

Bd. 3, N 3; — Hustedt D. F. Die Kieselagen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete // L. Rabenhorsts Kryptogamen — Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Leipzig, 1933. Bd. VIII, Tl. 2, L. 3; 1964. Bd. VII, Tl. 3, L. 3.

Статья поступила в редакцию 18 июня 1990 г.

УДК 581.524

Вестник ЛГУ. Сер. 3. 1991, вып. 2 (№ 10)

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

#### ИЗМЕНЕНИЯ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ФИТОГЕННОМ ПОЛЕ ЕЛИ В УСЛОВИЯХ КОРНЕВОЙ ИЗОЛЯЦИИ

При изучении эдификаторного воздействия того или иного растения возникает необходимость оценить роль множества экологических факторов, трансформированных этим растением, выявить ведущие, определяющие характер растительного покрова в зоне его влияния.

Как известно, ель существенно изменяет основные экологические режимы: освещенность, влажность и химизм почвы и т. д. Помимо этого может иметь значение конкуренция со стороны корней ели. Термин «конкуренция» употреблен здесь условно, имеется в виду перехват влаги и элементов питания корнями деревьев. Система взаимоотношений древесного яруса и напочвенного покрова как партнеров, существенно различающихся своей конкурентной силой, названа нами взаимным ограничением [Ипатов В. С., Кирикова Л. А., 1980]. В литературе есть ряд публикаций, где приводятся результаты опытов с изоляцией корневых систем по влиянию этого приема на развитие подроста и растений напочвенного покрова. В отличие от этих исследований нами проводилась изоляция от древесных корней и в подкroновом пространстве ели.

Районы, где заложены опыты в 1986 г., различаются почвенно-климатическими условиями и характером растительного покрова. В Лужском районе Ленинградской области опытный участок расположен на пологом склоне коренного берега реки Луга. Почвы — подзолы гумусо-железистые. Это разреженный сосняк (сомкнутость 0,3, возраст 80 лет) с отдельными березами и елями. Травяно-кустарничковый покров мозаичный: чередуются пятна с преобладанием черники (*Vaccinium myrtillus* L.), брусники (*V. vitis-idaea* L.), ландыша (*Convallaria majalis* L.), кое-где орляка (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.). Везде присутствует лерхенфельдия (*Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur), седмичник (*Trientalis europaea* L.) и др. Синузия зеленых мхов образована *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Mich., *Hylacomium splendens* (Hedw.) V. S. G. Лишайники встречаются редко. На побережье Ладоги (Олонецкий район КАССР) опытный участок находится на первой береговой дюне. Почвы песчаные, поверхностно-подзолистые. Древостой разновозрастный, господствуют сосны высотой 10 м, возраст 35—40 лет, сомкнутость 0,5. Редко стоят крупные сосны возрастом около 200 лет с окружностью 2,5 м. В напочвенном покрове сплошной зеленый мох и обильная густая черника, ее проективное покрытие до 70%. Видовой состав беден — на опытных участках всего 5 видов сосудистых растений.

Для проведения эксперимента в двух районах было выбрано пять отдельно стоящих елей высотой 7—13 м. В их подкroновом пространстве и за его пределами были заложены площадки, где проведена изоляция от корней древесных пород, и контрольные, чтобы иметь возможность сравнить изменения, вызванные снятием конкуренции с флук-

© В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова, 1991.

туационными изменениями. Размеры площадок невелики, что определялось радиусами крон — 1,0—1,7 м. Изоляция от корней проводилась путем окопки намеченных площадок и закладки листов железа на глубину 40 см, после чего канавка закапывалась и плотно закладывалась дернинками зеленого мха. На опытных площадках заложена серия мелких площадок размером 33×33 см, где учитывались проективное покрытие каждого вида и численность надземных побегов корневищных растений. Число мелких площадок в разных вариантах равно 4—40. Как известно, при обрубке корней, снимая конкуренцию, мы вводим новый фактор — дополнительное питание в виде разлагающихся обрубленных корней. В связи с этим обстоятельством нами был организован вариант — дополнительное удобрение при наличии конкуренции (вносились основные элементы питания — азот, фосфор, калий). Учет проводился в течение трех лет после окопки в одно и то же время вегетационного периода.

Переходим к обсуждению полученных результатов.

Прежде всего о флуктуациях в годы наблюдений; о них мы судили по изменению суммарного проективного покрытия трав и кустарничков на контрольных участках. Четыре года наблюдений обнаружили типичную картину разногодичных колебаний: проективное покрытие меняется, не обнаруживая явной тенденции ни к повышению, ни к понижению. Обработка данных, приведенных в табл. 1, позволяет сказать, что в 1987 г. суммарное обилие либо уменьшилось, либо оставалось неизменным (в пределах ошибки измерения); в 1988 г. оно почти везде возрастает, а в 1989 г. представлен весь спектр возможных изменений.

Таблица 1. Изменение суммарного проективного покрытия на контрольных участках

№ ели	Вне кроны				Под кроной			
	1986	1987	1988	1989	1986	1987	1988	1989
Луга-1	24,5	17,0	49,0	30,5	7,2	18,0	28,4	21,7
Луга-2	49,9	54,3	63,7	45,7	8,1	9,2	11,4	12,4
Луга-3	42,0	38,5	55,0	75,0	27,0	27,1	34,5	43,1
Ладога-1	46,5	38,5	58,9	55,7	13,5	16,7	18,3	21,6
Ладога-2	65,0	55,3	85,2	70,3	17,3	9,0	10,3	16,7

Интересно было сравнить ход флуктуационных изменений, идущих под кроной ели и в межкрупном пространстве. О размахе колебаний дает представление отношение средней разницы проективного покрытия соседних лет к среднему значению покрытия каждого из сравниваемых участков. Для участков, расположенных под кроной, это отношение оказалось равным 23%, тогда как вне ее несколько больше — 30%. Под кроной более чем в 50% случаев проективное покрытие сравниваемых пар практически не менялось год от года; за пределами кроны такая ситуация наблюдалась лишь в 20% случаев. Можно сделать вывод, что крона ели оказывает стабилизирующее влияние на покров.

Чтобы выявить эффект снятия корневой конкуренции при сравнении окопанных и контрольных участков, следовало учесть флуктуационные колебания. С этой целью была проведена следующая довольно простая операция. Во-первых, сравнивалось проективное покрытие двух соседних лет отдельно на контрольных и окопанных участках; получилось два ряда разниц. Вторым этапом находилась алгебраическая разницa между этими рядами. К примеру, если от 1986 г. к 1987 на контроле покрытие вида увеличилось на 5%, а на окопанном — на 10%, прирост покрытия за счет окопки составил +5%. Другой пример: на контрольном участке покрытие уменьшилось на 5%, а на окопанном, напротив, увеличилось на 5%, можно считать, что окопка увеличила покрытие на 10%. Такая процедура сравнения дала наглядную картину,

что и позволило ограничиться ею, не прибегая к более сложным методам. Данные расчетов положены в основу построения кривых, представленных далее.

Рассмотрим реакцию растительного покрова на устранение корневой конкуренции. Суммарное проективное покрытие совершенно определенно увеличилось в следующем за окопкой году. Увеличение наблюдалось в 80% случаев, во второй год наблюдений эта цифра снизилась до 50%, на третий — до 37% случаев. Особенно ярко это проявилось на опытных участках в Лужском районе, где цифры соответственно равны 100, 66 и 20%. Снижение эффекта окопки можно объяснить тем, что со временем исчерпываются дополнительные питательные вещества, получаемые за счет разложения обрубленных корней. Реакция на окопку под кроной и вне ее практически одинакова. Отсутствие однозначной реакции во всех случаях можно объяснить отчасти чисто локальными условиями, но главным образом, как показали наши исследования, разным поведением видов.

Безусловно положительно реагирует на корневую изоляцию лерхсфельдия, увеличение ее проективного покрытия на окопанных участ-

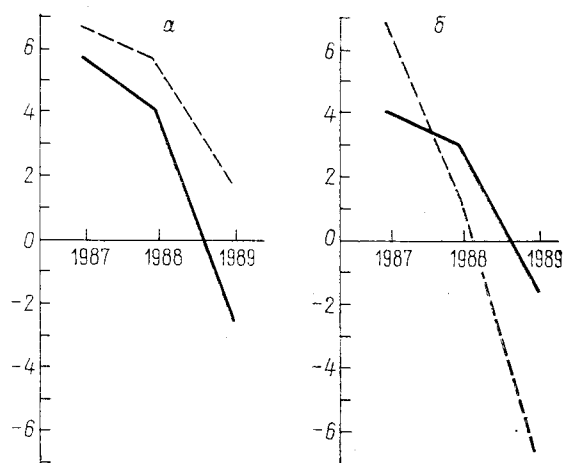


Рис. 1. Реакция на корневую изоляцию лерхсфельдии (а) и ландыша (б).

По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — разницы проективного покрытия в % между вариантами «окопка — контроль» с учетом флуктуаций. Сплошная линия — изменение под кроной, пунктирная — в межкрупном пространстве.

ках превышает флуктуационные колебания (рис. 1, а). Разницы в первый и второй годы наблюдений имеют положительные значения, а затем идет резкий спад.

Сходным образом ведет себя и ландыш (рис. 1, б). Наибольшее увеличение проективного покрытия наблюдается в первый год, затем разница между окопанными и контрольными участками, оставаясь положительной, уменьшается, а в 1989 г. становится отрицательной. Подсчет числа побегов ландыша показал, что их количество колеблется незначительно на протяжении трех лет как в опыте, так и в контроле. Учитывая флуктуационные изменения, можно сказать, что на изолированных от корней площадках число побегов в большинстве случаев уменьшается. Можно предположить, что окопка чисто механически

благодаря перерезанию корневищ приводит к нарушению побегообразования. Следовательно, отмеченное в первые годы увеличение проективного покрытия ландыша при корневой изоляции идет не за счет увеличения числа побегов, а путем увеличения размеров листа, что отмечалось в литературе [Рысин Л. П., 1969].

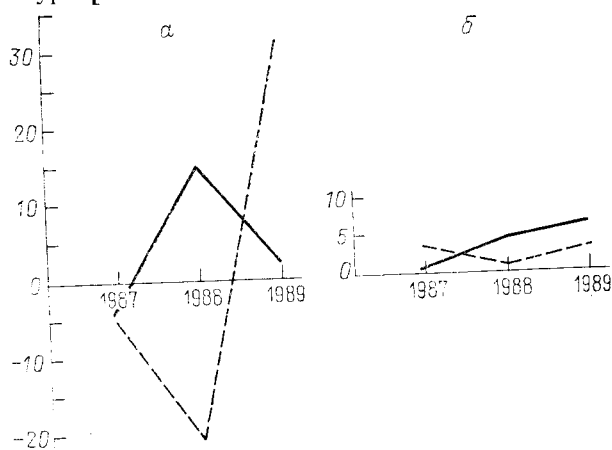


Рис. 2. Реакция на корневую изоляцию черники (а) и брусники (б).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Подобная реакция на снятие корневой конкуренции наблюдается увейника (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth) и орляка.

По-иному ведет себя черника (рис. 2, а). Здесь изменения на контрольных и опытных участках носят случайный характер, не просматривается никакой тенденции. В отличие от рассмотренных ранее видов здесь нет увеличения покрытия на следующий за окопкой год. Сходным образом реагирует и брусника (рис. 2, б), но в отличие от черники ее проективное покрытие на окопанных участках мало отличается от флуктуаций. По данным Е. В. Шавриной [1988], брусника положительно реагирует на окопку, а у черники после первоначального улучшения жизненного состояния наступает ухудшение.

Интересную и вполне определенную картину поведения при окопке показали зеленые мхи (рис. 3). Окопка отрицательно влияет на развитие синузиди зеленых мхов, особенно вне кроны. Можно предположить, что это связано с разрастанием травянистых растений, приводящим к иссушению почвы и дополнительному затенению.

Сопоставляя поведение разных видов, можно заметить определенную закономерность. Ответная реакция на корневую изоляцию зависит от характера жизненной формы. Травянистые растения быстро и положительно реагируют на снятие корневой конкуренции в отличие от кустарничков. Видимо, процессы жизнедеятельности травянистых растений протекают более интенсивно, поскольку каждый год им надо формировать запово надземную часть. На различные реакции видов травяно-кустарничкового яруса темпохвойной тайги указывал также В. Г. Карпов [1969]; им отмечается, что сугубо таежные виды лучше приспособлены к существованию в условиях корневой конкуренции, нежели неморальные.

Как уже отмечалось, окопка на фоне и под кроной дает одинаковые результаты. Подтверждением тому могут служить и приведенные ранее линии регрессии. Объяснить это в известной мере может распределение корней ели в подкромовом пространстве. Взятые в разных частях фитогенного поля образцы почвы размером  $20 \times 20 \times 10$  см были

разобраны по фракциям и взвешены. На рис. 4 видно, что корни распределены довольно равномерно в подкрупном пространстве, за исключением пристволовой части. Увеличение их у ствола связано с тем, что здесь сосредоточены более крупные корни. Заполненность же тонкими корнями примерно одинакова везде.

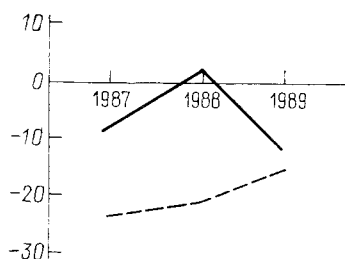


Рис. 3. Реакция на корневую изоляцию синузны зеленых мхов.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

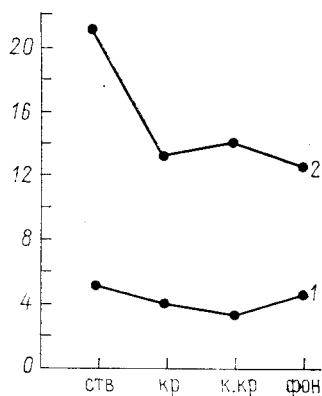


Рис. 4. Распределение корней в подкрупном пространстве ели.

По оси абсцисс — положение под кроной; по оси ординат — вес корней в граммах. 1 — корни диаметром 0,1—0,2 см; 2 — сумма всех корней диаметром до 1,0 см. ств — пристволовое пространство, кр — крона, к. кр — край кроны.

Теперь о влиянии удобрения. Эксперимент был проведен в сосняке на побережье Ладоги, где в покрове преобладают черника и брусника. Сравнение контрольных участков с удобренными не обнаружило положительной реакции на внесение питательных веществ, в ряде случаев даже снизило обилие черники и брусники, и особенно мхов.

Кроме проективного покрытия в качестве показателя ответной реакции на воздействия оценивалось жизненное состояние одного из видов — черники. Измерялись размеры листовой пластинки; поскольку отмечена корреляция между длиной и шириной листа, мы ограничились замерами длины. В табл. 2 приведены данные 1989 г., число измерений  $n=100$  в каждом варианте. Видно, что разница в длине листа невелика, однако под кроной ели она достоверно различается во всех вариантах.

Видовой состав оставался неизменным в течение всех лет наблюдений, кроме появления на окопанных площадках иван-чая (*Chamaerion angustifolium* (L.) Holub), вида, сравнительно редко встречающегося в сосняках на побережье Ладоги. Отмечено также появление при окопке нитрофильных видов [Dinic A., Mistic V., 1975].

Подводя итог, можно сделать следующее заключение. Окопка оказывает большее влияние, нежели только внесение удобрений. Это связано с тем, что в первом случае улучшаются одновременно два наибо-

Таблица 2. Размеры листьев черники в разных вариантах опыта

Вариант	Длина листа, см
Вне кроны	
контр.	2,65 ± 0,04
окоп.	2,75 ± 0,03
удобр.	2,59 ± 0,03
Под кроной	
контр.	1,84 ± 0,06
окоп.	2,49 ± 0,06
удобр.	2,19 ± 0,04

лее важных экологических фактора — влажность и режим питания. Снятие корневой конкуренции со стороны древесных пород оказывает заметное влияние в первые годы, затем положение восстанавливается. Судя по реакции видов, напочвенный покров таежных лесов довольно хорошо приспособлен к существованию под пологом древостоя.

#### Summary

Elimination of root competition by overdigging the experimental plots leads to the increase of projective cover during the first years, and later the decline is noticed. Root isolation has more influence than soil fertilization alone. The plants differ by their reactions grasses, in contrary to dwarf shrubs, show a well—marked positive reaction to digging.

#### Литература

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Функциональный подход к синузны // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 4. — Карпов В. Г. Экспериментальная фитосоциология темнохвойной тайги. Л., 1969. — Рысин Л. П. Сложные боры Подмосковья. М., 1969. — Шаврина Е. В. Эколого-фитоценологические особенности брусники (*Vaccinium vitis—idaea* L.) и черники (*Vaccinium myrtillus* L.) и прогнозирование заготовок лекарственного сырья в лесах Архангельской области: Автореф. канд. дис. Л., 1988. — Dinic A., Mistic V. Experimental study of the effects of isolation of the rootsystem of spruce-fir on the stratum of herbaceous plants in the communitie *Piceetum excelsae serbicum* on the mountain Kopaonik // Arh. biol. nauka. 1975. Т. 27, N 3—4.

Статья поступила в редакцию 26 марта 1990 г.

УДК 712.4 : 632.12 : 632.15

Вестник ЛГУ. Сер. 3. 1991. вын. 2 (№ 10)

А. К. Фролов, П. Бенешева

#### ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ

В озеленении большинства наших городов хвойные породы занимают весьма скромное место. Это отчасти объясняется их слабой устойчивостью в загрязненной среде городов. Вместе с тем нельзя отрицать большого эстетического и санитарно-гигиенического значений хвойных растений в урбанизированных ландшафтах.

То пристальное внимание, которое мы уделяем особенностям строения фотосинтетического аппарата растений разных жизненных форм в условиях городской среды [Фролов А. К., Горышина Т. К., 1982; Фролов А. К. и др., 1984; Фролов А. К. и др., 1985 и др.], объясняется ролью структуры фотосинтетического аппарата в жизнедеятельности любого вида (физиологический аспект) и возможностью судить о качестве среды по состоянию и степени редукции фотосинтетического аппарата, органа, чрезвычайно зависимого от факторов окружающей среды (индикационный аспект). В этом плане ассимилирующие органы хвойных растений, живущих в условиях городов, почти не изучены.

Объектами нашего изучения являлись наиболее распространенные виды: сосна обыкновенная (*Pinus silvestris* L.), лиственница европейская (*Larix decidua* Mill.), сосна горная (*Pinus montana* Mill.), ее стелющаяся форма. Все изучаемые породы относятся к семейству сосновых (*Pinaceae*), они достаточно традиционны и повсеместны в озеленении разных городов. Известна их разная биология и чувствительность к загрязнителям воздуха, связанная как со сроками жизнедеятельности хвои, так и с особенностями распространения [Илькин Г. М., 1971; Лайранд Н. П., 1974; Лайранд Н. П., Савенкова В. П., 1974; Якушина Э. П., 1982; Ашука Э., Раукю В., 1986; Антипова В. Г., 1979; Кулагин Ю. З., 1974; Яфасв Э. М., 1978].

© А. К. Фролов, П. Бенешева, 1991.