

Fast G. European terrestrial orchids (symbiotic and asymbiotic methods) // Orchid biology reviews and perspectives / Ed. by J. Arditti. Ithaca; London, 1982. Vol. 2. P. 309—326.

Harvais G. The development and growth requirements of *Dactylorhiza purpurella* in asymbiotic culture // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. P. 1223—1229.

Knudson L. Non symbiotic germination of orchid seeds // Bot. Gaz. 1922. Vol. 73. P. 1—25.

Stoutamire W. Terrestrial orchid seedlings // The orchids: scientific studies / Ed. by C. L. Withner. New York, 1974. P. 101—128.

Zettler L. W., McInnis T. M., jr. Propagation of *Platanthera integrilabia* (Correl) Luer, an endangered terrestrial orchid, through symbiotic seed germination // Lindleyana. 1992. Vol. 7. N 3. P. 154—161.

Zettler L. W., Barrington F. V., McInnis T. M., jr. Developmental morphology of *Spiranthes odorata* seedling in symbiotic culture // Lindleyana. 1995. Vol. 10. N 3. P. 211—216.

SUMMARY

By investigations of seed germination and cultivation of plants, a high heterogeneity was revealed among seed offsprings of 12 different plants from the same population of *Dactylorhiza maculata* s. l. in development rate and seedlings viability *in vitro*. Viable offsprings originated from the seeds from only lower and middle parts of inflorescence of 9 plants. The seeds from upper inflorescence tier of practically all the studied plants were unviable. The plants originated from different specimens varied in root differentiation time during cultivation, and differed in leaf and root length. The average morphometric data between plants from different specimens became even smooth only in 29 months of cultivation, but the heterogeneity of the offsprings of the same specimen increased. It was concluded, that the seedlings need different time to turn into formed plants during cultivation *in vitro*.

УДК 581.55

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова, И. А. Майор

ВЛИЯНИЕ *FILIPENDULA ULMARIA* (ROSACEAE) НА СОПУТСТВУЮЩИЕ ВИДЫ В ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВАХ

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA, I. A. MAJOR. AFFECTS OF *FILIPENDULA ULMARIA*
(ROSACEAE) ON THE NEIGHBOURING SPECIES IN MEADOW SOCIETIES

Санкт-Петербургский государственный университет

199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9

Тел./Факс (812) 328-14-72

E-mail: ipatov@OP5241.spb.edu

Поступила 17.11.2006

Исследована эдификаторная роль *Filipendula ulmaria* в луговых сообществах. Определена «сила влияния» *F. ulmaria* на сопутствующие виды. В качестве влияющего фактора использованы сквозистость полога *F. ulmaria* (отражающая освещенность под ее пологом), плотность ее корневой системы и опад. Состояние сопутствующих видов оценивалось проективным покрытием. Показано, что *F. ulmaria* формирует ценотическую структуру сообществ в своем фитогенном поле.

Ключевые слова: *Filipendula ulmaria*, эдификатор, фитогенное поле, сквозистость, ценотическая структура.

Взаимоотношения в растительных сообществах во многом определяются способностью растений трансформировать среду обитания. Настоящая работа относится к исследованиям, посвященным выявлению эдификаторных свойств отдельных компонентов растительных сообществ, прежде всего доминирующих. Обширную информацию можно получить, исследуя фитогенные поля растений. В литературе накоплен большой материал по фитогенным полям, частично сведенный в коллективной работе (Заугольнова и др., 1988). Большинство работ касается фитогенных полей древесных растений как удобного объекта для исследования и лишь отдель-

ные посвящены травянистым растениям. Древесная жизненная форма позволяет выявить влияние отдельной особи, у травянистых растений выделить особь не всегда возможно, речь может идти о микрогруппировках, небольших куртинах, реже отдельных особях.

В качестве объекта выбран лабазник вязолистный *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., крупное многолетнее растение, характерное для сырых лугов, заболачивающихся лесов, вырубков и опушек, часто образующее заросли по берегам ручьев и водоемов. В сообществах он часто доминирует, данные же о его средообразующей роли весьма малочисленны и отрывочны.

Сбор материала проводился в районах Северо-Запада России (Ленинградская, Тверская области).

Основным материалом для данной работы послужили 18 трансект через пятна *F. ulmaria*, на которых для описания растительности через 1 м закладывались площадки размером 50 × 50 см (1017 описаний площадок).

Дополнительно описано по 50 площадок с наибольшим покрытием лабазника (90—100 %) и на площадках, где он отсутствовал. Также описано по 20 площадок непосредственно в куртинах лабазника (отдельные особи) и рядом с ними, где он отсутствовал.

На площадках определялось общее проективное покрытие, проективное покрытие каждого из видов, общая сквозистость, сквозистость лабазника, сквозистость общая всей совокупности видов, кроме лабазника.

Поступление солнечной радиации под полог растений зависит от сквозистости (ажурности) растительного покрова (Акулова и др., 1966; Алексеев, 1976; Цельникер, 1978, и др.). Нами в лесах была выявлена близкая к функциональной зависимость освещенности от сквозистости: $\eta^2 = 0.89 - 0.98$ в зависимости от погоды (Ипатов и др., 1979). Кроме того, было показано влияние сквозистости на температурный режим под пологом древостоя, влажности воздуха и почвы. При изучении травостоев, насколько нам известно, этот показатель не используется. Нам предложен достаточно простой способ определения сквозистости травостоев (Майор, Кирикова, 2002). Для этого используется визирная рамка 9 × 9 см с делениями (рамка может иметь и иной размер, в зависимости от рамки, расположенной на земле). Визуальная рамка проецируется на наземную рамку. Сквозистость определяется по вертикали и по 4 направлениям под углом 45°. Последнее необходимо для учета бокового освещения. Сквозистость определяется как среднее по 5 направлениям. Проверка на 100 площадках показала, что более 70 % варьирования освещенности зависит от сквозистости лабазника, определенной указанным методом. В действительности, несомненно, больше, так как оценка сквозистости сопровождается большой ошибкой, которая увеличивает долю случайного варьирования. Таким образом, сквозистость можно рассматривать как параметр, формирующий существенный экологический фактор — освещенность — и в значительной мере определяющий эдификаторную роль лабазника. Кроме того, следует иметь в виду, что сквозистость отражает количество органической массы, при отмирании попадающей на почву, и развитие корневых систем (чем меньше сквозистость, тем больше опада и почва больше заполняется корнями лабазника). Существует тесная корреляционная связь между весом трав и проективным покрытием, и, естественно, со сквозистостью (Ипатов, 1962). Количество сухой надземной массы, производимой лабазником и образующей опад, велико. Сравнение сухой массы на 20 площадках с проективным покрытием лабазника 90—100 % и на 20 рядом расположенных площадках без лабазника показало, что количество органической массы в первом случае в 3—3.5 раза больше. Лабазник образует мощную корневую систему. На тех же

площадках в монолитах $20 \times 20 \times 10$ см определен объем корней. На площадках с лабазником объем корней оказался в 2 раза больше, чем при его отсутствии. Но дело не только в этом. Дернина лабазника мощная, плотная, плохо разрушается. Поэтому другие виды не могут в ней закрепиться. По нашим наблюдениям, в дернине лабазника прорастает только *Ranunculus cassubicus* (в хилом состоянии) и *Geum rivale*. Остальные виды в дернине встречались крайне редко.

Таким образом, экологическими факторами, формируемыми лабазником, могут быть освещенность, плотность корневых систем, вызывающая пространственное исключение (Василевич, 1983), опад, обогащающий почву органикой. Все они связаны со сквозистостью. Перехват осадков лабазником, по-видимому, не играет роли, поскольку места его произрастания имеют достаточно высокую влажность.

Все описания пробных площадок объединены в 3 группы, различающиеся видами-содоминантами, в качестве последних выступают *Alopecurus pratensis*, *Anthriscus sylvestris*, *Cirsium oleraceum*, *Geum rivale*, *Heracleum sibiricum*. Характеристика этих групп (микрोगруппировок) представлена в табл. 1. Всего отмечено 22 вида. Экологическая оценка увлажнения и богатства по шкалам Л. Р. Раменского (1956) и Д. Н. Цыганова (1976) одинакова во всех типах микрोगруппировок. Отметим, что морфологические описания 20 почвенных ям также оказались очень сходными.

При изучении эдификаторной роли растений вообще, а в нашем случае лабазника, основной интерес представляет ценотический эффект — влияние эдификатора (лабазника) на сопутствующие виды. В качестве влияющего фактора использована сквозистость полога лабазника, а реакция видов оценивалась проективным покрытием.

Для выявления воздействия лабазника использован дисперсионный анализ, а именно квадрат корреляционного отношения (η^2 — «сила влияния» по Н. А. Пlochинскому, 1970), представляющий долю факториального варьирования (возникающего под воздействием исследуемого фактора) от общего варьирования. Рассчитаны также сила влияния на всю совокупность видов (в таблице «общая»), вычисленная как отношение суммы факториального варьирования видов и суммы общих варьирований видов, и вклад каждого вида к сумме факториальных варьирований всех видов (Ипатов, Кирикова, 1977). Эти данные представлены в табл. 2.

Предварительно была вычислена η^2 между сквозистостью лабазника и сквозистостью всех остальных видов, определенная в виде разницы между общей сквозистостью и сквозистостью лабазника. Сила влияния лабазника оказалась очень большой ($\eta^2 = 0.86$), достоверный тренд регрессии положительный, т. е. влияние лабазника сильно отрицательное.

Рассмотрим влияние лабазника на отдельные виды (табл. 2). В целом у всех видов обнаружена отрицательная реакция. Однако влияние на некоторые виды оказалось невелико. Но это не означает, что в действительности лабазник слабо на них влияет. Такими видами являются виды с малой встречаемостью и с нешироким диапазоном пространственного покрытия. Таким образом, сказались особенности выборки.

Несомненно, на формирование проективного покрытия видов оказывает влияние не только лабазник, но и его содоминанты. Для проверки этого положения мы исключили площадки, на которых представлены виды, вносящие наибольший вклад в факториальное варьирование совокупности всех видов (колонки «вклад» в табл. 2). Это виды: в группе I — *Geum rivale* и *Heracleum sibiricum*, в группе II — *Cirsium oleraceum* и *Geum rivale*, в группе III — *Geum rivale* и *Heracleum sibiricum*. После элиминации этих видов вновь проведен расчет η^2 и обнаружено влияние лабазника на виды в более «чистом» виде, большее в 1.5—2 раза.

ТАБЛИЦА I
Характеристика микрогруппировок *Filipendula ulmaria*

Виды	Встречаемость, %			Проективное покрытие, %					
				среднее			максимальное		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Общее проективное покрытие				76	87	79	100	100	100
<i>Filipendula ulmaria</i>	100	100	100	47	70	52	100	100	95
<i>Achillea millefolium</i> L.	8	—	4	0.3	—	0.1	5	—	5
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l.	7	—	11	0.2	—	0.04	5	—	2
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	63	30	50	2.1	1.0	1.6	25	30	25
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	23	15	20	4.2	3.6	3.6	40	80	40
<i>Carex acuta</i> L.	5	—	2	0.6	—	0.1	30	—	25
<i>Centaurea phrygia</i> L.	3	—	—	0.1	—	—	10	—	—
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	4	55	24	1.1	11.7	2.4	85	85	85
<i>C. setosum</i> (Willd.) Bess.	9	6	—	0.3	0.4	—	5	10	—
<i>Galium album</i> Mill.	33	26	33	2.1	1.1	2.3	30	30	25
<i>G. boreale</i> L.	35	21	20	1.2	0.8	1.3	35	30	25
<i>Geranium pratense</i> L.	7	13	14	0.8	1.1	1.1	30	30	45
<i>G. sylvaticum</i> L.	1	5	6	6.4	0.3	0.2	5	5	5
<i>Geum rivale</i> L.	72	73	73	6.5	6.1	6.0	30	35	40
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	12	—	8	3.4	—	2.1	60	—	45
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz.	9	—	8	0.3	—	0.3	10	—	10
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	27	33	—	0.6	0.5	—	5	5	—
<i>R. cassubicus</i> L.	6	30	41	0.3	1.9	2.3	10	20	10
<i>Thalictrum flavum</i> L.	32	31	31	2.3	2.0	2.2	30	35	40
<i>Veronica longifolia</i> L.	9	12	—	0.2	0.3	—	10	10	—
<i>Vicia cracca</i> L.	68	47	58	2.1	1.4	2.0	10	7	7
<i>V. sepium</i> L.	26	10	11	0.6	0.2	0.4	15	13	15
Сквозистость (максимальная) <i>Filipendula ulmaria</i>	95	95	95						
Число видов	22	16	18						
Диаметр микрогруппировок, м	10—56	10—51	11—54						
Число площадок	400	352	265						
Увлажнение	72	73	73						
Богатство	11	11	11						

Примечание. I—III — типы микрогруппировок. Увлажнение и богатство — середина амплитуды по шкалам Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956).

Нам представляется, что более объективным может быть сравнение реакции видов, если использовать нереализованное покрытие, взяв за основу максимально возможное в данных экотопах проективное покрытие вида (Ипатов и др., 1989). Нереализованное покрытие вычислялось как разница между максимально возможным покрытием и данным проективным покрытием, деленная на максимально возможное проективное покрытие. В качестве максимального было взято наибольшее покрытие вида, встреченное в наших объектах. В этом случае структура связей оказалась такой же, но обнаружилась несколько большая сила влияния лабазника практически на все виды (табл. 2). Таким образом, выявлено значительное влияние лабазника на сопутствующие виды, но не столь большое, как можно было бы ожидать, исходя из визуальных наблюдений. Дело, по-видимому, в методике расчетов. Для дисперсионного анализа сквозистость лабазника разделялась, как это обычно делается, на классы сквозистости. Внутри каждого класса представлена амплитуда

ТАБЛИЦА 2

Сила влияния (η^2) *Filipendula ulmaria* на сопутствующие виды

Виды	По абсолютному проективному покрытию										По нерализованному проективному покрытию					
	сила влияния (η^2)						вклад				сила влияния (η^2)			вклад		
	II		III		I		II		III		I		II		III	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Achillea millefolium</i> L.	0.03	0.05	—	—	0.02	0.03	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Achemilla vulgaris</i> L. s. l.	0.04	0.05	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	0.07	0.21	0.27	0.63	0.05	0.11	0.02	0.01	0.02	0.36	0.02	0.02	0.30	0.07	0.02	0.01
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	0.23	0.48	0.19	0.34	0.20	0.46	0.08	0.17	0.04	0.12	0.04	0.13	0.19	0.29	0.10	0.06
<i>Carex acuta</i> L.	0.03	0.03	—	—	0.02	0.02	+	+	+	—	—	+	—	0.08	+	+
<i>Centaurea phrygia</i> L.	0.03	0.06	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	0.07	0.17	0.49	—	0.27	0.42	+	0.01	0.44	—	0.05	0.16	0.55	0.38	0.01	0.12
<i>C. setosum</i> (Willd.) Bess.	0.09	0.23	0.06	0.17	—	—	+	0.02	+	+	—	—	0.14	0.15	0.02	+
<i>Galium album</i> Mill.	0.06	0.18	0.20	0.43	0.23	0.38	0.02	0.07	0.05	0.24	0.07	0.22	0.11	0.34	0.03	0.08
<i>G. boreale</i> L.	0.18	0.34	0.16	0.30	0.20	0.51	0.07	0.15	0.04	0.11	+	0.19	0.22	0.18	0.06	0.03
<i>Geranium pratense</i> L.	0.20	0.03	0.21	0.48	0.24	0.27	0.01	0.04	+	0.02	+	0.02	0.32	0.22	0.31	0.04
<i>G. sylvaticum</i> L.	—	—	0.03	0.05	0.03	0.05	—	—	+	+	+	+	+	0.05	0.06	+
<i>Geum rivale</i> L.	0.21	—	0.32	—	0.29	—	0.31	—	0.27	—	0.48	—	0.33	0.42	0.28	0.33
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	0.24	—	—	—	0.28	—	0.34	—	—	—	0.23	—	0.36	0.41	0.28	0.22
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz.	0.16	0.16	—	—	0.04	0.06	+	+	—	—	+	0.01	0.27	—	0.06	+
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	0.11	0.24	0.09	0.16	—	—	+	0.02	+	+	—	—	0.14	0.14	0.02	—
<i>R. cassubicus</i> L.	0.09	0.25	0.14	0.26	0.18	0.41	+	0.02	+	+	+	0.07	0.08	0.17	0.27	0.01
<i>Thalictrum flavum</i> L.	0.22	0.43	0.24	0.43	0.26	0.48	0.05	0.15	0.03	0.10	0.03	0.11	0.37	0.25	0.32	0.07
<i>Veronica longifolia</i> L.	0.02	0.03	0.04	0.04	—	—	0.04	+	+	+	—	—	0.04	0.09	+	+
<i>Vicia cracca</i> L.	0.05	0.14	0.06	0.14	0.03	0.11	0.01	0.05	+	+	+	0.02	0.07	0.12	0.05	0.02
<i>V. sepium</i> L.	0.16	0.27	0.11	0.26	0.11	0.23	0.04	0.13	+	0.01	+	0.04	0.17	0.12	0.20	0.04
Общая	0.18	0.21	0.31	0.55	0.24	0.33	1	1	1	1	1	1	0.25	0.36	0.30	0.30

Примечание. Вклад — доля факториального варьирования вида, вызванного влиянием *Filipendula ulmaria*, от суммарного факториального варьирования всех видов. Сила влияния *Fulmaria*: общая на всю совокупность видов: I.1, II.1, III.1 — для всех видов; I.2 — исключены *Geum rivale* и *Heracleum sibiricum*; II.2 — исключены *Cirsium oleraceum* и *Geum rivale*; III.2 — *Geum rivale* и *Heracleum sibiricum*. Все значения η^2 достоверны на уровнях 0.01 и 0.05. Тренд регрессии во всех случаях положительный, т. е. влияние лабазника отрицательное.

ТАБЛИЦА 3

Сила влияния (η^2) *Filipendula ulmaria*,
 выявленная на площадях с ее максимальным проективным покрытием (90—100 %) и с ее отсутствием ($n = 50 + 50$)

Виды	Встречаемость, %	Проективное покрытие, %		Сила влияния (η^2)	Вклад
		среднее	максимальное		
<i>Achillea millefolium</i> L.	—	—	—	—	—
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. 1.	20	3.4	15	0.11	0.003
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	50	15.7	45	0.97	0.62
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	21	10.7	40	0.42	0.03
<i>Carex acuta</i> L.	—	—	—	—	—
<i>Centaurea phrygia</i> L.	—	—	—	—	—
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	28	14.6	70	0.54	0.06
<i>C. setosum</i> (Willd.) Bess.	20	7.4	45	0.17	0.01
<i>Galium album</i> Mill.	15	4.2	10	0.20	0.003
<i>G. boreale</i> L.	27	5.4	15	0.30	0.01
<i>Geranium pratense</i> L.	10	2.1	25	0.44	0.01
<i>G. sylvaticum</i> L.	5	0.7	15	0.04	+
<i>Geum rivale</i> L.	75	22.5	55	0.70	0.11
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	15	12	60	0.47	0.08
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz.	7	0.1	3	0.09	0.001
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	5	1.4	10	0.03*	+
<i>R. cassubicus</i> L.	10	2.3	20	0.31	0.005
<i>Thalictrum flavum</i> L.	24	8.6	60	0.51	0.04
<i>Veronica longifolia</i> L.	8	1.3	15	0.32	0.008
<i>Vicia cracca</i> L.	17	1.7	7	0.06	—
<i>V. sepium</i> L.	10	1.5	5	0.25	0.01
Общая				0.66	1

Примечание. * — значение недостоверно.

ТАБЛИЦА 4

Теснота связи (η^2) проективного покрытия видов с *Filipendula ulmaria* на площадках 10 × 10 см в куртинах лабазника и вне их ($n = 20 + 20$)

Виды	Встречаемость, %	Проективное покрытие, %		Сила влияния (η^2)	Вклад
		среднее	максимальное		
<i>Achillea millefolium</i> L.	—	—	—	—	—
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. 1.	—	—	—	—	—
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	80	17.1	30	0.98	0.31
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	45	24.1	55	0.68	0.06
<i>Carex acuta</i> L.	—	—	—	—	—
<i>Centaurea phrygia</i> L.	—	—	—	—	—
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	40	52.3	100	0.60	0.08
<i>C. setosum</i> (Willd.) Bess.	10	40.1	90	0.86	0.05
<i>Galium album</i> Mill.	38	6.7	15	0.43	0.02
<i>G. boreale</i> L.	34	3.4	10	0.66	0.03
<i>Geranium pratense</i> L.	5	2.5	10	0.56	0.02
<i>G. sylvaticum</i> L.	—	—	—	—	—
<i>Geum rivale</i> L.	75	19.8	40	0.82	0.23
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	12	25.3	95	0.84	0.06
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz.	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 4 (продолжение)

Виды	Встречаемость, %	Проективное покрытие, %		Сила влияния (η^2)	Вклад
		среднее	максимальное		
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	—	—	—	—	—
<i>R. cassubicus</i> L.	4	0.7	20	0.46	0.01
<i>Thalictrum flavum</i> L.	15	31.2	85	0.89	0.09
<i>Veronica longifolia</i> L.	—	—	—	—	—
<i>Vicia cracca</i> L.	5	1.5	5	0.32	0.006
<i>V. sepium</i> L.	—	—	—	—	—
Общая				0.79	1

значений сквозистости. Проективные покрытия видов, разнесенные по классам сквозистости лабазника, соответствуют не одному значению сквозистости, а разным. В результате при расчете случайного (внутриклассового) варьирования в него оказывается включенной и часть факториального варьирования, вызванного амплитудой сквозистости. В итоге суммарно факториальное варьирование оказывается меньше реального, что снижает значение η^2 . Учитывая это обстоятельство, мы вычислили η^2 в двух разных выборках.

1. Площадки 50×50 см с максимальным проективным покрытием лабазника — 50 и площадки с отсутствием лабазника — 50 (табл. 3).
2. Площадки 10×10 см в центре куртины лабазника (особь или несколько особей) — 20 и вне зоны воздействия лабазника — 20 (табл. 4).

Таким образом, влияние лабазника выявлялось при двух его состояниях — максимальном развитии и его отсутствии.

Как и ожидалось, установлено сильное влияние на все виды, попадающие в зону его воздействия. В первом случае, по-видимому, непосредственно воздействующим фактором являются освещенность и плотность корневых систем. Во втором более существенным является пространственное исключение видов плотной дерниной лабазника.

Таким образом, *Filipendula ulmaria* является мощным эдификатором, формирующим структуру сообществ, в которых он имеет доминирующее положение. В результате перехвата светового потока и развития плотной дернины он негативно влияет на развитие сопутствующих видов, для которых экотоп в месте произрастания лабазника благоприятен. В этом процессе принимают участие и содоминанты, находящиеся под пологом лабазника, которые в свою очередь испытывают отрицательное влияние лабазника. Неясна роль опада, обогащающего почву. Можно предположить, что опад как поставщик органики в почву благоприятен для всех видов, формирующих сообществ, но влияние режима освещенности и плотная дернина маскируют его влияние.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48549).

Акулова Е. А., Хазанов В. С., Цельникер Ю. Л., Шишов Д. Пропускание света пологом леса в зависимости от падающей радиации и сомкнутости крон деревьев // Физиология растений. 1964. Т. 11. Вып. 5. С. 818—823.

Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., 1975. 227 с.

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 246 с.

Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комарова А. С., Смирнова О. А. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Ипатов В. С. О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 7. С. 991—992.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1441—1445.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибииков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.

Ипатов В. С., Сивушикова В. Х., Ястребов А. Б. Фитоценологические связи амброзии полыннолистной с некоторыми сорными и культурными видами // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л., 1989. С. 212—221.

Кирикова Л. А., Мишина Т. Н. Растительность побережья Ладожского озера (Олонецкий р-н КАССР) // Вестн. ЛГУ. Биология. 1987. Вып. 4. № 24. С. 24—31.

Майор И. А., Кирикова Л. А. Определение сквозистости в травянистых сообществах // Вестн. СПбГУ. Биология. 2002. № 11. С. 27—30.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижикова О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., 1978. 98 с.

Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 59 с.

SUMMARY

Filipendula ulmaria (L.) Maxim. plays potent edicator role in plant societies where this species dominate. Due to intensive shading and dense tussock, *F. ulmaria* negatively affects the development of neighbouring species.