

УДК 581.55

© В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева, В. С. Ипатов

**ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ДЕРЕВЬЕВ
НА ВИДЫ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО
И МОХОВОГО ЯРУСОВ
В СОСНЯКЕ ЧЕРНИЧНО-ЗЕЛЕНОМОШНОМ**

V. Kh. LEBEDEVA, M. Yu. TIKHODEYEVA, V. S. IPATOV.
ESTIMATION OF TREE LAYER INFLUENCE ON SOIL COVER PLANTS SPECIES
IN BILBERRY-MOSS PINE FOREST

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел. (812) 3281472
E-mail: ipatov@op5241.spb.edu
Поступила 10.10.2005

Рассматриваются различные методы оценки степени воздействия древостоя на виды напочвенного покрова в сосняке чернично-зеленомошном на о-ве Коневец (Ладожское оз.). С помощью оригинального показателя напряженности фитогенного поля, учитывающего параметры дерева и его кроны и расстояние до объекта воздействия, проведен сравнительный анализ силы воздействия разных пород деревьев (сосен, елей и березы) на опад и виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Предложен оригинальный показатель фитоценотической силы дерева. С помощью методов корреляционного, однофакторного и многофакторного дисперсионного анализов выделены группы видов, приуроченных к разным типам микрорельефа, разобраны их ценоотические взаимоотношения, проведена сравнительная оценка воздействия на них факторов микрорельефа, опада, древостоя, в том числе с вычетом совместного влияния видов и факторов.

Ключевые слова: экотоп, биотоп, взаимоотношения растений, фитогенное поле, сосняк чернично-зеленомошный.

Изучение факторов, определяющих характер напочвенного покрова в лесных сообществах, всегда интересовало многих авторов. Большинство из них отмечает, что состав, обилие и распределение травяно-кустарничкового и мохового ярусов в лесах определяется условиями экотопа (влажностью и богатством почвы, причем часто не по отдельности, а в комплексе) и биотопа (главным образом влиянием древостоя, через перераспределение количества осадков, изменение освещенности, образование опада, корневой конкуренцией со стороны деревьев), ценоотическими отношениями между видами, их биологическими и популяционными особенностями, а также фактором времени (Арискина, 1962; Банникова, 1967; Кирикова, 1975; Котов, 1983; Сеннов, 1984; Маслов, 1986; Агафонова, 1998; Санникова, 2001; Zvereva, Kozlov, 2004; Егошина и др., 2005). В данной статье продолжено изучение влияния древесного полога на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном, предпринятое ранее (Лебедева, Тиходеева, 2003; Лебедева, Тиходеева, Ипатов, 2005).

Исследуемый нами сосняк чернично-зеленомошный представляет собой стадию автогенной сукцессии в процессе формирования ельника чернично-зеленомошного и занимает участок на первой озерной террасе в юго-восточной части о-ва Коневец (Ладожское оз.). Характер отложений, слагающих террасу, преимущественно песчано-валунный, на них сформировались поверхностно-подзолистые почвы: под 2—4-сантиметровым слоем подстилки следует небольшая (до 5—7 см) оподзоленная прослойка (A₁A₂), непосредственно под которой залегает гумусово-иллювиальный горизонт АВ мощностью до 20 см, постепенно переходящий в почвообразующую породу.

1-й ярус древостоя образуют 150-летние сосны (табл. 1). Во 2-м ярусе произрастают 50—60-летние сосны, но ведущая роль в нем принадлежит 60-летним елям. В древостое были отмечены отдельные экземпляры 100-летних елей, которые по морфометрическим характеристикам и положению в сообществе следует также отнести ко 2-му ярусу. Кроны сосен 1-го яруса ажурные, широкие и высоко подняты над землей. Сосны 2-го яруса имеют вытянутые и асимметричные кроны. У елей кроны низко посаженные, пирамидальные и густые. Помимо сосны и ели на исследуемом участке леса были зафиксированы единичные особи старых берез, находящихся в субсенильном состоянии и занимающих положение в 1-м ярусе. Подрост представлен примерно в равных соотношениях сосной и елью, со средней плотностью 3 тыс./га. Возраст сосны и ели в подросте варьирует от 16 до 30 лет, а их высота достигает 30—150 см соответственно. Также в подросте были отмечены отдельные особи березы 5—10-летнего возраста. Для напочвенного покрова характерно преобладание зеленых мхов (среднее проективное покрытие 77 %, при этом *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt дает 46 %, *Hylocomium splendens* (Hedw.) V. S. G. — 22, *Dicranum polysetum* Sw. — 9 %). В травяно-кустарничковом ярусе (47 %) доминирует *Vaccinium myrtillus* L. (31 %), достаточно много *V. vitis-idaea* L. (17 %), менее обильны *Linnaea borealis* L. и *Avenella flexuosa* (L.) Drej. (по 3 %). В целом в сосняке высоко значение индекса биотической дисперсии Коха (40 — по числу видов и 59 — по проективному покрытию, что говорит о достаточно высокой гомогенности растительности напочвенного покрова участка). Общее покрытие опада здесь невелико и составляет 24 %.

В сосняке закладывалась пробная площадь 20 × 20 м, на которой с помощью координатной сетки фиксировалось положение деревьев и подроста, определялись их высота и диаметр ствола, высота прикрепления кроны, вертикальная и горизонтальная проекции кроны. Также проводились подробные описания напочвенного покрова на площадках 0.1 м² с указанием проективного покрытия видов, общего

ТАБЛИЦА 1

Характеристика древостоя пробной площади
в сосняке чернично-зеленомошном

Порода	Возраст, лет	Число особей	Высота, м, средняя (максимальная)	Диаметр, см, средний (максимальный)	Диаметр кроны, м
Сосна	150	7	21 (23)	24 (27)	6—8
	55	6	9 (15)	7.5 (12)	1.5—3
Ель	100	2	14 (16)	20 (25)	4—5
	55	18	5 (9)	6 (8)	2—3.5
Береза	120	1	21	47.5	10

количества опада и особенностей микрорельефа, таких как фон, — ровные участки вне крон деревьев, повышения, понижения, пристволовые повышения и пни. Всего было описано 495 площадок.

При обработке собранных материалов подсчитывались значения коэффициентов корреляции Пирсона и значения квадратов корреляционных отношений, по значениям групповых средних строились эмпирические линии регрессии. Для того чтобы исключить влияние фактора микрорельефа на взаимовлияние видов друг на друга, в дисперсионном анализе использовались только фоновые площадки. Для вычленения степени влияния микрорельефа, наоборот, отбирались площадки, отличающиеся от фона (понижения, повышения различного происхождения, отдельно — пристволовые повышения деревьев и пни). С помощью дисперсионного анализа оценивалась сила влияния факторов опада, микрорельефа, обилия отдельных видов и суммарного влияния соседних видов, а также случайных и неучтенных факторов на исследуемые виды напочвенного покрова. По результатам корреляционного и дисперсионного анализов, а также по средним значениям покрытий видов на разных типах местообитаний виды разбивались на группы, отражающие их фитоценоотические предпочтения.

При анализе влияния на напочвенный покров отдельных особей и древостоя в целом нами использовался оригинальный показатель напряженности **фитогенного поля** (F) (Лебедева, Тиходеева, Ипатов, 2005). При его расчете учитываются морфометрические характеристики каждого дерева: диаметр ствола (d), диаметр кроны (D), высота дерева (H), высота прикрепления кроны (h), а также расстояние до точки воздействия (L). Расчет значения показателя напряженности фитогенного поля осуществляется следующим образом:

$$F = \sum \frac{dD(H-h)}{hL^2}.$$

Если эту формулу применять не для древостоя в целом, а для отдельного дерева и убрать из ее знаменателя квадрат расстояния, то полученный показатель (f)

$$f = \frac{dD(H-h)}{h}$$

можно использовать как характеристику **фитоценоотической силы** каждого дерева. Силу в данном случае следует воспринимать как заимствованное из механики понятие, отражающее меру воздействия механического тела (в нашем случае дерева) через посредство создаваемого им поля (в нашем случае фитогенного поля, проявляющегося в трансформации светового потока, проникновения осадков, накоплении опада, формировании напочвенного покрова и т. д.).

Результаты и обсуждение

Оказалось, что значения фитоценоотической силы сильно варьируют в зависимости от породы и возраста дерева. Расчет фитоценоотической силы (f) для отдельных деревьев показал, что для высоких 100-летних елей с низко посаженными мощными кронами она равна 40—60 единицам. Для молодых елей высотой 2—6 м значение f резко падает и составляет 0.1—2.5 единицы. Для старых сосен с высоко посаженными кронами этот показатель варьирует в зависимости от параметров дерева от 0.7 до 2.5 единиц, а для старой березы с высоко посаженной наполовину разрушенной асимметричной кроной он равен 8.7.

Поскольку величины фитоценотической силы отражают ценотическую роль деревьев, нам показалось интересным посмотреть, каким образом влияют деревья разных пород и разной фитоценотической силы на различном расстоянии от ствола на напочвенный покров (проективное покрытие травяно-кустарничковых видов и мхов, а также на количество опада). Для этого нами были рассчитаны значения квадратов корреляционных отношений для влияния напряженности фитогенного поля различных деревьев и коэффициенты корреляции Пирсона (табл. 2).

Проведенный анализ показал, что, несмотря на большую высоту и расположение в господствующем ярусе, отдельные сосны не оказывают сильного направленного действия на напочвенный покров, что, очевидно, связано со значительной высотой прикрепления их крон (7—10 м) и низкими значениями фитоценотической силы (табл. 2). Достоверных коэффициентов корреляции не обнаружено, линии регрессии не всегда однозначно говорят о характере связей. Выявлено отрицательное влияние напряженности фитоценотического поля сосен на опад, травяно-кустарничковый ярус, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis* и положительное влияние на совокупность мхов и *Pleurozium schreberi* (по линиям регрессии — рис. 1). Это подтверждается и другими нашими данными о средних значениях количества опада и проективном покрытии видов на различных типах микрорельефа (табл. 3). Так, количество опада и обилие травяно-кустарничковых видов на пристволовых повышениях сосен достоверно меньше, чем на фоне, а обилие *Pleurozium schreberi* достоверно больше. Отрицательные связи с количеством опада вызваны, очевидно, высоким расположением крон и рассеиванием опада по большой площади, а также простым механическим осыпанием опада непосредственно с пристволовых повышений. Положительные же связи со мхами и *Pleurozium schreberi* обусловлены хорошим дренажом на пристволовых повышениях сосен и дополнительным минеральным питанием со смывными водами. А. А. Маслов (1986) также отмечал, что максимальное количество мхов, *Pleurozium schreberi*, а также трав и кустарничков наблюдается в условиях мощной подстилки у стволов сосен и по краю их крон. Наши данные подтверждают это только в отношении мхов. Возможно, это вызвано обнаруженным общим антагонизмом мхов и травяно-кустарничковых видов (табл. 4).

Растущая на участке старая большая береза с разрушенной раскидистой кроной, прикрепленной на высоте 8 м, оказывает слабое воздействие на напочвенный покров (табл. 2). Отрицательное воздействие ее на опад объясняется, очевидно, аналогично действию сосен. Положительное влияние на общее проективное покрытие вызвано, возможно, обогащением почвы березовым опадом, хотя по линиям регрессии видно, что пики обилия травяно-кустарничковых видов в целом и отдельно для *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* находятся на некотором расстоянии от ствола березы (при значении напряженности фитогенного поля в 1 у. е.) (рис. 2). Линии регрессии для отдельных видов мхов озадачивают своим сложным ходом, который вызван, как нам кажется, в большей степени не воздействием березы, а ценотическими взаимоотношениями самих мхов друг с другом (например, точка со значением напряженности 2—3 у. е. отражает отрицательные связи *Pleurozium schreberi* и *Hylacomium splendens* с *Dicranum polysetum*). Таким образом, воздействие высоких деревьев (это касается как сосен, так и берез) с высоко посаженными широкими кронами оказывается размазанным и не всегда четко выраженным, кроме того, здесь накладывается влияние и других факторов (например, ценотических).

Еще более слабое воздействие на произрастающие под ними виды оказывают маленькие ели (высотой 2—6 м, высотой прикрепления крон 0.05—0.8 м, диа-

ТАБЛИЦА 2

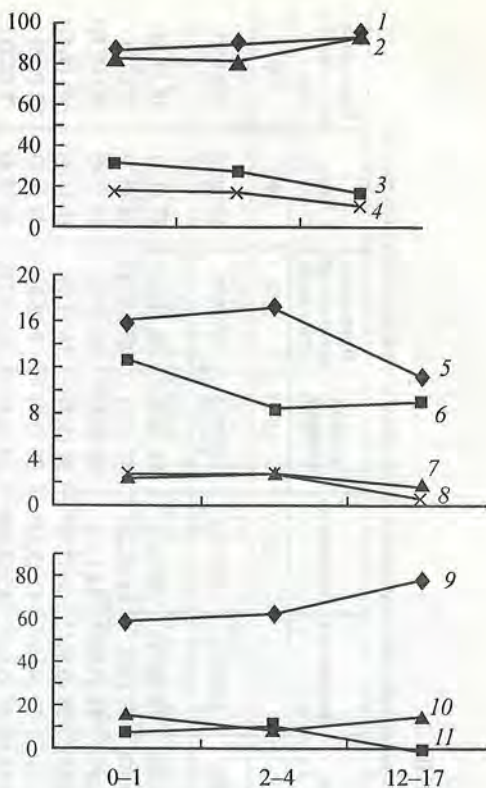
Значения квадратов корреляционных отношений (η^2) для влияния напряженности фитогенных полей разных деревьев и коэффициентов корреляции (r) в сосняке чернично-зеленомошном

Число площадок	Большая ель		Маленькие ели		Береза		Сосны	
	126		188		80		141	
	η^2	r	η^2	r	η^2	r	η^2	r
Общее проективное покрытие	(-)0.57	-0.53	0.06	-0.04	(+)0.21	0.35	(+)0.15	0.05
Травяно-кустарничковый ярус	0.2	-0.12	0.06	-0.03	(+)0.21	0.07	(-)0.16	-0.05
Моховой ярус	(-)0.68	-0.67	0.03	0.02	(+)0.10	0.28	(+)0.15	0.07
Опад	(+)0.67	0.67	(+)0.04	0.05	(-)0.09	-0.25	(-)0.21	0.04
<i>Vaccinium myrtillus</i>	(-)0.27	-0.21	(+)0.09	0.02	(+)0.26	0.11	(-)0.13	-0.16
<i>V. vitis-idaea</i>	(-)0.27	-0.21	0.02	-0.04	0.05	-0.03	(-)0.35	-0.05
<i>Linnaea borealis</i>	(+)0.4	0.42	0.03	-0.03	0.03	-0.03	(-)0.25	0.06
<i>Avenella flexuosa</i>	(+)0.4	0.42	0.01	0.06	0.04	-0.02	0.15	0.16
<i>Trisetalia europaea</i>	0.14	-0.14	0.01	-0.04	(+)0.20	0.42	(+)0.36	-0.12
<i>Melampyrum pratense</i>	(-)0.29	-0.1	0.02	-0.05	0.04	0.06	0.11	0.01
<i>Calluna vulgaris</i>	(-)0.30	-0.17	0.01	-0.05	0.01	-0.08	0.11	0.08
<i>Maianthemum bifolium</i>	0.06	0.04	0.00	-0.02	—	—	0.27	0.06
<i>Pleurozium schreberi</i>	(-)0.27	-0.27	0.05	0.09	0.07	0.03	(+)0.14	0.01
<i>Dicranum polysetum</i>	0.17	-0.13	(+)0.10	0.07	0.07	-0.22	0.17	-0.15
<i>D. scoparium</i>	(+)0.15	0.35	0.01	-0.01	0.02	-0.11	0.15	0.11
<i>Hylocomium splendens</i>	(-)0.29	-0.27	(-)0.09	-0.12	(+)0.12	0.13	0.14	0.09

Примечание. Здесь и в табл. 3-6: влияющий фактор или вид расположен в верхней строке, фактор или вид, на который влияют, — в левом столбце; значения квадратов корреляционных отношений, достоверные на уровне значимости 0.05, выделены жирным шрифтом; знак связи (в скобках) устанавливался по знаку достоверного коэффициента корреляции Пирсона и по характеру наклона эмпирической линии регрессии.

Рис. 1. Влияние напряженности фитогенного поля сосен на проективное покрытие видов и опад в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — общее проективное покрытие, 2 — мхи, 3 — травы и кустарнички, 4 — опад, 5 — *Vaccinium myrtillus*, 6 — *V. vitis-idaea*, 7 — *Linnaea borealis*, 8 — *Avenella flexuosa*, 9 — *Pleurozium schreberi*, 10 — *Hylocomium splendens*, 11 — *Dicranum polysetum*. По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля, у. е.; по оси ординат — проективное покрытие видов и опада, %.



метром крон 1.5—1.7 м и диаметром стволика 0.04—0.05 м). Анализ выявил единичные достоверные связи: отрицательное влияние напряженности фитогенного поля на *Hylocomium splendens*, положительное — на *Dicranum polysetum* (табл. 2), подтверждаемые и линиями регрессии (рис. 3). Сходные закономерности были отмечены и другими авторами: преимущественное развитие *Hylocomium splendens* на фоне (Маслов, 1986) и приуроченность *Dicranum polysetum* к кронам елей в связи с его тенелюбивостью и благоприятным воздействием на него смывных вод со стволов елей (Тархова, Ипатов, 1975).

Положительное влияние маленьких елей на количество опада заметно только по линиям регрессии (рис. 3). Знак достоверной связи с *Vaccinium myrtillus* по линии регрессии также трудно поддается интерпретации, очевидно, здесь имеет место наложение каких-то других факторов. Хотя при увеличении выборки и включении в нее всех особей небольших елей, для которых не проводилось измерение параметров кроны, обнаружено, что под пологом елового подроста происходит достоверное увеличение количества опада, снижение среднего значения проективного покрытия мхов, а также отдельно проективного покрытия *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, тогда как изменения травяно-кустарничкового яруса не наблюдается (табл. 3). Таким образом, мы можем констатировать слабое воздействие маленьких елей на виды напочвенного покрова, что связано с небольшим количеством опада и достаточным количеством света, проникающего под их кроны. Эти изменения среды вызывают некоторое снижение обилия мхов, тогда как травяно-кустарничковые виды развиваются без изменений. Это подчеркивает еще раз высокую чувствительность мхов к воздействию опада (Арискина, 1962; Тархова, 1970; Тархова, Ипатов, 1975; Лебедева, Тиходева, Ипатов, 2005).

Проведенный анализ показал, что наиболее сильное влияние на количество опада и обилие видов напочвенного покрова оказывает большая ель (высотой 16 м, с высотой прикрепления кроны 0.4 м, диаметром кроны 5.3 м, диаметром ствола 0.29 м). Обнаружено сильное положительное влияние ели на количество опада, проективное покрытие *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis* и *Dicranum scoparium* Hedw., а также отрицательное влияние на общее проективное покрытие, покрытие видов травяно-кустарничкового и особенно мохового яруса и на покрытие отдельных видов, таких как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi* и *Hy-*

ТАБЛИЦА 3

Средние значения проективного покрытия видов и опада по грациям микрорельефа в сосняке чернично-зеленомошном

Микрорельеф	Весь участок		Фон	Понижение	Повышение	Еловый подрост	Пристоловое повышение сосны	Пень	Пристоловое повышение ели
	средние	максимальные							
Число площадок	495		384	11	22	46	18	9	8
Общее проективное покрытие	84 (0.6)	100	86 (0.50)	79 (2.7)↓	87 (1.3)	69 (3.4)↓	91 (1.3)↑	87 (1.7)	56 (9.4)↓
Травяно-кустарничковый ярус	47 (1.1)	95	48 (1.20)	59 (4.1)	60 (5.2)↑	47 (3.8)	27 (4.7)↓	42 (8.1)	46 (7.5)
Моховой ярус	77 (0.9)	95	79 (0.94)	61 (7.8)↓	81 (3.3)	60 (3.8)↓	85 (4.2)	84 (3.4)	30 (11.3)↓
Опад	24 (0.8)	100	23 (0.87)	35 (6.9)↑*	20 (2.8)	38 (3.3)↑	16 (1.7)↓	16 (3.4)↑	71 (11.4)↓
<i>Vaccinium myrtillus</i>	31 (1.3)	95	31 (1.3)	33 (4.1)	42 (5.1)↑	35 (3.8)	9 (2.3)↓	41 (8.9)	17 (6.5)↓
<i>V. vitis-idaea</i>	17 (0.6)	70	17 (0.7)	17 (5.8)	23 (3.4)↑	14 (1.8)	15 (3.7)	13 (3.5)	7 (2.7)↓
<i>Linnaea borealis</i>	3 (0.3)	60	4 (0.3)	3 (1.3)	2 (0.6)	2 (0.4)	3 (1.1)	2 (1.2)	17 (4.0)↓
<i>Avenella flexuosa</i>	3 (0.3)	55	3 (0.3)	7 (2.5)	1 (0.3)↓	2 (0.7)	1 (0.6)↓	1 (0.6)↓	8 (3.1)↑*
<i>Trientalis europaea</i>	0.3 (0.06)	15	0.2 (0.04)	2 (1)		0.4 (0.2)	2 (0.9)	0.1 (0.1)	
<i>Melampyrum pratense</i>	0.3 (0.04)	15	0.3 (0.03)	1 (0.2)	1 (0.7)	0.1 (0.02)	0.1 (0.1)		
<i>Luzula pilosa</i>	0.2 (0.03)	5	0.2 (0.03)	0.4 (0.2)	0.1 (0.1)	0.2 (0.1)	0.4 (0.3)		
<i>Calluna vulgaris</i>	1 (0.2)	30	0.9 (0.2)	3 (1.9)	3 (1.6)	0.2 (0.2)		2 (1.7)	
<i>Ledum palustre</i>	0.1 (0.05)	20	0.1 (0.1)						
<i>Pleurozium schreberi</i>	46 (1.4)	95	47 (1.6)	35 (10.7)	42 (8.3)	37 (3.8)↓	67 (7.6)↑	63 (9.7)↑	21 (11.8)↓
<i>Dicranum polysetum</i>	9 (0.7)	85	10 (0.8)	2 (0.7)	3 (1.4)	9 (1.9)	10 (5.5)	6 (4.6)	3 (1.6)↓
<i>D. scoparium</i>	1 (0.2)	60	1 (0.2)				1 (0.5)	1 (0.1)	6 (3.2)↑*
<i>Hylocomium splendens</i>	22 (1.4)	95	23 (1.6)	26 (8.7)	37 (8.0)↑*	14 (3.3)↓	8 (4.5)↓	15 (9.5)	
<i>Aulacomnium palustre</i>	1 (0.1)	65	1 (0.3)			0.1 (0.1)			

Примечание. В скобках приведены ошибки средних; жирным шрифтом выделены средние значения, достоверно отличающиеся от фона на уровне значимости 0.95 (для значений со звездочкой — 0.90); стрелками показан характер изменений по отношению к фону.

ТАБЛИЦА 4

Значения квадратов корреляционных отношений для связей между видами, видами и опадом в сосняке чернично-зеленомошном

	Травяно-кустарничковый ярус	Моховой ярус	Опад	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Linnaea borealis</i>	<i>Avenella flexuosa</i>	<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>	<i>Dicranum polysetum</i>	<i>Hylocomium splendens</i>
Общее проективное покрытие			(-)0.50								
Травяно-кустарничковый ярус	(-)0.10	(-)0.21	(+)0.17	(-)0.09	0.05	(+)0.18	0.20	(-)0.10	(-)0.29	(+)0.49	(+)0.29
Моховой ярус	(+)0.39	(-)0.82	(-)0.85	(+)0.18	(+)0.07	0.10	(-)0.17	0.06	(-)0.56	0.15	(-)0.38
Опад		(-)0.16	(+)0.10	(+)0.12	(+)0.12	(-)0.03	(-)0.16	(+)0.03	(-)0.18	(+)0.45	(+)0.21
<i>Vaccinium myrtillus</i>		0.12	(+)0.08	(+)0.13	(-)0.14	(-)0.14	(-)0.12	(+)0.04	(-)0.30	(+)0.22	(+)0.30
<i>V. vitis-idaea</i>		(+)0.03	0.02	(-)0.08	(-)0.03	(+)0.20	(+)0.24	(-)0.03	0.31	0.16	0.46
<i>Linnaea borealis</i>		0.04	0.05	(-)0.18	(-)0.06	(-)0.06	(-)0.11	(-)0.01	0.14	(-)0.29	0.16
<i>Avenella flexuosa</i>		0.02	0.01	(+)0.11	(+)0.04	(-)0.06			(-)0.30	0.24	0.49
<i>Calluna vulgaris</i>		(+)0.03	0.03	0.08	(+)0.08	0.12	0.03	(+)0.14	0.21	0.19	0.10
<i>Melampyrum pratense</i>			(-)0.16	(-)0.10	(-)0.06	0.12	0.09	(+)0.14		(-)0.09	(-)0.36
<i>Pleurozium schreberi</i>	(-)0.14		0.04	0.06	0.03	0.05	0.10	0.03	(-)0.28		(-)0.25
<i>Dicranum polysetum</i>	0.06		0.05	(-)0.03	0.02	0.11	0.03	0.01	0.32	0.05	0.02
<i>D. scoparium</i>	0.03			(+)0.06	(+)0.06	0.14	0.07	0.01	(-)0.32	(-)0.28	
<i>Hylocomium splendens</i>	(+)0.09		(-)0.08								

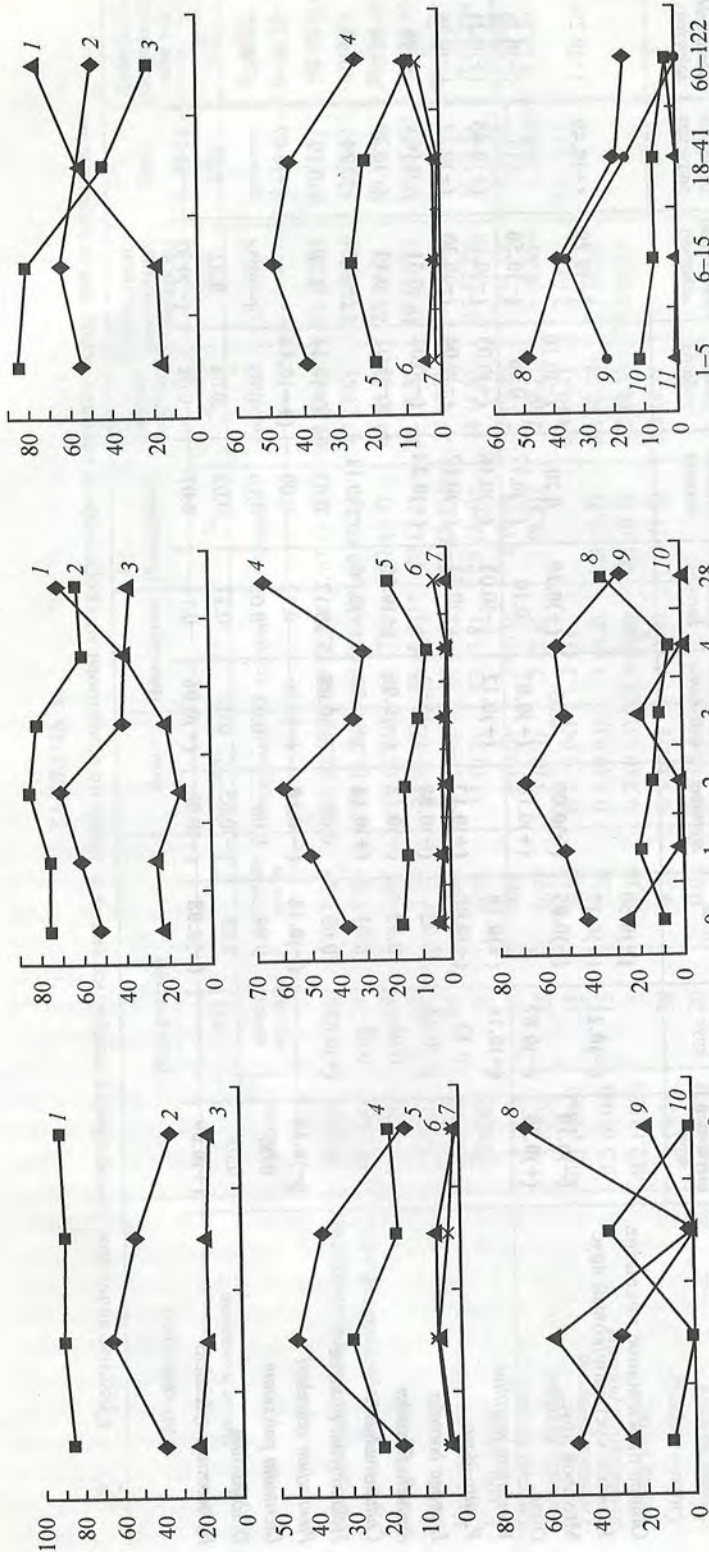


рис. 2. Влияние напряженности фитогенного покрова березы на проективное покрытие видов и опад в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — мхи, 2 — травы и кустарнички, 3 — опад, 4 — *Vaccinium vitis-idaea*, 5 — *V. myrtillus*, 6 — *Avenella flexuosa*, 7 — *Linnaea borealis*, 8 — *Pleurozium schreberi*, 9 — *Hylocomium splendens*, 10 — *Dicranum polysetum*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

рис. 3. Влияние напряженности фитогенного покрова для маленьких елей на проективное покрытие видов и опад в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — травы и кустарнички, 2 — мхи, 3 — опад, 4 — *Vaccinium myrtillus*, 5 — *V. vitis-idaea*, 6 — *Avenella flexuosa*, 7 — *Linnaea borealis*, 8 — *Dicranum polysetum*, 9 — *Pleurozium schreberi*, 10 — *Hylocomium splendens*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

рис. 4. Влияние напряженности фитогенного покрова большой ели на проективное покрытие видов и опад в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — опад, 2 — травы и кустарнички, 3 — мхи, 4 — *Vaccinium myrtillus*, 5 — *V. vitis-idaea*, 6 — *Linnaea borealis*, 7 — *Avenella flexuosa*, 8 — *Pleurozium schreberi*, 9 — *Hylocomium splendens*, 10 — *Dicranum polysetum*, 11 — *D. scorpiarium*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.



Рис. 5. Схема взаимосвязей напряженности фитогенного поля ели, опада и проективного покрытия сопряженных видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — положительные связи, 2 — отрицательные связи.

Hylocomium splendens (табл. 2; рис. 4). Полученные закономерности находят свое объяснение в характере воздействия опада, предпочтении видами различных типов микрорельефа и ценотических взаимоотношениях между видами.

Обнаружено, что о п а д отрицательно влияет на покрытие мхов в целом и по отдельности на *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* (тип влияния — «изживание—ограничение», «изживание—элиминация») (по: Ипатов, Кирикова, 1999). Кроме того, по данным корреляционного и дисперсионного анализа и средним значениям покрытий видов на разных типах местообитаний были выделены группы положительно и отрицательно связанных друг с другом видов (рис. 5). Так, *Pleurozium schreberi* оказался отрицательно связан с другими видами напряженностью фитогенного поля ели и опадом. Этот вид достигает максимального обилия вне крон елей на пристволовых повышениях сосен и пнях, где меньше количество опада (табл. 3).

Также было обнаружено положительное влияние опада на травы и кустарнички в целом и отдельно на *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* (табл. 4). Но по линиям регрессии видно, что при общей положительной тенденции во влиянии опада на травяно-кустарничковый ярус, при большом обилии опада наблюдается снижение покрытия травяно-кустарничковых видов (рис. 6), т. е. здесь влияние опада идет по типу «благоприятствование—изживание». Это подтверждается и отрицательными связями с напряженностью фитогенного поля ели (рис. 5). Т. е. непосредственно под кроной ели создаются неблагоприятные условия (по освещенности и влажности почвы) для *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*. Снижение обилия *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, отсутствие особей в генеративном состоянии под кронами елей отмечали ранее и другие авторы, причем подчеркивалось, что *V. vitis-idaea* выносит большее затенение и даже может увеличивать покрытие, в частности, благодаря высокому содержанию магния (Сахарова, 1966; Ипатов и др., 1995; Дмитриева, 2001). В нашем случае оба вида одинаково реагируют на увеличение количества опада под елью (одинаковы значения r , η^2 , линии регрессии идут синхронно). Пик обилия этих видов расположен на некотором расстоянии от ствола, возможно на краю кроны. Подобная закономерность была описана ранее (Ипатов, Кирикова, 2001) и связана с благоприятными условиями на краю кроны елей, в частности стоком воды с кроны и оптимальными условиями освещения—зате-

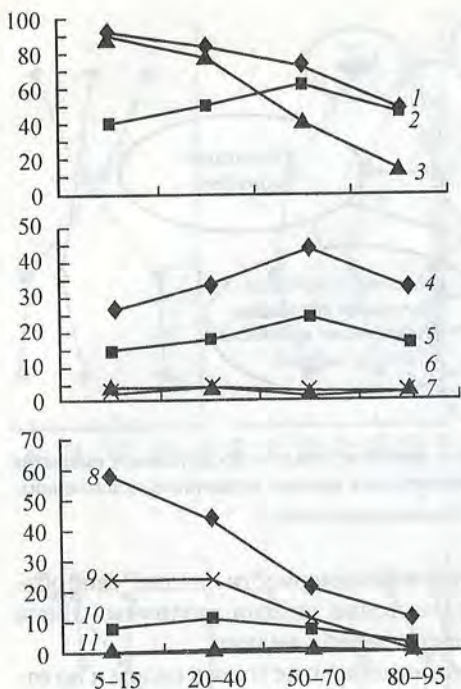


Рис. 6. Влияние опада на проективное покрытие трав, кустарничков и мхов в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — общее проективное покрытие, 2 — травы и кустарнички, 3 — мхи, 4 — *Vaccinium myrtillus*, 5 — *V. vitis-idaea*, 6 — *Linnaea borealis*, 7 — *Avenella flexuosa*, 8 — *Pleurozium schreberi*, 9 — *Hylocomium splendens*, 10 — *Dicranum polysetum*, 11 — *D. scoparium*. По оси абсцисс — проективное покрытие опада, %; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

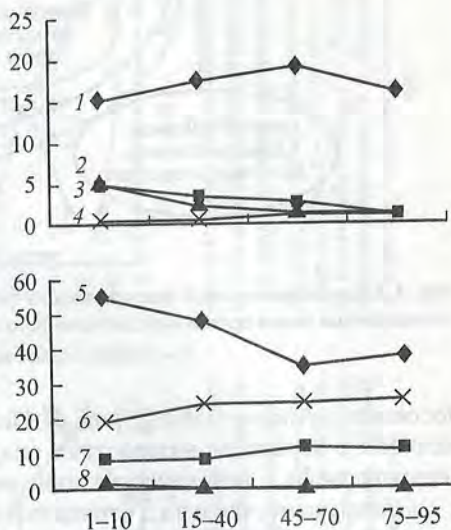


Рис. 7. Влияние *Vaccinium myrtillus* на проективное покрытие видов в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — *Vaccinium vitis-idaea*, 2 — *Linnaea borealis*, 3 — *Avenella flexuosa*, 4 — *Calluna vulgaris*, 5 — *Pleurozium schreberi*, 6 — *Hylocomium splendens*, 7 — *Dicranum polysetum*, 8 — *D. scoparium*. По оси абсцисс — проективное покрытие *Vaccinium myrtillus*, %; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

нения. *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Hylocomium splendens* и *Calluna vulgaris* (L.) Hull образуют группу положительно связанных между собой видов, наиболее обильных на повышенных участках микрорельефа (табл. 3). Несмотря на то что *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* положительно связаны с опадом, а *Hylocomium splendens* отрицательно, между собой они дают положительную связь (тип взаимодействия «благоприятствование—комфорт»). Очевидно, что эти виды сводит вместе фактор микрорельефа: возможно, на повышениях — бывших пнях — более богатые органикой почвы, что благоприятно как для эвмезотрофного *Hylocomium splendens*, так и для *Vaccinium myrtillus* (Мазная, 1990; Горожанкина и др., 2001). Одни авторы также описывали положительную сопряженность *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* как видов, имеющих сходные экологические амплитуды и наиболее обильных на бедных, кислых и влажных почвах (Кирикова, 1975; Рогова и др., 1985; Тимошок, 2000). В других работах подчеркивались отрицательные связи между ними в связи с конкурентными отношениями, поскольку их корневые системы находятся в одном горизонте, в основном в подстилке (Ипатов и др., 1995; Ипатов, Кирикова, 2001). В нашем случае также, несмотря на положительную связь в целом, при большом обилии *Vaccinium myrtillus* обилие *V. vitis-idaea* падает (тип взаимоотношений «благоприятствование—изживание») (рис. 7). Это и неудиви-

тельно, поскольку *Vaccinium myrtillus* обладает высокой конкурентной силой, которая связана с развитой сетью подземных побегов, образованием густых латок, достаточной высотой. Отмечается даже способность *Vaccinium myrtillus* тормозить рост всходов и подроста сосны. По сравнению с *Vaccinium myrtillus* *V. vitis-idaea* не является сильным эдификатором, поскольку образует разреженные куртины и негустую сеть корневищ (Зворыкина, 1969; Кирикова, 1975).

Другая группа положительно связанных между собой видов — *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis* и *Dicranum scoparium*, которые положительно связаны с напряженностью фитогенного поля ели и достигают максимального покрытия на пристволовом повышении ели. Достоверных связей с опадом для этих видов не выявлено. Ранее нами было обнаружено тяготение *Linnaea borealis* к пристволовым повышениям елей в ельнике чернично-зеленомошном, которое подтверждается и в сосняке (Лебедева, Тиходеева, Ипатов, 2005). А вот светолюбивую *Avenella flexuosa* трудно заподозрить в пристрастии к тени от еловых крон. Скорее всего, данную закономерность можно объяснить обнаруженным негативным влиянием видов доминирующей группы (*Vaccinium vitis-idaea* и особенно *V. myrtillus*) на *Avenella flexuosa* и *Linnaea borealis* (тип влияния — «изживание—ограничение») (табл. 4; рис. 7). Кроме того, на предыдущих рисунках также заметны противоположные линии регрессий указанных пар видов, которые могут свидетельствовать об их антагонизме (рис. 1, 2, 4). Таким образом, мы видим, что разделение и сведение видов происходит по предпочтительному развитию их на разных типах микрорельефа или за счет конкурентных отношений и вытеснения их в несвойственные для них места. Итак, наиболее сильное воздействие на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов оказывают крупные ели благодаря образованию большого количества опада и затенению почвы. Более слабое и рассеянное воздействие оказывают сосны 1-го яруса из-за своих высоко посаженных крон. Еще слабее действуют старая береза с разрушенной кроной и небольшие ели, недостаточно затеняющие напочвенный покров и не дающие большого количества опада. Другие авторы при изучении эдификаторной силы деревьев в чистых древостоях, рассчитанной через радиус дерева и расстояние до него, получили сходные закономерности (ряд уменьшения эдификаторной силы: ель, сосна, ольха черная, береза) (Котов, 1983). Наш ряд уменьшения фитоценотической силы: ель—сосна—береза получен для смешанных древостоев. Можно отметить также, что мхи оказались более чувствительны к влиянию елей, чем виды травяно-кустарничкового яруса, что связано с их высокой чувствительностью к хвойному опад.

Кроме традиционных методов дисперсионного анализа — подсчета квадратов корреляционных отношений и анализа линий регрессий по групповым средним — мы попытались использовать другие возможности дисперсионного анализа для оценки доли влияния того или иного фактора в варьировании опада и покрытий видов напочвенного покрова.

Сначала было оценено влияние такого фактора, как микрорельеф. Описанные нами градации (фон, повышения, пристволовые повышения, пни) рассматривались нами как градации дисперсионного комплекса единого фактора — микрорельефа (табл. 3). В табл. 5 приведены значения η^2 влияния микрорельефа для разных видов по всему участку, то же самое с исключением фона и площадок под еловым подростом, т. е. с исключением ровных мест и анализом влияния «чистого» микрорельефа. Мы видим, что на всем участке влияние микрорельефа не очень велико (сказывается численное преобладание фоновых участков), при исключении же последних роль микрорельефа резко возрастает. Интересно, что относительно более сильное воздействие микрорельефа оказывает на травяно-кустарничковые виды, особенно

ТАБЛИЦА 5

Влияние факторов микрорельефа, опада, древостоя (η^2)
и доля варьирования вида в общем варьировании видов
в сосняке чернично-зеленомошном

	Микрорельеф (с фоном)	Микрорельеф (без фона)	Опад	Деревья	Сами виды
N	495	60	431		
Общее проективное покрытие	0.15	0.38	0.50	0.33	
Травяно-кустарничковый ярус	0.04	0.33	0.17	0.13	
Моховой ярус	0.10	0.21	0.85	0.34	
Опад	0.08	0.36		0.42	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.03	0.37	0.10	0.17	0.22
<i>V. vitis-idaea</i>	0.02	0.07	0.08	0.14	0.07
<i>Linnaea borealis</i>	0.02	0.04	0.02	0.36	0.03
<i>Avenella flexuosa</i>	0.02	0.30	0.05	0.10	0.00
<i>Calluna vulgaris</i>	0.02	0.08	0.01	0.09	0.00
<i>Pleurozium schreberi</i>	0.03	0.15	0.16	0.12	0.28
<i>Dicranum polysetum</i>	0.02	0.11	0.04	0.10	0.05
<i>Hylocomium splendens</i>	0.03	0.15	0.08	0.14	0.34

на *Vaccinium myrtillus* и на *Avenella flexuosa*, что говорит о важности этого фактора для развития растений. Для мхов в целом и по отдельности сила влияния ниже, но она достоверна (для *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*), что подтверждает описанное ранее преимущественное развитие этих видов на определенных типах микрорельефа. Велика также доля микрорельефа в варьировании опада.

Сравнивая влияние микрорельефа с влиянием другого важного средообразующего фактора — опада, можно заметить, что к его воздействию, наоборот, более чувствительны мхи, чем травяно-кустарничковые виды (данные взяты из дисперсионного анализа с исключением из общей выборки площадок с выраженным микрорельефом для вычленения влияния только опада) (табл. 5). Таким образом, в варьировании травяно-кустарничковых видов большую роль играет микрорельеф, а в варьировании мхов — опад.

Следующим этапом работы была оценка вклада деревьев в варьирование проективного покрытия видов напочвенного покрова. Для этого мы использовали значения факториального и общего варьирования проективных покрытий видов из дисперсионного анализа влияния различных пород деревьев (сосен, березы и елей), при этом каждая порода рассматривалась как градация единого фактора — древостоя. Значение η^2 рассчитывалось так:

$$\eta^2 = \sum D_{\text{факт. вида}} / \sum D_{\text{общее вида}}$$

где $D_{\text{факт. вида}}$ (D_x) — факториальное варьирование вида по разным породам деревьев, $D_{\text{общее вида}}$ (D_y) — общее варьирование вида.

Полученные данные говорят о значительном влиянии деревьев на опад и зависимость от него мхи в целом и на *Linnaea borealis*, ранее показавшую себя зависимой от пристволовых повышений ели (табл. 5). В меньшей степени проявляется влияние деревьев отдельно на *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, здесь, очевидно, накладывается влияние других факторов (например, повышений микрорельефа, пней, связанных с древостоем, но не прямо, а косвенно).

Кроме того, мы попытались определить вклад факториального варьирования вида под влиянием дерева в общее факториальное варьирование всех видов под влиянием дерева в долях (отдельно для каждой породы дерева) (Ипатов, Кирикова, 1977):

$$X = D_{\text{факт. вида}} / \sqrt{\Sigma D_{\text{факт. всех видов}}}$$

где $D_{\text{факт. вида}}$ — факториальное варьирование вида под влиянием дерева.

То же самое можно сосчитать для совокупности деревьев:

$$X = \Sigma D_{\text{факт. вида}} / \sqrt{\Sigma D_{\text{факт. всех видов}}}$$

где $D_{\text{факт. вида}}$ — факториальное варьирование вида под влиянием совокупности деревьев.

Получилось, что наиболее обильные виды вносят наиболее значимый вклад в общее варьирование, что, впрочем, и следовало ожидать (табл. 5).

Помимо однофакторного дисперсионного анализа мы попробовали использовать методы многофакторного дисперсионного анализа, используя суммирование квадратов корреляционных отношений или долей варьирования и элиминируя части варьирования, вызванные совместным влиянием факторов (Журавлева, Ипатов, 2005).

Если исследуется влияние отдельных факторов среды, то «очищенное» влияние фактора 1 на вид А равно

$$|\eta_{\text{АФ}_1}^2| = \eta_{\text{АФ}_1}^2 (1 - \eta_{\text{Ф}_1\text{Ф}_2}^2) (1 - \eta_{\text{Ф}_1\text{Ф}_3}^2) \dots (1 - \eta_{\text{Ф}_1\text{Ф}_k}^2).$$

Удобнее вместо η^2 использовать варьирование $V = \eta^2 \cdot 100\%$. Тогда варьирование вида А под влиянием фактора 1 равно

$$|V|_{\text{АФ}_1} = V_{\text{АФ}_1} (1 - \eta_{\text{Ф}_1\text{Ф}_2}^2) (1 - \eta_{\text{Ф}_1\text{Ф}_3}^2) \dots (1 - \eta_{\text{Ф}_1\text{Ф}_k}^2).$$

Если исследуется несколько факторов, то полученные очищенные значения η^2 по отдельным факторам суммируются и получается совокупное влияние экологических факторов на вид:

$$|\eta_{\text{АФ}}^2| = \eta_{\text{АФ}_1}^2 + \eta_{\text{АФ}_2}^2 + \eta_{\text{АФ}_3}^2 \dots \eta_{\text{АФ}_k}^2.$$

Продолжая подобные рассуждения, приходим к выводу о том, что и при изучении взаимовлияний видов друг на друга также необходимо вычитать доли варьирования, вызванные влияниями других видов, при этом виды рассматриваются как факторы. Так, при определении истинного влияния вида В на вид А ($|V|_{\text{АВ}}$) надо элиминировать долю связи вида В со всем, что на него влияет: с видами А ($\eta^2_{\text{ВА}}$ — влияния А на В), С ($\eta^2_{\text{ВС}}$), D ($\eta^2_{\text{ВД}}$), Е ($\eta^2_{\text{ВЕ}}$) и суммой связи с экологическими факторами ($\eta^2_{\text{ВФ}}$):

$$|V|_{\text{АВ}} = V_{\text{АВ}} (1 - \eta^2_{\text{ВА}}) (1 - \eta^2_{\text{ВС}}) (1 - \eta^2_{\text{ВД}}) (1 - \eta^2_{\text{ВЕ}}) (1 - \eta^2_{\text{ВФ}}).$$

Таким же образом определяем влияние остальных видов на вид А ($|V|_{\text{АС}}$, $|V|_{\text{АD}}$, $|V|_{\text{АЕ}}$). Суммируя эти значения, мы получим общее влияние соседних видов на

ТАБЛИЦА 6

Доля варьирования (%) в общем варьировании видов с учетом совместного влияния видов и факторов (опада)

в сосняке чернично-зеленомошном

	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Linnaea borealis</i>	<i>Avenella flexuosa</i>	<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>
<i>Vaccinium myrtillus</i>	66	36	6	6	2	60
<i>V. vitis-idaea</i>	2.9	2.7	0.6	4.8	0.6	5.1
<i>Linnaea borealis</i>	1.8	0.7	2.8	3.6	0.8	8.6
<i>Avenella flexuosa</i>	4.1	1.3	4	7.1	0.6	8.8
<i>Calluna vulgaris</i>	2.5	0.9	1.2	3.3	0.2	3.9
<i>Pleurozium schreberi</i>	2.3	1.3	2.4	2.7	2.8	8.4
<i>Dicranum polysetum</i>	1.4	0.7	1	3	0.6	7.8
<i>Hylocomium splendens</i>	1.4	1.3	2.8	2.1	0.2	9
средний б.г.	2.3	1.3	1.6	3.8	0.8	8
	3	2.2				

ТАБЛИЦА 6 (продолжение)

	<i>Dicranum polysetum</i>	<i>Hylocomium splendens</i>	Суммарное влияние соседних видов	Опад	Суммарное влияние видов и опада	Влияние случайных факторов
<i>Vaccinium myrtillus</i>	17.7	6.6	38	10	48	52
<i>V. vitis-idaea</i>	8.6	9.5	37	8	45	55
<i>Linnaea borealis</i>	6.3	14.5	40	2	42	58
<i>Avenella flexuosa</i>	11.3	5.1	30	5	35	65
<i>Calluna vulgaris</i>	9.4	15.7	41	1	42	58
<i>Pleurozium schreberi</i>	3.5	11.5	27	16	43	57
<i>Dicranum polysetum</i>	16	8	23	4	27	73
<i>Hylocomium splendens</i>	10.9	10	28	8	36	64
	10	10				

вид А. Прибавив к этому значению суммарное влияние экологических факторов $|V|_{\Delta\Phi}$, получим общее влияние факторов на вид:

$$|V|_A = |V|_{AB} + |V|_{AC} + |V|_{AD} + |V|_{AE} + |V|_{\Delta\Phi}.$$

Отняв полученное значение от 100 %, мы получим варьирование, вызванное неучтенными факторами (в том числе влияния сочетания факторов) и случайное варьирование. Последнее включает в себя варьирование как результат ошибки при определении проективного покрытия, а также большой широты классов при разбивке действующего фактора. Результаты подобных расчетов в сосняке с учетом в качестве экологического фактора только одного опада приведены в табл. 6. В качестве комментария к таблице можно отметить значительное снижение силы влияния видов друг на друга, относительно низкое влияние соседних видов на мхи, а также то, что больше половины варьирования приходится на неучтенные и случайные факторы.

Заключение

Таким образом, на обилие и распределение напочвенного покрова в исследованном сосняке определяющее влияние оказывает древесный ярус и, в частности, характер кроны дерева. Высоко посаженные сосновые и особенно разрушенные

(березовые) кроны оказывают слабое воздействие на виды напочвенного покрова. Плотные еловые кроны, образующие большое количество опада, наиболее сильно влияют на произрастающие под ними травяно-кустарничковые и моховые виды. Максимальное влияние обнаружено у большой ели. Небольшие ели оказывают слабое воздействие, преимущественно на мхи, чувствительные даже к небольшим количествам опада. На характер распределения видов напочвенного покрова большое влияние оказывает микрорельеф, создаваемый древостоем, как первичный (пристволовые повышения, причем по-разному для разных пород), так и вторичный (повышения, часто связанные с ранее существовавшими здесь деревьями, а также остатки деревьев в виде пней). Причем микрорельеф в большей степени влияет на распределение трав и кустарничков, а опад сильнее сказывается на распределении мхов. Ценотическая составляющая в формировании мозаики напочвенного покрова проявляется в том, что ряд видов достигает максимального обилия на тех или иных предпочитаемых ими формах микрорельефа, несмотря на возможные конкурентные отношения (например, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Hylocomium splendens* — на повышениях) или же из-за них (как *Avenella flexuosa* — на пристволовом повышении ели).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 03-04-49262) и программы «Университеты России» (проект № 07.01.326).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонова А. А. Структура травянистой синузии и основных характеристик и популяционного поведения доминантов травяного яруса ненарушенных лесов Северного Урала // Проблемы ботаники на рубеже XX—XI вв.: Тез. докл. II(X) съезда РБО. СПб., 1998. Т. 1. С. 212.
- Арискина Н. П. Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 658—672.
- Банникова И. А. Влияние древесной и кустарниковой растительности на развитие нижних ярусов лесных биогеоценозов. М., 1967. 103 с.
- Горожанкина С. М., Константинов В. Д. Сравнительная эколого-фитоценотическая характеристика мхов в таежной зоне Западной Сибири // Экология. 2001. № 6. С. 420—426.
- Дмитриева Н. С. Воздействие *Pinus sylvestris* L. на первичную продуктивность *Vaccinium vitis-idaea* L. в лесных биогеоценозах Кольского полуострова // Актуальные проблемы геоботаники: современные направления исследований в России. Петрозаводск, 2001. С. 89.
- Егошина Т. Л., Колупаева К. Г., Рычкова Н. Н. и др. Ресурсы *Vaccinium vitis-idaea* (*Ericaceae*) в Кировской области // Раст. ресурсы. 2005. Т. 41. Вып. 1. С. 72—81.
- Журавлева Е. Н., Инатов В. С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах северо-запада России. 1. Влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 702—712.
- Зворыкина К. В. Влияние травяно-кустарничкового яруса соснового леса на развитие подроста сосны // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по изучению взаимоотношений растений в фитоценозах. Минск, 1969. С. 73—74.
- Инатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А. и др. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценотический анализ видового состава // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 61—75.
- Инатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1441—1445.
- Инатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1999. 316 с.
- Кирикова Л. А. Эколого-фитоценотическая характеристика некоторых видов травяно-кустарничкового яруса елового леса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975. 16 с.

Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. Взаимоотношения видов напочвенного покрова на разных стадиях развития ельника чернично-зеленомошного // Вестн. СПбГУ. 2003. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 30—47.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 400—410.

Мазная Е. А. Эколого-популяционные исследования черники обыкновенной в сосняках средней Карелии // Брусничные в СССР. Новосибирск, 1990. С. 119—124.

Маслов А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1646—1652.

Рогова Т. В., Орловская Л. А., Короткова Г. И. О мозаичности напочвенного покрова лесных биогеоценозов // Взаимодействие между компонентами экологических систем. Казань, 1985. С. 115—123.

Санникова Н. С. Корневая конкуренция древостоя как фактор организации лесного биогеоценоза // 5-й Всерос. популяц. семинар «Популяция, сообщество, эволюция». Казань, 2001. С. 218—220.

Санникова Н. С., Локосова Е. И. Микроросистемный анализ структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург, 2001. С. 73—94.

Сахарова Н. М. О варьировании некоторых морфологических признаков черники и брусники в пределах фитоценоза // Ботаника: исследования Белорус. отд. ВБО. Минск, 1966. Вып. 8. С. 220—224.

Сеннов С. Н. Уход за лесом. Экологические основы. М., 1984. 128 с.

Тархова Т. Н. О влиянии почвенных факторов на развитие мхов // Экология. 1970. № 4. С. 30—40.

Тархова Т. Н., Ипатов В. С. Влияние освещенности и опада на развитие некоторых мхов // Экология. 1975. № 1. С. 58—65.

Тимошок Е. Е. Экология черники (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в Западной Сибири // Экология. 2000. № 1. С. 11—16.

Zvereva E. L., Kozlov M. V. Facultative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution // J. Ecol. 2004. Vol. 92. N 2. P. 288—296.

SUMMARY

The paper concerns the methods for estimation of tree layer influence on plant soil-cover species. Using original value, namely the complex index F (tension of tree layer-produced phytogenic field) we have shown that abundance and distribution of plant soil-cover species in bilberry-moss pine forests significantly depend on the tree layer influence, particularly on the tree crown characters. Highly situated pine crowns slightly affect plant soil-cover species, whereas low and dense fir crowns bring strong influence on the lower layers of the community. The original value for tree phytocenotic strength is proposed. By use of correlation, mono- and multifactor analyses, we have detected interactions between various plant soil-cover species and comparatively estimated the roles of tree layer, waste and microrelief. We have shown that distribution of plant soil-cover species is strongly affected by tree layer-produced microrelief such as near-stem uplands, stumps and their traces. The phytocenotic component in soil-cover mosaic formation displays in the fact, that some species, despite their competitive interrelations, jointly grow in preferred microrelief segments (for example, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* and *Hylocomium splendens* are clustered on uplands), while others avoid competition (for instance, *Avenella flexuosa* grows in the highest abundance on fir near-stem uplands free from the rest plant soil-cover species). It is shown that microrelief predominantly affects distribution of grasses and shrubs, whereas tree waste is more significant for distribution of mosses.