

УДК 581.524.44

О МИКРОКЛИМАТЕ МЕСТООБИТАНИЙ МОХОВЫХ И ЛИШАЙНИКОВЫХ СИНУЗИЙ СОСНЯКА ЗЕЛЕНОМОШНО-ЛИШАЙНИКОВОГО

В. С. Ипатов, Т. Н. Тархова

Сравнивается сквозистость древостоя, освещенность, температура воздуха и поверхностного слоя почвы, относительная влажность воздуха в местообитаниях лишайниковых и зеленомошных синузий на северо-восточном побережье Ладожского озера. В средних условиях освещенности и теплового режима произрастают оба типа синузий, на сухих, открытых местах встречены только лишайниковые синузии, в затененных и более влажных местах — только зеленомошные.

Древостой оказывает существенное влияние на формирование нижних ярусов растительности, в частности путем создания определенного микроклимата под пологом леса. Общеизвестно, что для большинства типов леса с сомкнутым пологом крон древостоя характерны сильное затенение почвы, температурная инверсия — уменьшение температуры воздуха в припочвенных слоях, смягчение амплитуды колебания температуры, ослабление ветра, повышенная влажность верхнего слоя почвы (Костюкевич, 1975). В этом отношении сосняки обладают некоторыми особенностями (Сахаров, 1940; Fowells, 1948; Молчанов, 1961; Елагин, 1967; Елагин, Зворыкина, 1967; Зворыкина, 1969; Белоцерковская, 1973; Елагин, 1976). Своеобразие микроклимата в сосняках обусловлено относительной разреженностью древостоя, высокой сквозистостью крон. Под пологом соснового древостоя наблюдается довольно большая освещенность, заметное нагревание приземного слоя воздуха и иссушение почвы, значительные амплитуды колебания температуры, сравнительно малое ослабление ветра. Вместе с тем указанные особенности варьируют в зависимости от полноты древостоя, сквозистости крон и рельефа. Естественно предположить, что мозаичность напочвенного покрова, в частности чередование моховых и лишайниковых синузий, формируется в какой-то мере под влиянием микроклиматических условий, создаваемых древостоем.

С целью изучения этого вопроса были проведены исследования в сосняке зеленомошно-лишайниковом. Мы поставили перед собой следующие задачи:

1. Сравнить микроклиматические условия местообитаний моховых и лишайниковых синузий (сквозистость древесного полога, освещенность, температуру, относительную влажность воздуха), исключив влияние самого лишайникового и мохового ковра на гидротермический режим воздуха.

2. Сравнить влияние мохового и лишайникового ковра на микроклиматические условия (температуру, относительную влажность воздуха).

3. Выяснить влияние микроклиматических условий на состояние лишайникового и мохового ковра.

4. Изучить взаимовлияние лишайниковых и моховых синузий, а в конечном итоге ответить на вопрос о причинах смен лишайниковых синузий моховыми.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Работа выполнялась на северо-восточном побережье Ладожского озера (пос. Видлица Карельской АССР) в подзоне средней тайги в типе леса сосняк зеленомошно-лишайниковый. Изучаемый сосняк расположен на прибрежных дюнах, вытянутых в общем с запада-северо-запада на восток-юго-восток. В результате рубок на небольшом протяжении сформировались сосняки разного возраста — от молодых до спелых. Травяно-кустарничковый ярус неоднороден, образован пятнами *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Arctostaphylos uva-ursi* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Empetrum nigrum* L., *Festuca ovina* L. Мохово-лишайниковый ярус хорошо развит. Зеленомошные синузии тяготеют к северным склонам дюн и ложбинам, лишайниковые — к южным склонам и вершинам дюн. Однако большие пространства (особенно в местах с более выравненным мезорельефом, занятых спелым сосняком) покрыты мозаикой зеленомошных и лишайниковых синузий как с резкими, так и с постепенными переходами.

Для исследований в сосняке были выбраны семь участков, на которых отсутствовал травяно-кустарничковый ярус и соседствовали моховые и лишайниковые синузии. На всех участках проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляло 90—100%. В зеленомошных синузиях господствует *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. с небольшой примесью *Dicranum polysetum* Mich. (от 5 до 15%). Лишайниковые синузии образованы *Cladonia sylvatica* (L.) Hoffm. и *C. rangiferina* (L.) Web. Первый доминирует, а второй имеет проективное покрытие 5—10%, реже до 40%. Изредка встречается *C. uncialis* (L.) Hoffm. Характеристика древостоя участков и местоположение представлены в табл. 1.

Таблица 1
Характеристика участков микроклиматических наблюдений

№ участка	Древостой				Местоположение по микрорельефу и экспозиция синузий	
	Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Сомкнутость крон*	моховых	лишайниковых
1	35—45	12—15	12	0,6—0,7	Междюнное понижение	
2	25—30	10—12	16	0,2—0,3	Подножие дюны, СЗ	Безлесный склон, СВ, и вершина дюны
3	25—30	5—12	6	0,3	Междюнное понижение	
4	27—30	7—10	9	0,3—0,4	В ложбине между дюнами	Южный склон дюны и на безлесной вершине
5	80	20	31	0,3	На плоской вершине	
6	17—20	5—7	6	0,3—0,5	Нижняя часть склона, С	
7	120	25	34	0,3—0,5	Междюнное понижение	Плоская вершина и междюнное понижение

* Сомкнутость определялась глазомерно как проективное покрытие древесного полога.

На всех участках была измерена сквозистость древостоя над лишайниковыми и моховыми синузиями и рассчитана соответственно средневзвешенная сквозистость для ясной погоды. Сквозистость нами понимается как суммарная проекция всех просветов в древостое на мысленную полусферу, ограниченную горизонтом, над любой точкой под пологом древостоя. Взвешенная сквозистость определяется с помощью поправочных коэффициентов, учитывающих разную светимость участков небесной сферы (Ипатов и др., 1978).

На участках 1 и 2 в солнечную погоду на уровне поверхности лишайникового и мохового ковра замерен в 20 точках над каждой синузией дневной почасовой ход освещенности (люксметром Ю-16).

Температура воздуха измерялась на всех участках в лишайниковых и моховых синузиях над ковром и на площадках с удаленными растительным ковром и органическими остатками (до минерального горизонта почвы). На участках 1 и 2 с помощью электротермометров (ТЭТ-2, ПТЭТ, ПТПШ) измеряли температуру воздуха на высоте 100 и 10 см над мохово-лишайниковым ковром, температуру ковра на его поверхности, в нем и под ним, а также на оголенных площадках на высоте 100 и 10 см над поверхностью грунта и температуру поверхностного слоя почвы (0,5 см). Замеры проводились каждый час в течение отдельных суток с солнечной и пасмурной погодой.

На участках 3—7 термографами М-16АС и М-16АН записывалась температура припочвенного слоя воздуха на высоте 5 см над ковром и оголенной площадкой одновременно в пяти точках в моховых синузиях и в семи точках — в лишайниковых.

Относительная влажность воздуха регистрировалась гигрографами на тех же участках и в те же сроки, что и температура, в четырех точках над моховыми синузиями и в пяти — над лишайниковыми. Для расчетов с лент термографов и гигрографов снимались средние значения за каждый час.

Влажность ковра определялась путем взвешивания и высушивания проб.

На участках 1 и 2 производилась пересадка растительного ковра (лишайник в мох и наоборот) с последующим измерением температуры в пересаженных куртинах и наблюдением за состоянием пересаженных растений.

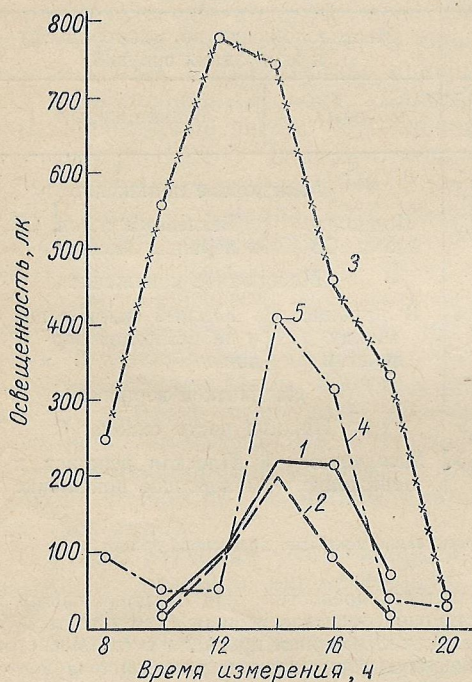
В настоящей работе для сравнения микроклимата местообитаний моховых и лишайниковых синузий использован материал по освещенности и сквозистости и замеры температуры и влажности воздуха только на оголенных от ковра площадках. Удаление растительного покрова в значительной мере снижает его влияние на микроклимат местообитаний и дает возможность в относительно «чистом» виде сравнить экологические условия произрастания мхов и лишайников.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

По данным, предоставленным нам Л. А. Кириковой, в изучаемых сосняках сквозистость древостоя колеблется от 25 до 95%. При этом лишайниковые синузии отмечены во всем встречающемся диапазоне сквозистости, моховые синузии — в диапазоне от 25 до 80%. В наших опытах с пересадкой моховой ковер отмирает при сквозистости 90%. Под хорошо развитым кустарничковым ярусом, создающим дополнительное затенение, моховые синузии встречаются при сквозистости древостоя до 90%.

Избранные участки охватывают почти все возможные условия освещенности: над лишайниковыми синузиями сквозистость варьирует от 37 до 90%, над моховыми — от 29 до 65%. На большинстве участков различия в сквозистости над лишайниковыми и моховыми синузиями невелики (расхождения до 5% находятся в пределах ошибки измерения), но обычно сквозистость над моховыми синузиями несколько меньше, чем над лишайниковыми.

Сквозистость древостоя является интегральным показателем, с которым тесно связаны такие факторы, как освещенность и температура (Ипатов и др., 1978). Поэтому данные по освещенности (см. рисунок) соответствуют выводам, полученным на основании сопоставления сквозистости над моховыми и лишайниковыми синузиями. На участке 1 небольшие различия в освещенности моховых и лишайниковых синузий обнаружены лишь во второй половине дня. На участке 2 эти различия очень велики. Куртины мха, переса-



Освещенность лишайниковых и моховых синузий.

Участок 1: 1 — лишайниковая синузия, 2 — моховая синузия; участок 2: 3 — лишайниковая синузия, 4 — моховая синузия; 5 — достоверно различающиеся средние. Для каждой средней $n=20$.

освещенности (см. рисунок) соответствуют выводам, полученным на основании сопоставления сквозистости над моховыми и лишайниковыми синузиями. На участке 1 небольшие различия в освещенности моховых и лишайниковых синузий обнаружены лишь во второй половине дня. На участке 2 эти различия очень велики. Куртины мха, переса-

женные в лишайниковую синузию, здесь гибли, поскольку условия освещенности находятся за верхним порогом существования гипновых мхов. По-видимому, летальными являются высокие температуры в солнечные дни.

Таблица 2

Температура воздуха в местообитаниях лишайниковых и моховых синузий (участки 3—7)

Сроки	Метео-условия*	Синузии		Различия		Амплитуда		
		лишайниковые x_1	моховые x_2	$x_1 - x_2$	t	Лишайниковые синузии	Моховые синузии	
Дневная								
Июнь, 1977 г.	5	Я	16,8	14,4	+2,4	2,24	13,5—19,6	12,8—17,1
	6	П Д	10,6	9,6	+1,0	3,62	9,0—12,9	8,8—11,3
	7	Я/ПВл	18,4	15,9	+2,5	2,20	15,0—21,2	15,0—18,9
	8	Я	23,4	21,2	+2,2	1,90	19,2—26,7	17,7—24,8
	9	Я	21,4	18,8	+2,6	2,12	17,8—24,6	17,3—21,3
Июль, 1977 г.	9	Я	21,4	20,4	+1,0	0,80	17,5—23,2	17,3—22,00
	10	Я	21,5	20,1	+1,4	1,22	17,1—24,7	16,6—21,8
Июль, 1978 г.	17	ЯВ	22,2	21,5	-0,7	0,49	19,7—24,8	20,2—22,3
	18	ПВД	14,1	17,6	-3,5	3,99	13,3—15,0	14,3—25,3
	19	П Д	10,4	11,6	-1,2	4,99	9,8—10,6	10,7—12,7
	20	ПВД	15,1	15,6	-0,5	0,73	13,9—16,5	14,8—16,7
	21	ПВВл	16,7	17,5	-0,8	1,18	15,6—17,7	16,4—18,3
	22	Я/ПВД	15,7	16,9	-1,2	2,19	15,2—16,1	15,8—17,8
	23	Я/ПВВл	16,8	17,7	-0,9	1,54	15,4—18,3	17,2—18,8
	24	Я/ПВВл	20,3	20,2	+0,1	0,10	18,2—22,8	19,3—20,8
	25	Я	24,8	24,4	+0,4	0,38	23,3—25,8	21,9—25,8
	Ночная							
Июнь, 1977 г.	5	П	7,8	6,5	+1,3	3,17	5,9—9,6	5,5—8,0
	6	П Д	7,4	6,6	+0,8	0,77	5,3—9,4	5,4—7,8
	7	П Вл	7,4	6,4	+1,0	1,30	5,6—9,7	5,2—7,6
	8	Я	6,9	6,0	+0,9	1,57	4,2—9,5	5,3—7,3
	9	П Вл	11,5	10,2	+1,3	2,51	9,9—14,0	8,8—11,4
	10	Я	8,7	7,5	+1,2	2,15	6,3—10,8	6,1—8,7
Июль, 1977 г.	9	Я	5,3	5,5	-0,2	0,39	2,7—7,3	3,4—6,9
	10	Я	5,0	5,1	-0,1	0,15	2,4—7,1	3,2—6,9
	11	П В	11,5	11,3	+0,2	0,54	8,8—13,1	10,2—12,8
Июль, 1978 г.	18	ПВД	10,7	11,7	-1,0	3,90	9,7—11,4	11,4—12,0
	19	ПВД	8,7	9,7	-1,0	2,60	8,0—9,1	9,0—10,5
	20	ПВД	10,3	11,2	-0,9	3,03	9,9—10,7	10,3—12,2
	21	ПВД	9,4	10,7	-1,3	3,47	8,4—10,1	10,0—11,8
	22	ПВД	11,6	12,7	-1,1	2,92	10,3—12,2	11,9—13,6
	23	ПВД	10,4	11,5	-1,1	3,87	9,8—10,8	10,5—12,2
	24	ПВВл	5,5	6,8	-1,3	1,98	4,8—6,5	5,8—7,6
	25	Я	6,9	7,9	-1,0	1,02	5,8—7,8	7,3—8,3
	26	Я В	7,1	7,7	-0,6	1,16	5,8—8,3	6,3—8,3

* Я — ясно, П — пасмурно, В — ветер, Вл — влажно, Д — дождь; x_1 , x_2 — средние температуры (в лишайниковой синузии $n=42$, в моховой — $n=30$), t — нормированное отклонение.

В табл. 2 приведены данные о температурном режиме припочвенного слоя воздуха в местообитаниях моховых и лишайниковых синузий. Для расчета средних температур выбрано самое теплое (с 12 до 17 ч) и са-

мое холодное (с 24 до 5 ч) время суток. Сравнение амплитуд температуры в местообитаниях лишайниковых и моховых синузий по отдельным срокам показывает, что, хотя они и близки друг к другу, в 1977 г. в моховых синузиях наблюдались более узкие амплитуды, а в 1978 г. в половине случаев температура в моховых синузиях изменялась в большем диапазоне, чем в лишайниковых. Это различие, по-видимому, связано с разными погодными условиями. При рассмотрении средних температур обнаруживается, что различия температур также зависят от погодных условий. При общем высоком уровне температуры, ясной безветренной и сухой погоде местообитания лишайников прогреваются лучше, чем моховые. При понижении температуры различия уменьшаются. В пасмурную погоду преобладает рассеянная радиация, неравномерность освещенности под пологом уменьшается (Гейгер, 1960; Изотов, 1967); температурные различия также сглаживаются. А при дождях и ветре более открытые местообитания лишайниковых синузий оказываются и более холодными. Именно такое явление наблюдалось нами летом 1978 г.

Таблица 3
Температура в местообитаниях лишайниковых и моховых синузий
(участки 1 и 2, $n=6$)

По-года	Синузии	Дневная			Ночная		
		на высоте, см		на глубине 0,5 см	на высоте, см		на глубине 0,5 см
		100	10		100	10	
Участок 1							
Сол-неч-ная	Лишайниковые	20,2	21,5	24,5	8,6	8,9	10,0
	Моховые	19,1	20,1	18,7	9,8	9,0	9,6
	Разница	+1,1	+1,4	+5,8	-1,2	-0,1	+0,4
Пас-мур-ная	Лишайниковые	15,9	16,4	16,2	13,9	13,6	12,9
	Моховые	16,5	16,8	14,8	14,4	13,5	12,4
	Разница	-0,6	-0,4	+1,4	-0,5	+0,1	+0,5
Участок 2							
Сол-неч-ная	Лишайниковые	23,8	28,4	42,1	9,2	9,4	10,6
	Моховые	24,4	24,9	27,6	9,9	9,1	10,1
	Разница	-0,6	+3,5	+14,5	-0,7	+0,3	+0,5
Пас-мур-ная	Лишайниковые	16,1	17,5	21,1	2,5	3,7	5,7
	Моховые	14,9	15,8	16,9	3,7	3,2	5,4
	Разница	+1,2	+1,7	+4,2	-1,2	+0,4	+0,3

Данные наблюдений 1975 г. (табл. 3) в общем демонстрируют ту же закономерность. Наиболее ярко микроклиматические особенности сравниваемых местообитаний проявляются в солнечную погоду, когда сквозистость древостоя оказывает наибольшее влияние на освещенность под пологом, а следовательно, и на термический режим участков. На участке 1, где разница в сквозистости над лишайниковой и моховой синузией составляет лишь 6%, даже в солнечную погоду температура на высоте 100 и 10 см над почвой в этих двух синузиях почти не различается (также как в пасмурную погоду и в ночное время). Только поверхностный слой почвы в лишайниковой синузии нагревается на 6° выше (в срочных замерах наблюдалась разница до 10°). На участке 2, где сквозистость над лишайниковой синузией на 30% больше, чем над моховой, различий температуры на высоте 100 см почти нет. Это объясняется тем, что лишайники произрастают на открытой дюне и не защищены от вет-

ра, от влияния близкого озера; моховая же синузия затенена, но защищена от ветра сосняком и близлежащими дюнами. Существенного различия ($14,5^\circ$) достигает температура поверхностного слоя почвы (в срочных замерах до $17-18^\circ$). Видимо, сильный нагрев поверхности в солнечные дни является фактором, ограничивающим развитие мхов при высокой сквозистости древостоя.

Относительная влажность воздуха в моховых и лишайниковых синузиях в солнечные дни составляла в среднем $50-60\%$, а в пасмурные и дождливые дни — $80-100\%$. В ночное время с понижением температуры относительная влажность воздуха повышалась до $90-100\%$. При сравнении средних значений относительной влажности воздуха в местообитаниях моховых и лишайниковых синузий в отдельные даты достоверных различий не обнаружено (табл. 4). Тем не менее разница почти

Таблица 4
Относительная влажность воздуха в местообитаниях лишайниковых ($n=30$),
и моховых ($n=24$) синузий, %

Сроки наблюдений	Погода	Лишайниковая	Моховая	Разница	Лишайниковая	Моховая	Разница		
Дневная				Ночная					
Июнь 1977 г.	5	Я	65,3	74,5	-9,2	90,7	92,5	-1,8	
	6	П	95,0	100,0	-5,0	88,7	99,2	-10,5	
	7	П/Я	71,2	80,2	-9,0	97,2	100,0	-2,8	
	8	Я	53,3	58,7	-5,4	93,2	100,0	-6,8	
	9	Я	51,7	57,0	-5,3	87,7	99,5	-11,8	
10	Я	—	—	—	88,3	100,0	-11,7		
Июль 1977 г.	9	Я	53,0	52,7	+0,3	100,0	94,3	+5,7	
	10	Я	66,3	66,8	-0,5	88,0	95,8	-7,8	
	11	Я	—	—	—	91,7	96,0	-4,3	
		$\bar{d} = -4,9$		$S_{\bar{d}} = 1,40$	$t = 3,48$	$\bar{d} = -5,8$		$S_{\bar{d}} = 1,89$	$t = 3,04$
Июль 1978 г.	17	Я	58,9	61,6	-2,7				
	18	П	98,6	99,6	-1,0				
	19	П	100,0	100,0	0				
	20	П	93,5	95,7	-2,2				
	21	П	81,0	83,3	-2,3				
	22	П/Я	87,4	86,9	+0,5				
	23	П/Я	84,9	87,8	-2,9				
	24	П/Я	68,9	72,7	-3,8				
	25	Я	40,8	41,7	-0,9				
		$\bar{d} = -1,7$		$S_{\bar{d}} = 0,48$	$t = 3,57$				
По всем срокам		$\bar{d} = -3,1$		$S_{\bar{d}} = 0,76$	$t = 4,07$				

Примечание. В 1978 г. все ночи были очень сырые, влажность воздуха 100%.

во всех случаях имеет один и тот же знак. Расчет средней разницы \bar{d} , ее ошибки $S_{\bar{d}}$ и нормированного отклонения t показал, что эта разница достоверно отличается от нуля, т. е. относительная влажность воздуха в моховых синузиях хотя и незначительно, но устойчиво выше, чем в лишайниковых.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что в изучаемом типе леса не обнаруживается больших микроклиматических различий местообитаний моховых и лишайниковых синузий. В средних условиях освещенности и термического режима произрастают оба типа синузий. Но и в этих условиях лишайниковые синузии чаще произрастают на местах, в ясную безветренную погоду более обеспеченных теплом, с меньшей относительной влажностью воздуха, чем моховые. Резкие различия наблюдаются в крайних условиях: на открытых сухих местах (вершины дюн), в солнечную погоду интенсивно прогреваемых, произрастают только лишайниковые синузии; в затененных местах с большей относительной влажностью воздуха (междюнные понижения) — зеленомошные.

Смыкание древостоя или его разреживание могут способствовать развитию той или иной синузии. Однако следует учитывать, что изменения напочвенного ковра из мхов и лишайников происходят медленно, значительно отставая от сравнительно быстрого изменения среды. Именно этим можно объяснить столь широкий диапазон условий, при которых произрастают моховые и лишайниковые синузии. В смене лишайниковых синузий на зеленомошные, по-видимому, проявляется кумулятивный эффект незначительных изменений микроклимата.

Биологический НИИ
Ленинградского госуниверситета
имени А. А. Жданова

Поступила в редакцию
15 июня 1979 г.,
в окончательном варианте —
21 ноября 1979 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Белоцерковская О. А. Микроклиматические особенности лесов Полесья. — Сборник работ Белорусского территориального гидрометеор. центра, 1973, вып. 2, с. 71—80.
- Гейгер Р. Климат приземного слоя воздуха. М., ИИЛ, 1960, 486 с.
- Елагин И. Н. Сезонная динамика элементов микроклимата в сосняке-черничнике влажном. — В сб. Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М., «Наука», 1967, с. 59—65.
- Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск, «Наука», Сиб. отд., 1976, 227 с.
- Елагин И. Н., Зворыкина К. В. Микроклимат соснового леса и вырубki в различные сезоны года. — В сб. Биогеография. Фенология. М., 1967, вып. 1, с. 37—38.
- Зворыкина К. В. Влияние растительности нижних ярусов на фитоклимат сосняка черничного. — В сб. Сосновые боры подзоны южной тайги и пути ведения в них лесного хозяйства. М., 1969, с. 165—180.
- Изотов В. Ф. Тепловой и водный режим некоторых типов заболоченных лесов северной подзоны тайги. — В сб. Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М., «Наука», 1967, с. 40—58.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П. Сквозистость древостоев; измерение и возможность использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса. — Бот. журнал, 1979, № 11, с. 1615—1624.
- Костюкевич Н. И. Лесная метеорология. Минск, «Вышэйшая школа», 1975, 288 с.
- Молчанов А. А. Лес и климат. М., Изд-во АН СССР, 1961, 279 с.
- Сахаров М. И. Фитоклимат лесных фитоценозов. — Тр. Брянского лесохоз. ин-та, 1940, т. 4, с. 115—157.
- Fowells H. A. Temperature profile in a forest. — J. Forestry, 1948, 46, p. 897—899.