5 м, всего у трех стволов 15 площадок. На 5 площадках лишайниковый покров оставлен нетронутым, на 10 удален до минерального горизонта, из них половина оставлена без покрова, на 5 других пересажен моховой ковер с господством *Pleurozium schreberi*, взятый с соседнего участка. Площадки разного типа чередуются, порядок их взаимного расположения можно видеть

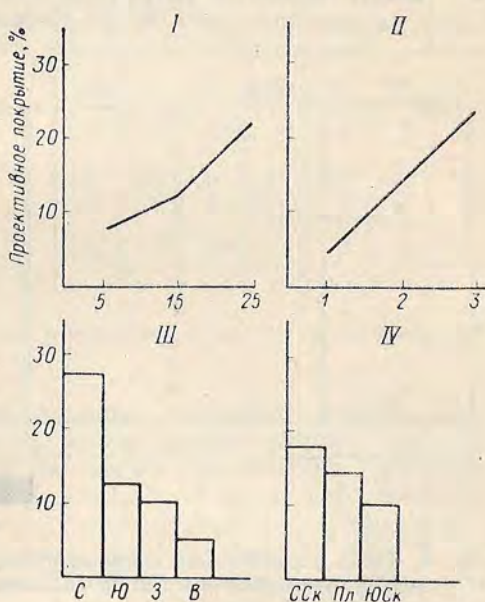


Рис. 1. Развитие зеленого мха в зоне влияния лежащих стволов в зависимости от ряда факторов.

I — диаметр ствола, см; II — длительность воздействия: 1—3 — ранг степени разрушенности ствола; III — ориентированность по отношению к странам света; IV — элемент рельефа: ССк — северный склон, Пл — плато, ЮСк — южный склон.

* Характеристика этого параметра и методика определения приведены в работе [Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П., 1979].

на рис. 2. На этих площадках проводилось изучение микроклиматических особенностей, оценивались жизненное состояние компонентов напочвенного покрова, изменения в соотношении обилия видов, темпы зарастания оголенного субстрата. Исползованная методика приведена далее.

Микроклиматические наблюдения проводились в точках (они показаны на рис. 2), которые выбраны таким образом, чтобы характеризовать зоны с разным влиянием ствола: непосредственно у ствола, на расстоянии 10 см от него и на фоне (100 см от ствола). Учету подлежали освещенность, влажность воздуха и температурный режим. Все наблюдения проводились круглосуточно в течение 3 дней (конец июня — начало июля) в ясную и облачную погоду. Освещенность измерялась люксметром типа Ю-16 ежечасно в каждой точке в 5-кратной

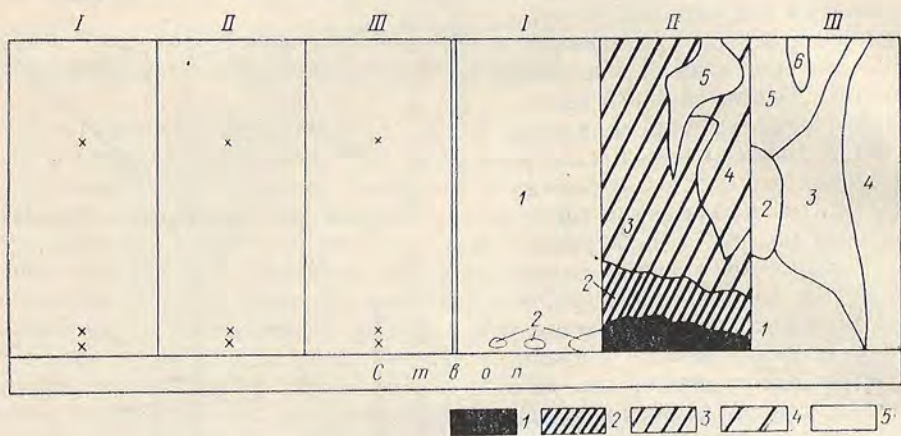


Рис. 2. Схема расположения опытных площадок; характер покрова в 1980 г. Звездочкой отмечены зоны, где проводились микроклиматические наблюдения.

I — лишайниковый покров (естественный): 1 — кустистые лишайники; 2 — зеленые мхи; II — моховой покров (пересадка). Зоны жизненного состояния: 1 — ярко-зеленый, высокий мох, пр. покр. 100%; 2 — желто-зеленый, пр. покр. 100%; 3 — низкий с отдельными отмершими веточками, пр. покр. 90%; 4 — низкий, пр. покр. живого мха 50%; 5 — полностью отмерший; III — зарастание оголенной площадки: 1 — пр. покр. 90%, преобладает *Ceratodon purpureus*; 2 — пр. покр. 20%, преобладает *Cladina arbuscula*; 3 — пр. покр. 10%, *Dicranum polysetum*; 4 — пр. покр. 75%, преобладает *Polytrichum juniperinum*; 5 — пр. покр. 85%, преобладают *P. juniperinum* и *Cl. arbuscula*; 6 — пр. покр. 100%, преобладает *Cl. arbuscula*.

повторности. Температура измерялась электротермометрами ТЭТ-2 и ПТЭТ каждый час в 3-кратной повторности на оголенной почве и на поверхности напочвенного покрова, а также внутри мохового и лишайникового ковров. Кроме того, с помощью искусственного дождевания изучалось перераспределение осадков в зависимости от удаленности от ствола. Цифровой материал обработан статистически: для оценки достоверности различия использовался метод парного сравнения (в расчет принимались разницы, полученные между средними разных зон в один и тот же срок измерения). При обсуждении результатов использованы достоверные данные.

Микроклиматические наблюдения показали, что, как и следовало ожидать, лежащий ствол существенно меняет условия обитания вблизи себя, особенно в полосе тени, которая в середине лета в течение дня имеет ширину 7—20 см. Притеняющее влияние ствола проявляется в различной освещенности в разных зонах: в ясные дни средняя освещенность на оголенной площадке у ствола составляет всего 11% от освещенности фона, на расстоянии 10 см — 87%. В тех же точках на поверхности мохового и лишайникового покровов она несколько боль-

ше — соответственно 15 и 91%, что объясняется приподнятостью их на 5—7 см над почвой. Разница в освещенности сравниваемых зон во всех случаях достоверна. Освещенность может быть также характеризована сквозистостью, которая на фоне, как уже упоминалось, равна 88%, на расстоянии 10 см от ствола за счет притенения им составляет 42%, непосредственно у ствола — всего 23%. Данные по температурному режиму показаны в табл. 1. Все они согласно указывают на

Таблица 1. Влияние ствола на температурный режим

Температура	У ствола				На расст. 10 см				фон			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Средняя дневная (с 11 до 16 ч)	18	19	17	16	24	24	25	21	28	27	24	23
Средняя ночная (с 2 до 4 ч)	11	11	9	11	9	9	7	8,5	8	9	7	8
Максимальная	24	28	23	19	35	38	40	30	43	40	40	36
Кол-во часов $t > 20^\circ\text{C}$	2	4	1	—	6	7	3	4,3	7	7	7	5,3
Кол-во часов $t > 30^\circ\text{C}$	—	—	—	—	1	2	2	0,3	3	2	2	1

Примечание. 1 — без покрова, 2 — на лишайниковом ковре, 3 — на моховом ковре, 4 — внутри мохового ковра.

смягчающее температурный режим влияние лежащего ствола. Так, средняя температура под стволом в дневное жаркое время суток на $7\text{--}10^\circ$ ниже, чем на фоне. Меньше, но также достоверны различия между температурой у ствола и на расстоянии 10 см от него. У лежащего ствола температурный режим значительно стабильнее, чем на фоне. Перепады температуры (день—ночь) здесь составляют всего $5\text{--}8^\circ$, тогда как на фоне они доходят до 20° . Максимальная температура под стволом не превышала 28° , а на фоне она достигала 43° . Важной для жизнедеятельности растений является продолжительность воздействия высокой температуры: у ствола температура выше 20° в разных покровах наблюдается не более 1—4 ч в сутки, на фоне же она может держаться подряд 7 ч. Достоверных различий во влажности воздуха в разных зонах при общих колебаниях относительной влажности воздуха у поверхности почвы от 50 до 100% в среднем за сутки не обнаружено. Лишь в утренние часы (6—9 ч) и вечерние (21—24 ч) влажность припочвенного слоя воздуха оказалась всего на 1—2% выше, чем на фоне. И, наконец, замеры осадков при искусственном дождевании, проведенные с помощью воронок, закопанных в землю на разном расстоянии от ствола, показали, что минимум осадков попадает в зону, непосредственно примыкающую к стволу — 33%, на расстоянии 10 см от ствола — 83% от количества, выпавшего на фоне.

Таким образом, в зоне влияния ствола существенно меняются микроклиматические условия, они становятся в полосе тени мягче; это влияние постепенно ослабевает по мере удаления от ствола.

Теперь рассмотрим, какие изменения в напочвенном покрове наблюдались во всех зонах и типах площадок с 1975 по 1980 г. В лишайниковом каких-либо заметных изменений в облике покрова не произошло. Выявлено постоянное увеличение толщины живого ковра как в зоне влияния ствола, так и вне его, что, по-видимому, связано с какой-то тенденцией погодных условий в эти годы. Вместе с тем сравнение лишайникового ковра на фоне и у ствола показало, что разница между ними постоянно увеличивалась, и в 1980 г. лишайник на фоне ока-

зался на 13 мм выше (табл. 2). Аналогичная картина наблюдалась у найденных в районе опытного участка деревьев, упавших на землю в результате ветровала. Из 6 обследованных стволов в пяти случаях под деревьями высота лишайников достоверно была меньше на 6—

Таблица 2. Изменение мощности лишайникового покрова за 5 лет

Годы	Мощность покрова, мм		
	у ствола	фон	разница (d)
1975	37,5	37,5	0
1976	42,2	42,7	+0,5
1977	44,8	48,5	+3,7
1978	55,8	60,9	+5,1
1980	58,9	71,6	+12,7

11 мм, чем на фоне. С уверенностью объяснить это различие мы не можем. Не исключено, что в некоторой задержке роста лишайников у ствола повинны ингибиторы, вымываемые водой из разрушающейся древесины. Дополнительно в 1981 г.

был измерен прирост двух видов лишайников за последние 5 лет в окнах со сквозистостью 80% и под пологом сосны, где сквозистость 50%. Он либо не различался по величине, либо под пологом был несколько выше (табл. 3).

Таблица 3. Прирост лишайников за 5 лет в разных условиях

№ уч.	Вид	Прирост, мм		t (n = 50)
		окно	под пологом	
1	Cladina arbuscula	15,0±0,2	15,0±0,1	0
2	Cladina arbuscula	18,5±0,5	21,8±0,5	4,67
3	Cladina arbuscula	21,2±0,5	23,2±0,6	2,56
4	Cladina rangiferina	17,2±0,5	18,7±0,5	2,12
5	Cladina rangiferina	18,0±0,5	18,0±0,1	0
6	Cladina rangiferina	12,9±0,3	17,6±0,2	13,0

В зоне влияния ствола в лишайниковом покрове произошли заметные изменения в соотношении обилия видов. Здесь появились и довольно интенсивно разрастаются зеленые мхи; лишайники, напротив,

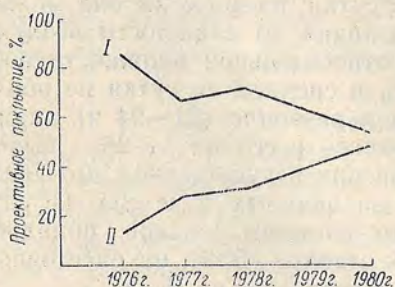


Рис. 3. Изменение проективного покрытия кустистых лишайников (I) и зеленых мхов (II) на лишайниковой площадке в зоне влияния ствола в течение 5 лет.

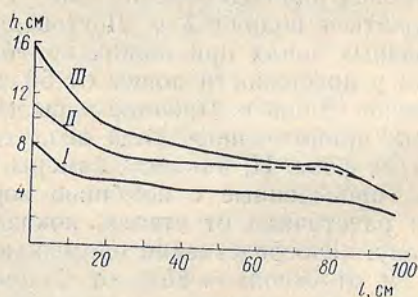


Рис. 4. Изменение высоты мохового ковра (h) и соотношения ассимилирующей (I) и отмирающей частей (II) по мере удаления от ствола (l).

I — подстилка, II — бурая часть, III — зеленая часть.

уменьшают свое проективное покрытие. Эти две группы как бы дополняют друг друга (рис. 3). Динамика проективного покрытия зеленых мхов показана в табл. 4. Общее покрытие мхов в полосе 0—15 см от ствола увеличилось за 5 лет в 3,5 раза. Темпы и характер разраста-

ния двух видов, слагающих моховой ковер, несколько различаются. Отдельные экземпляры и мелкие латочки *Dicranum polysetum* находились под лишайниковым покровом, и в первый год наблюдений их покрытие составило уже 13%, причем этот мох довольно равномерно распределен вдоль ствола. *Pleurozium schreberi* практически отсутствовал в покрове к моменту закладки опыта, через 5 лет его покрытие достигло 18%. Обращает на себя внимание, что более интенсивное разрастание мхов происходит в непосредственной близости к соседнему моховому коврику, мох как бы наползает на лишайник, теснит его.

Таблица 4. Изменение проективного покрытия зеленых мхов на лишайниковой площадке

Год наблюдения	Среднее в полосе 0—15 см	Расстояние от моховой площадки, см		
		0—10	10—20	20—30
Общее проективное покрытие, %				
1976	13,4	0,7	21,2	18,6
1980	47,9	39,3	61,0	43,5
<i>Pleurozium schreberi</i>				
1976	0,3	0,5	0,2	0,3
1980	18,4	38,3	11,8	5,2
<i>Dicranum polysetum</i>				
1976	13,1	0,2	21,0	18,3
1980	29,5	1,0	49,2	38,3

Существенные изменения наблюдаются в зеленомошном покрове. Резко дифференцировалась высота мха. Высота мохового ковра у ствола в 2,5 раза превышает высоту на фоне. Один из конкретных профилей показан на рис. 4. Изменились и другие показатели жизненного состояния мха в зависимости от удаленности от ствола. Рядом с ним и на расстоянии 15—20 см мхи сохранили зеленую окраску, на фоне же ковер побурел, лишь кое-где остались зеленые веточки. Вес мха неуклонно уменьшается от ствола к фону, где он в 3,5 раза меньше (табл. 5). Показательно изменение соотношения бурой и зеленой,

Таблица 5. Вес зеленых мхов в зависимости от расстояния от ствола

Расстояние от ствола, см	Вес (воздушно-сухой), г			Отношение бурая/зеленая
	общий	зеленая часть	бурая часть	
0—5,0	2,34	0,62	1,72	2,8
5,0—10,0	1,86	0,70	1,36	2,7
10,0—15,0	1,63	0,39	1,24	3,2
15,0—20,0	1,49	0,32	1,17	3,7
30,0—50,0	1,39	0,24	1,15	4,8
60,0—100,0	0,68	0,07	0,61	8,7

Примечание. Образцы брались в каждой зоне на площадках 5×5 см в 5-кратной повторности.

отмершей и ассимилирующей частей мха: у ствола бурая часть превышает зеленую по весу в 2,5 раза, а на фоне — в 9 раз. Здесь практически отсутствуют живые ассимилирующие веточки. На рис. 2 показано распределение по опытной площадке участков с разной жизненностью зеленых мхов. Видно, что зона «благополучия» расположена вдоль ствола, и в целом по мере удаления от него количество отмер-

шего мха возрастает. Обращает на себя внимание и то обстоятельство, что зеленый мох хуже чувствует себя со стороны оголенной площадки; там же, где моховой покров примыкает к лишайниковому покрову, жизненное состояние его лучше. Лишайник как бы прикрывает мох, смягчает условия.

Интенсивно идет зарастание оголенной площадки. За 5 лет она заросла почти полностью. В настоящее время покров имеет пятнистое сложение (см. рис. 2). В полосе, примыкающей к стволу, поселился и разросся *Ceratodon purpureus*, а также кустистые лишайники, прерывающиеся кое-где пятнами *Polytrichum juniperinum*. Зарастание лишайниками идет за счет многочисленных обломков и крошек талломов, принесенных ветром и прикрепившихся.

Подводя итоги, можно сказать следующее. В разреженных сосняках, характеризующихся высокой сквозистостью полога древостоя, независимо от возраста в напочвенном покрове господствуют лишайники. Зеленые мхи не могут существовать в этих условиях, что подтверждается наблюдениями и проведенным нами экспериментом. Причиной тому, по всей вероятности, служат высокие температуры, которые держатся длительное время и приводят к сильному нагреванию напочвенного покрова. К подобному заключению пришли В. С. Ипатов и Т. Н. Тархова [1980], исследовавшие особенности микроклимата моховых и лишайниковых синузий. При создании благоприятных условий, моделью которых служили местообитания вблизи лежащих стволов, начинают разрастаться зеленые мхи. Скорость вытеснения лишайника мхом довольно значительна — в нашем опыте под стволом лишайниковый покров сменился моховым за пять лет почти наполовину. Этот процесс и наблюдается при восстановлении древостоя на вырубках, гарях, при появлении второго яруса сосны под разрушающимся старым древостоем, в группах плотного подроста. Он идет быстрее, когда поблизости есть латочки зеленого мха, например у старых пней или лежащих стволов.

Summary

Green mosses begin their growth in thinned-out sandy-soil pine forests with the dominance of fruiticose lichens under favourable conditions. In our experiment lying free trunks under softened temperature conditions near them were taken as a model of these conditions. In 5 year period lichen cover was half supplanted by moss cover.

Литература

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова соснового бора. — Экология, 1981, № 3, с. 39—45. — Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибииков В. П. Сквозистость древостоя (измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 11, с. 1615—1624. — Ипатов В. С., Тархова Т. Н. О микроклимате местообитаний моховых и лишайниковых синузий сосняка зеленомошно-лишайникового. — Экология, 1980, № 5, с. 14—20.

Статья поступила в редакцию 13 мая 1982 г.

УДК 582.734

Е. И. Корогаева

СИСТЕМАТИКА И АНАТОМИЯ ПЛОДА РОДА ORTHURUS (BOISS.) JUZ. (ROSACEAE)

В пределах сем. розоцветных еще до сих пор имеются роды, видовой состав и систематическое положение которых многими авторами рассматриваются различно. В литературе имеется пока недостаточно