

УДК 581.55

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

**ВЛИЯНИЕ ДЕРЕВЬЕВ НА НАПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ  
В ОСИНИКЕ ЧЕРНИЧНОМ**

V. Ch. LEBEDEVA, M. Yu. TIKHODEYEVA, V. S. IPATOV.

THE EFFECT OF THE TREE LAYER ON THE SOIL COVER IN THE BILBERRY ASPEN FOREST

Санкт-Петербургский государственный университет

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

Тел. (812) 3281472

E-mail: vsipatov@mail.ru

Поступила 14.11.2007

Проведена оценка воздействия деревьев разных пород на виды напочвенного покрова в осиннике черничном (о-в Коневец, Ленинградская обл.). С помощью показателя напряженности фитогенного поля, учитывающего параметры дерева, в том числе и его кроны, и расстояние до объекта воздействия, проведен сравнительный анализ воздействия осин, сосен, берез и елей на сквозистость, количество опада и виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов. С помощью дисперсионного анализа проведена сравнительная оценка воздействия напряженности фитогенных полей разных пород деревьев и факторов биотопа (сквозистости и опада) на суммарное покрытие трав, кустарничков и мхов.

Ключевые слова: древостой, фитогенное поле, осинник черничный.

Данная работа продолжает серию работ, целью которых является изучение взаимоотношений видов на разных стадиях автогенной сукцессии восстановления ельника чернично-зеленомошного. Ранее были исследованы ельник и сосняк чернично-зеленомошные, черничные березняки. В задачи работы входило исследование средообразующего влияния древостоя в целом и отдельно по породам на условия биотопа (освещенность, опад, микрорельеф) и на виды, произрастающие под его пологом. Также рассматриваются взаимоотношения между видами напочвенного покрова, их ценотические и биотопические приоритеты.

Осиновые леса имеют преимущественно вторичное происхождение, развиваясь на месте вырубленных или сгоревших еловых лесов, а в южных районах — хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (Бибилова, 1998). В северных районах осинники обычно формируются вместо зеленомошных, черничных и кисличных ельников (Ниценко, 1972). Восстановление ельника через осину или березу чаще происходит на достаточно богатых суглинистых или глинистых почвах, тогда как на песчаных и супесчаных вероятнее прохождение этого процесса через сосну (Растительность..., 1980).

На северо-западе России распространены следующие типы осинников: мертвопокровные, зеленомошные (черничные, папоротниковые, плауновые), долгомошные (черничные и брусничные), травяные (вейниковые, кисличные, костяничные, снытевые, аконитовые, таволговые и др.) (Дегтева, 1998; Дегтева и др., 2001). В. И. Василевич (2000) выделяет циклы ассоциаций березняков, осинников и сеорошчатников, сходных по экотопу и составу нижних ярусов: черничный, кис-

личный, лесновейниковый, олуговелый, неморальнотравный и влажнотравный. Осинники черничные по классификации А. А. Ниценко (1972) относятся к группе мезофильных осинников средних почв. Образуются они на месте черничных или кисличных хвойных лесов. Тип осинник черничный (Ипатов, 1960) распространен на ровных участках или пологих склонах с достаточным дренажом на среднеподзолистых, супесчаных и суглинистых почвах. В древостое, как правило, имеется смесь других пород (березы, ели, реже — сосны). Осина обычно имеет бонитет II, а ель — бонитет III. Осиновые леса имеют меньшую сомкнутость крон, чем ельники, поэтому под полог леса проникает больше света и тепла, атмосферные осадки задерживаются незначительно (10 %). Осиновый опад, богатый зольными элементами, особенно кальцием, калием и азотом, способствует увеличению плодородия почвы. Но поскольку общее количество опада велико (3—5 т/га) и в нем много кремния, он слеживается и медленно разлагается, что способствует образованию грубого гумуса и неблагоприятно сказывается на физико-химических свойствах почвы (Зонн, 1954; Банникова, 1967; Ниценко, 1972). Хотя по другим данным, осиновый опад обладает высокой степенью разложения, формирует подстилку с низкой кислотностью, которая разлагается уже к середине следующего лета, образуя при этом мягкий гумус и способствуя переходу к дерновому типу почв (Ипатов, 1960). Обогащению почвы гумусом способствует и большое количество разлагающихся корней осины и ее поросли. В травяно-кустарничковом ярусе (11—44 % покрытия) постоянными видами являются *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt. В связи с обогащением почвы и осветлением подпологового пространства к чернике примешиваются более требовательные к почвам виды, такие как *Oxalis acetosella* L., *Rubus saxatilis* L., *Pyrola* spp., а также более светолюбивые виды — *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Fragaria vesca* L., *Melampyrum pratense* L., *Aegopodium podagraria* L., *Convallaria majalis* L., *Solidago virgaurea* L. (Ниценко, 1972). Моховой покров развит слабо, в основном на пнях и упавших стволах деревьев. Основными ассоциациями являются следующие: чернично-вейниковая, чернично-кисличная, чернично-костяничная, чернично-орляковая и чернично-брусничная (Ипатов, 1960).

### Материалы и методы

Материал для работы был собран в осиннике черничном, распложенном на первой озерной террасе в юго-восточной части о-ва Коневец (Ладожское озеро, Ленинградская обл.). Поверхность террасы сложена песчано-валунными отложениями, на которых сформировались грубогумусовые песчаные почвы. Мощность подстилки  $A_0$  — 1.8—2.5 см, состоит она из слаборазложившегося хвойного опада ели и сосны и листовного опада осины. Нижний слой подстилки составляет треть всей толщи, представлен продуктами разложения опада и густо переплетен корнями. Горизонт  $A_1A_2$  — свежий, темно-бурый почти черный, тонкозернистый, с большим количеством корней деревьев и трав, мощность его не превышает 6—7 см. Горизонт В — буро-коричневый с подпалинами и пятнами темно-охристого цвета, представлен среднезернистым песком, пронизан древесными корнями и на глубине 30—35 см переходит к материнской породе, представленной рыжим песком озерного происхождения.

В осиннике была заложена пробная площадь 20 × 20 м, на которой по координатной сетке отмечалось положение деревьев и подроста, определялись их вы-

сота, диаметр ствола, высота прикрепления кроны, вертикальная и горизонтальная проекция кроны. Описание напочвенного покрова проводилось на площадках 0.1 м<sup>2</sup> с указанием проективного покрытия видов, количества опада, процентного соотношения хвойного, осинового и березового опада, особенностей микрорельефа, таких как фон, пристволовые повышения деревьев, пни, край елового подроста, синузии ели. Также проводилось измерение сквозистости древесного полога с помощью сквозистомера (Ипатов, 1998). Значение средней сквозистости получалось из усреднения 5 боковых измерений под углом 45° и измерения в зените. Всего было описано 400 площадок.

Используя методы дисперсионного и корреляционного анализов, подсчитывались значения квадратов корреляционных отношений, коэффициентов корреляции Пирсона и оценивалось влияние напряженности фитогенного поля древостоя и факторов биотопа (опада и сквозистости) на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Расчет напряженности фитогенного поля древостоя ( $F$ ) проводился при помощи специальной компьютерной программы с учетом морфометрических характеристик каждого дерева и расстояния до площадки по следующей формуле:

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

где  $d$  — диаметр ствола,  $D$  — диаметр кроны,  $H$  — высота дерева,  $h$  — высота прикрепления кроны,  $L$  — расстояние от ствола.

Наибольший вклад в значение напряженности вносили ближайшие к площадке деревья. Для различных градаций микрорельефа подсчитывалась достоверность различий средних проективных покрытий видов, опада и сквозистости.

## Результаты и обсуждение

Древостой осинника имеет сложное строение. Первый ярус образуют мощные 26-метровые осины с крупными раскидистыми кронами (до 9 м в диам.) (табл. 1). Нижние скелетные ветви осин отходят под углом 40—45° от ствола на высоте 15 м и смыкаются в единый ажурный лиственный полог на высоте 18 м. Кроме осин в верхний полог древостоя входят сосны и березы, но доля их участия ниже, их кроны имеют угнетенный вид: они разрежены и асимметричны. Второй ярус образуют 10-метровые ели и в меньшей степени березы. Ели расположены по участку не равномерно, а сгруппированы в той части, где полог верхнего яруса сильно разрежен,

ТАБЛИЦА 1  
Характеристика древостоя в осиннике черничном

Порода	Возраст, лет	Число особей, пл./га	Высота, средн. (макс.), м	Диаметр ствола, средн. (макс.), см	Диаметр кроны, м
Осина	70	9/225	26 (29)	32 (46)	6—9
Береза	70	3/75	21 (22)	19.5 (22)	3—6
»	35	6/150	14 (18)	10 (12)	1.5—3
Сосна	70	5/125	20 (21)	22.5 (25)	3—4.5
Ель	50	13/325	9 (12)	9 (11)	2—3.5
»	25	27/675	4 (6)	5 (6)	1.5—2.5

Примечание. пл./га — площадка/гектар.

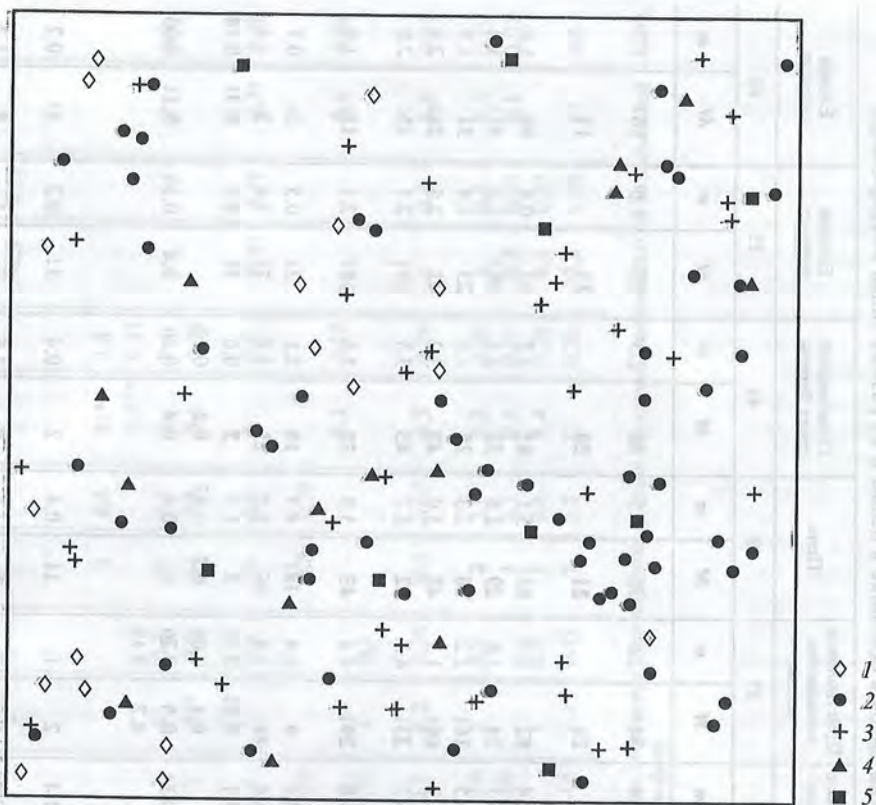


Рис. 1. Схема расположения деревьев и подроста в осиннике черничном.  
1 — осина, 2 — ель, 3 — подрост ели, 4 — береза, 5 — сосна.

здесь они формируют самостоятельную синузию с большим количеством хвойного опада и низкой освещенностью (рис. 1). У елей в группах кроны относительно узкие и по большей части асимметричные, поднятые над землей на высоту от 1 до 2 м. Ели, произрастающие вне группы, имеют пышные раскидистые кроны с нижними ветвями, опущенными до земли. В подросте преобладает ель со средней плотностью 1 тыс./га, особи березы и рябины единичны.

В напочвенном покрове проективное покрытие трав и кустарничков невелико, мхов — и того меньше, зато много опада, в составе которого преобладает осиновый, хотя березового и хвойного тоже немало (табл. 2). В травяно-кустарничковом ярусе наиболее обильна *Vaccinium myrtillus*, менее значимы *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea* L., *Vaccinium vitis-idaea*, *Majanthemum bifolium*. На открытых освещенных прогалинах появляются опушечно-лесные виды, такие как *Viola canina* L., *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*. В малообильном моховом покрове наиболее заметны *Brahythecium salebrosum* (Web. et Mohr.) B. S. G. и *Dicranum scoparium* Hedw. В целом надо отметить достаточно высокую степень гетерогенности растительности в осиннике, что связано с неравномерностью расположения деревьев — наличием просветов в осиновом пологе и концентраций елей в особой синузии.

Суммарное воздействие напряженности *фитогенного поля древостоя* в осиннике выражается в положительном влиянии на количество хвойного опада и отрицательного — на сквозистость, общее проективное покрытие и покрытие трав и ку-

ТАБЛИЦА 2

Средние значения сквозистости, опада и проективных покрытый видов в осиннике в целом и на разных типах микрорельефа

Тип микрорельефа	Весь участок		Фон		Пристовое повышение сосны		Пристовое повышение березы		Пристовое повышение осины		Пень		Поваленный ствол березы		Еловый подрост		Еловая синюха	
	М	встречаемость	М	т	М	т	М	т	М	т	М	т	М	т	М	т	М	т
Число площадок	400		130		9		16		27		19		43		75		60	
Сквозистость в зените	30		38	1.4	45	3.9	28	3.4	34	2.8	35	4.5	30	2.3	25	1.6	18	1.3
Сквозистость средняя	20		23		24		20		21		21		20		23		17	
Опад	94		96	0.8	99	1.1	93	2.4	92	2.3	83	5.1	85	3.3	97	0.8	98	1.0
Опад хвойный	33	100	29	1.0	36	4.5	26	4.7	24	1.6	29	2.8	32	2.1	36	1.5	45	1.4
Опад березовый	26	99	27	1.0	27	3.8	25	3.5	16	1.2	28	2.3	25	1.7	23	1.4	31	1.5
Опад осиновый	42	96	44	1.7	38	7.6	49	6.9	60	1.7	42	3.9	43	3.2	42	2.5	24	2.5
Общее проективное покрытие	36	99	50	2.4	32	8.8	42	6.3	33	4.3	52	5.7	43	3.5	19	2.1	15	2.0
Травяно-кустарничковый ярус	33	98	50	2.4	30	9.2	39	6.8	29	4.4	43	5.9	38	3.6	18	2.1	13	1.9
Моховой ярус	6	57	6	0.9	5	2.6	10	3.1	9	2.4	18	4.3	10	2.1	3	0.5	3	0.7
<i>Vaccinium myrtillus</i>	22	70	36	2.5	22	9.2	30	6.4	16	3.4	36	5.7	25	3.7	7	1.4	3	1.4
<i>V. vitis-idaea</i>	2	25	2	0.4	0.3	0.17	4	2.1	0.5	0.26	3	1.3	2	0.6	1	0.4	0.3	0.14
<i>Linnaea borealis</i>	0.1	3	0.3	0.17					0.1	0.05	0.3	0.27	0.2	0.12				
<i>Trentalis europaea</i>	1	18	1	0.3			0.4	0.31	0.5	0.26	1	0.4	0.4	0.20	0.4	0.10	0.1	0.03
<i>Melampyrum pratense</i>	0.1	3	0.2	0.07					0.2	0.19								
<i>Luzula pilosa</i>	0.1	2	0.1	0.06					2	1	1	0.4	2	0.4	1	0.2	1	0.2
<i>Majanthemum bifolium</i>	2	39	3	0.5	2	0.8	3	1.4	2	1	1	0.4	2	0.4	1	0.2	1	0.2
<i>Oxalis acetosella</i>	8	81	9	1	7	3.1	6	2.9	6	2	6	1.6	9	1.6	7	1	8	1.3
<i>Stellaria holostea</i>	3	33	6	1	1	0.6	1	0.5	5	2	2	1.1	4	1.3	2	1	1	0.3

<i>Melica nutans</i>	0.04	1	0.1	0.1	2	2.2	1	1	0.1	0.05		0.3	0.27	1	0.2
<i>Rubus saxatilis</i>	1	5	0.9	0.1	2	2.2	1	1	0.1	0.05		0.3	0.27	1	0.2
<i>Viola canina</i>	0.01	1	0.02	0.01	2	1.2	1.7	0.8	3†	0.9	0.23				
<i>Fragaria vesca</i>	0.02	1	0.05	0.04	2	3	3.1	4†*	6†	2.7	0.5				
<i>Pleurozium schreberi</i>	1	5	0.4	0.1					1	0.8	3†*	1.8			
<i>Dicranum polysetum</i>	0.03	1							1	0.8	0.21*	0.23			
<i>Dicranum scoparium</i>	1	18	1	0.3	2	1.2	5†	1	3†	0.9	1	0.4			
<i>Hylacomium splendens</i>	1	7	0.3	0.2			3	4†*	6†	2.7	0.5	0.28			
<i>Brachythecium salebrosum</i>	2	23	3	0.4	3	2.2	1†	0.4	1†	0.6	3	0.8	0.4†	0.3†	0.26
<i>B. velutinum</i>	0.04	1					0.1	0.06	0.8	0.79					
<i>Rhodobryum roseum</i>	0.3	4	1	0.2			0.3	0.31	1	0.4	0.1	0.12		0.1	0.08
<i>Plagiominium cuspidatum</i>	0.1	1	0.01	0.01			2†	0.7	0.2	0.19	0.5	0.28	1	0.5	0.34
<i>Plagiothecium cavifolium</i>	0.4	7	0.04	0.04			0.1	0.06	2	1.8	0.2	0.16	1	0.3	0.19
<i>P. laetum</i>	0.4	6	0.05	0.04			0.1	0.09	1	1.1	0.1	0.12	0.3	0.21	0.03
<i>Tetraphis pellucida</i>	0.1	2					0.1	0.09	1	0.4	0.4	0.26	0.1	0.07	
<i>Sanionia uncinata</i>	0.2	5	0.1	0.07			0.1	0.06	1	0.5	1†	0.26	0.1	0.09	0.4
<i>Lophocolea heterophylla</i>	0.4	8	0.1	0.07			0.1	0.06	0.2	0.19	1	0.26	0.1	0.09	0.4

Примечание. М — среднее, т — ошибка среднего. Стрелками отмечены значения, достоверно отличающиеся от фона (на уровне значимости 0.95; со звездочкой — 0.90), направление стрелки указывает увеличение или уменьшение среднего по отношению к фону.

ТАБЛИЦА 3

Влияние напряженности фитогенного поля деревьев и факторов биотопа в осиннике черничном

	F дростоя	F елей	F сосен	F берез	F осин
	$\eta^2$	$\eta^2$	$\eta^2$	$\eta^2$	$\eta^2$
Фдростоя					
Сквозистость в зените	(-)0.17	(-)0.28	(-)0.07	(-)0.10	0.11
Сквозистость боковая	(-)0.14	(-)0.20	(-)0.09	(-)0.15*	(-)0.13
Сквозистость средняя	(-)0.14*	(-)0.23	(-)0.08	(-)0.12	(-)0.10
Опад	(+)0.07	(+)0.13	0.03	0.13	(-)0.13
Опад хвойный	(+)0.16	(+)0.31	0.09	(-)0.18	(-)0.10
Опад березовый	0.14*	0.19	(-)0.12	(+)0.16	(-)0.22
Опад осиновый	(-)0.13	(-)0.22*	0.13	(+)0.21	(+)0.21
Общее ПП	(-)0.18	(-)0.37	(-)0.14	0.08	(-)0.14
Травы и кустарнички	(-)0.17	(-)0.35	(-)0.14	0.08	(-)0.18
Мхи	(-)0.09	(-)0.14	(-)0.02	(+)0.17	(+)0.10
<i>Vaccinium myrtillus</i>	(-)0.18	(-)0.33	(-)0.11*	(-)0.05	(-)0.17
<i>V. vitis-idaea</i>	(-)0.11	(-)0.11	(-)0.06	(+)0.32	(-)0.08
<i>Linnaea borealis</i>	(-)0.01	(-)0.02	(-)0.01	0.01	0.01
<i>Trientalis europaea</i>	(-)0.04	(-)0.08	(-)0.02	(-)0.03	0.03
<i>Melampyrum pratense</i>	0.03	(-)0.03	0.02	0.02	0.08
<i>Luzula pilosa</i>	(-)0.02	0.04	0.03	0.02	0.03
<i>Majanthemum bifolium</i>	(-)0.08	(-)0.09	(-)0.03	(-)0.17	(-)0.14*
<i>Oxalis acetosella</i>	(+)0.08	(+)0.16	(+)0.05	(+)0.15*	0.09
<i>Stellaria holostea</i>	(-)0.09	(-)0.12	(-)0.08	(-)0.10	0.14
<i>Melica nutans</i>	(-)0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
<i>Rubus saxatilis</i>	(-)0.03	(-)0.09	0.06	(-)0.05	(-)0.06
<i>Viola canina</i>	0.03	0.01	0.02	0.02	0.09
<i>Fragaria vesca</i>	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01
<i>Pleurozium schreberi</i>	(-)0.03	(-)0.06	(-)0.01	(-)0.01	(-)0.02
<i>Dicranum scoparium</i>	(+)0.11	(-)0.08	(-)0.03	(+)0.31	0.06
<i>Hylocomium splendens</i>	0.13	(-)0.03	(-)0.01	(+)0.79	(+)0.37
<i>Brachythecium salebrosum</i>	(-)0.06	(-)0.11	(-)0.02	(-)0.03	0.05
<i>Rhodobryum roseum</i>	(-)0.02	(-)0.08	0.02	(-)0.02	(-)0.02
<i>Plagiommium cuspidatum</i>	0.07	0.01	0.01	(+)0.31	(+)0.26
<i>Plagiothecium cavifolium</i>	(+)0.20	(+)0.30	0.01	(+)0.06	(+)0.12
<i>P. laetum</i>	0.06	0.06	0.01	0.01	(+)0.43
<i>Tetraphis pellucida</i>	0.01	0.08	0.04	(+)0.50	0.09
<i>Sanionia uncinata</i>	0.04	0.09	0.04	0.04	(+)0.16
<i>Lophocolea heterophilla</i>	(+)0.13	(+)0.56	0.02	(+)0.03	0.03
Сумма ПП трав и кустарничков	(-)0.18	(-)0.28	(-)0.09	0.07	(-)0.15*
Сумма ПП мхов	(-)0.08	(-)0.09	(-)0.02	(+)0.34	(+)0.19
Сумма ПП всех видов	(-)0.17	(-)0.26	(-)0.09	0.09	0.15
Сумма факторов	0.48	0.23	0.10	0.16	0.16

старничков и отдельно на *Vaccinium myrtillus* (табл. 3; рис. 2). Это воздействие складывается из часто разнонаправленного влияния разных пород деревьев.

Напряженность фитогенного поля елей позитивно влияет на количество хвойного опада и некоторые мхи (*Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Ivats., *Lophocolea heterophilla* (Schrad.) Dum.) и негативно — на сквозистость, общее проективное по-

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

	Сквозистость в зените	Сквозистость средняя	Опад хвойный	Опад березовый	Опад осиновый
	$\eta^2$	$\eta^2$	$\eta^2$	$\eta^2$	$\eta^2$
Фдревостоя	(-)0.08	(-)0.12	(+)0.07	(-)0.08	(-)0.03
Сквозистость в зените		(+)0.83	(-)0.07	(-)0.09	(+)0.07
Сквозистость боковая	(+)0.36	(+)0.94	0.08	0.05	0.13
Сквозистость средняя	(+)0.66		(-)0.08	0.07	(+)0.11
Опад	0.03	0.07	0.02	(-)0.05	0.06
Опад хвойный	(-)0.16	(-)0.26		(+)0.26	(-)0.78
Опад березовый	(+)0.14	(-)0.18	(+)0.28		(-)0.71
Опад осиновый	(+)0.18	(+)0.25	(-)0.78	(-)0.69	
Общее ПП	(+)0.33	(+)0.46	(-)0.08	0.05*	(+)0.05*
Травы и кустарнички	(+)0.34	(+)0.48	(-)0.09	0.06	(+)0.07
Мхи	(+)0.05	(+)0.10	0.02	(+)0.03	0.03
<i>Vaccinium myrtillus</i>	(+)0.31	(+)0.45	(-)0.09	(-)0.04	(+)0.05*
<i>V. vitis-idaea</i>	(+)0.08	(+)0.10	(-)0.04	(+)0.05*	0.03
<i>Linnaea borealis</i>	(+)0.11	(+)0.14	0.01	0.00	0.01
<i>Trientalis europaea</i>	(+)0.24	(+)0.25	0.02	0.02	0.02
<i>Melampyrum pratense</i>	(+)0.08	(+)0.34	0.01	0.01	0.04
<i>Luzula pilosa</i>	(+)0.06	(+)0.15	0.01	0.02	0.02
<i>Majanthemum bifolium</i>	(+)0.13	(+)0.25	(-)0.03	0.02	0.03
<i>Oxalis acetosella</i>	(+)0.05*	(+)0.11	(+)0.03	(+)0.04	(-)0.03
<i>Stellaria holostea</i>	(+)0.09	(+)0.14	(-)0.05	(-)0.07	(+)0.08
<i>Melica nutans</i>	0.02	(+)0.11	0.01	0.01	0.03
<i>Rubus saxatilis</i>	(+)0.10	(+)0.42	0.06	0.02	0.04
<i>Viola canina</i>	(+)0.04	(+)0.13	0.01	0.01	0.02
<i>Fragaria vesca</i>	(+)0.07	(+)0.11	0.01	0.00	0.02
<i>Pleurozium schreberi</i>	0.04	(+)0.09	0.01	(+)0.02	(+)0.03
<i>Dicranum scoparium</i>	(+)0.02	(+)0.07	0.05	(+)0.07	(-)0.12
<i>Hylocomium splendens</i>	(+)0.04*	(+)0.12	(-)0.03	(-)0.01	(+)0.02
<i>Brachythecium salebrosum</i>	(+)0.08	(+)0.14	0.02	(+)0.07	(-)0.03
<i>Rhodobryum roseum</i>	(+)0.07	(+)0.15	0.04	(+)0.01	(-)0.02
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	0.03	0.04	(-)0.04	0.01	0.03
<i>Plagiothecium cavifolium</i>	(-)0.04	(-)0.07	0.03	0.02	(-)0.03
<i>P. laetum</i>	(-)0.02	(-)0.10	0.01	0.02	(-)0.02
<i>Tetraphis pellucida</i>	0.02	0.05	0.02	0.02	0.01
<i>Sanionia uncinata</i>	0.02	0.06	0.02	(-)0.04	(+)0.06
<i>Lophocolea heterophylla</i>	0.02	0.05	(+)0.04	(-)0.05*	(-)0.07
Сумма ПП трав и кустарничков	(+)0.25	(+)0.38	(-)0.08	0.04	(+)0.05
Сумма ПП мхов	0.04	0.10	0.02	(+)0.03	0.04
Сумма ПП всех видов	(+)0.23	(+)0.35	0.07	0.04	0.05
Сумма факторов	0.17	0.36	0.39	0.36	0.34

Примечание. Влияющий фактор расположен в верхней строке; вид или фактор, на который влияют — в левом столбце; значения квадратов корреляционных отношений ( $\eta^2$ ), достоверные на уровне значимости 0.95, выделены жирным шрифтом; достоверные на уровне 0.90 — жирным со звездочкой, знак связи (в скобках) устанавливался по знаку достоверного коэффициента корреляции Пирсона (уровень значимости 0.95) и по характеру наклона эмпирической регрессии; F — напряженность фитогенного поля; ПП — проективное покрытие.





Рис. 2. Схема связей в осиннике черничном.

Здесь и на рис. 7: сплошная черта — положительные связи, пунктирная черта — отрицательные связи.

крытие, покрытие трав и кустарничков, *Vaccinium myrtillus* (табл. 2, 3). Отрицательное влияние на мхи, *Vaccinium vitis-idaea*, *Trientalis europaea* L., *Majanthemum bifolium*, *Stellaria holostea*, *Brahythecium salebrosum* обнаруживается только по линиям регрессии, коэффициентам корреляции и средним (табл. 2, 3; рис. 3). Поскольку большинство видов положительно связаны со сквозистостью и отрицательно — с хвойным опадом, положение под елями неблагоприятно для них за счет затенения и образования достаточно большого количества этого самого хвойного опада. Усугубляет ситуацию и тот факт, что ели образуют синузию, где происходит усиление их воздействия. Хотя кроны елей в синузии расположены достаточно высоко над землей, здесь не проявляется положительный эффект влияния пристволовых повышений елей на некоторые виды трав и кустарничков (*Oxalis acetosella*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis* L.), показанный ранее в ельнике (Лебедева и др., 2005). Это связано с молодостью елей, неразвитостью пристволовых повышений и высокой плотностью деревьев. Негативное воздействие оказывает как снижение освещенности, так и агрессивный характер стволовых и подкروновых вод, отличающихся высокой кислотностью (Никонов и др., 2002). Как показано ра-

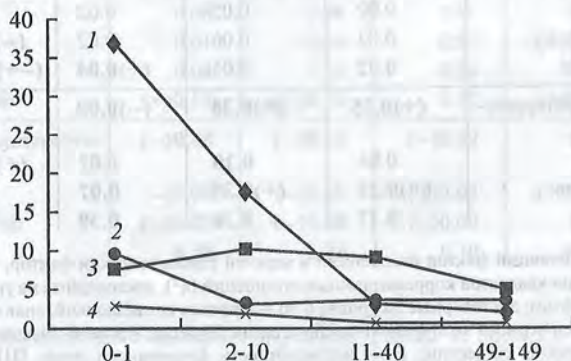


Рис. 3. Влияние напряженности фитогенных полей елей на проективное покрытие видов в осиннике черничном.

1 — *Vaccinium myrtillus*, 2 — мхи, 3 — *Oxalis acetosella*, 4 — *Majanthemum bifolium*. По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля елей, у. е.; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

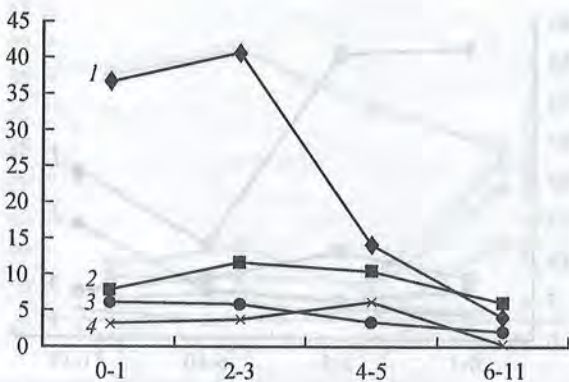


Рис. 4. Влияние напряженности фитогенного поля сосен в осиннике черничном.

1 — *Vaccinium myrtillus*, 2 — *Oxalis acetosella*, 3 — мхи, 4 — *Majanthemum bifolium*. По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля сосен, у. е.; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

нее, в еловой парцелле по сравнению с окнами создаются особые природные условия: снижение освещенности в 5–6 раз, температуры воздуха на 0.5–1.5°, количества проникающих осадков, талой воды, влажности почвы и, с другой стороны, увеличение количества опада из хвои и шишек и влажности воздуха. Поэтому в еловых парцеллах снижается число и обилие видов растений, почвенных беспозвоночных и позвоночных животных (Дылис и др., 1964). Есть и исключения из этого правила. Так, *Oxalis acetosella* одинаково обильна и на фоне, и в еловой синузии (табл. 2), дольше других видов удерживается под пологом елей, что объясняется ее теневыносливостью и пластичностью (Полякова и др., 1981; Шорина, 1983). Это еще раз подтверждает пациентность этого вида, показанную ранее в березняках (Лебедева и др., 2007). Кроме того, повышенное обилие *Plagiothecium cavifolium* и *Lophocolea heterophylla* — мхов, приуроченных к пристволовым повышениям, валлежу и пням (Абрамов, Волкова, 1998; Шляков, 1982), — связано с тем, что в еловой синузии было отмечено большое количество мертвых и упавших стволов берез — следов бывшего господства здесь березовой синузии. Важно, что характер и знак связей напряженности фитогенного поля древостоя и напряженности фитогенного поля елей (со сквозистостью, хвойным опадом, общим проективным покрытием видов, покрытием трав и кустарничков) совпадают, что говорит о том, что основное влияние в осиннике оказывают ели второго яруса (табл. 3).

В отличие от елей сосны оказывают более слабое воздействие. Так, показано, отрицательное (по линиям регрессии), но недостоверное влияние напряженности **фитогенного поля сосен** на сквозистость, что связано с прозрачностью и высоким расположением их крон. Несмотря на это, под кронами сосен все же происходит снижение общего проективного покрытия, покрытия трав и кустарничков, *Vaccinium myrtillus*, *Majanthemum bifolium*, *Stellaria holostea* (табл. 2, 3; рис. 4). Очевидно, сказывается затенение и увеличение количества хвойного опада, хотя и не подтвержденные достоверными данными. Другие авторы также показывают более слабое влияние фитогенных полей сосен по сравнению с елями за счет высоты и ажурности крон, глубоко залегающих корней и быстрой минерализации опада (Никонов и др., 2002; Разнообразие почв..., 2006).

Влияние напряженности **фитогенного поля осин** неоднозначно. Показано ее положительное влияние на количество осинового опада, сквозистость, мхи и отрицательное — на количество хвойного и березового опада, покрытие трав и кустар-

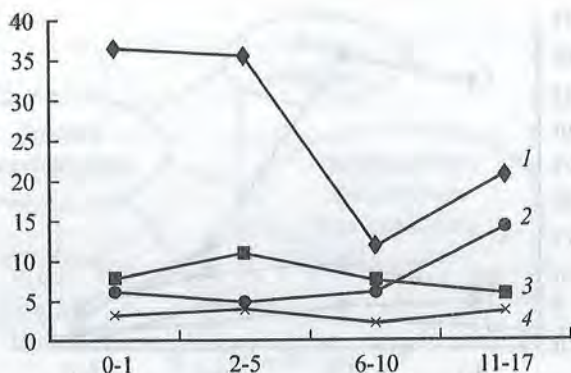


Рис. 5. Влияние напряженности фитогенного поля осин в осиннике черничном.

1 — *Vaccinium myrtillus*, 2 — мхи, 3 — *Oxalis acetosella*, 4 — *Majanthemum bifolium*. По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля осин, м. е.; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

ничков (табл. 2, 3). С одной стороны, осиновый опад, богатый зольными элементами, обогащает почву, поэтому травы и кустарнички в целом и *Vaccinium myrtillus* в том числе положительно связаны с количеством осинового опада. С другой стороны, его слеживаемость, а также затенение кронами осин обуславливает отрицательное влияние осин на покрытие трав и кустарничков и отдельных видов мхов: под кронами осин снижают покрытие *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Brahythecium salebrosum* (табл. 2; рис. 5). Ряд мхов показывает другую зависимость: напряженность фитогенного поля осин положительно влияет на *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop., *Plagiothecium laetum* B. S. G., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, которые прекрасно чувствуют себя на пристволовых повышениях осин и в нижних частях стволов (табл. 2, 3; рис. 5), что неудивительно, поскольку осина за счет высокой влагоемкости коры и наличия глубоких трещин занимает первое место по количеству эпифитов (Дегтева и др., 2001). Таким образом, мощные, но ажурные и высокорасположенные кроны осин в целом оказывают неблагоприятное воздействие на травы и кустарнички за счет затенения и образования плотного слоя опада, пристволовые же повышения, свободные от него, благоприятны для ряда видов мхов.

Влияние напряженности **фитогенного поля берез** несколько различно. Березы с их прозрачными асимметричными кронами слабо затеняют напочвенный покров (достоверно только для боковой сквозистости), отрицательно влияют на количество хвойного и положительно — на количество лиственного опада (табл. 3). Достоверное негативное влияние показано только для *Majanthemum bifolium*, хотя линии регрессии и средние говорят о большем числе таких влияний — на *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea*, *Stellaria holostea*, *Rubus saxatilis*, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Brahythecium salebrosum* (табл. 2; рис. 6). Зато некоторые виды трав, кустарничков и мхов, таких как *Vaccinium vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Tetraphis pellucida* Hedw., показывают максимальные значения положительной связи с березами (табл. 2, 3; рис. 6). Очевидно, выраженные пристволовые повышения берез благоприятны для этих видов наличием мощной подстилки, хорошего дренажа и тем, что там нет чрезмерного скопления опада.

Используя методы дисперсионного анализа (Ипатов, Кирикова, 1977), мы провели сравнение силы влияния напряженности фитогенных полей деревьев и

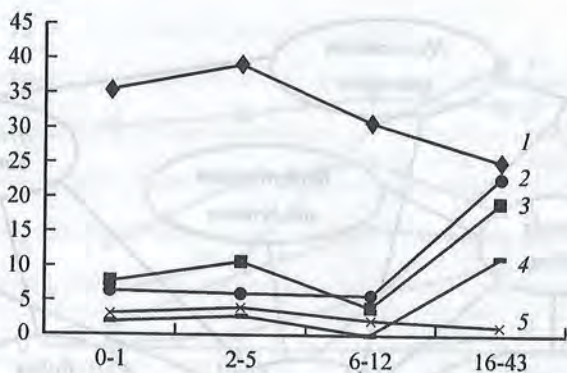


Рис. 6. Влияние напряженности фитогенного поля берез в осиннике черничном.

1 — *Vaccinium myrtillus*, 2 — мхи, 3 — *Oxalis acetosella*, 4 — *Vaccinium vitis-idaea*, 5 — *Majanthemum bifolium*. По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля берез, у. е.; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

факторов биотопа (сквозистости и опада) на суммарное покрытие видов (табл. 3). Расчет производился через суммирование факториальных варьирований сквозистости, опада или каждого вида и отношения к общему варьированию. Анализ показал, что наибольшее влияние на обилие видов и факторы биотопа оказывают ели, а минимальное — сосны. Березы и осины близки по силе воздействия и занимают промежуточное положение. Наибольшее влияние на мхи оказывают березы, но, учитывая негативное влияние осин на травы и кустарнички, мы все же построим следующий ряд уменьшения эдификаторной силы древесных пород: ель—осина—береза—сосна (рис. 7). При сравнении этого ряда с рядом снижения светлюбия деревьев сосна—береза—осина—ель (Ипатов, 1960) можно заметить их зеркальность. И это понятно, поскольку чем более светолюбиво дерево, тем прозрачнее его крона, тем больше света и осадков проникает под полог и тем меньше его эдификаторная сила. А. А. Ниценко (1972) приводит следующий ряд пород деревьев, в котором происходит увеличение богатства почвы и усиление ее микробиологической активности: береза—осина—ольха серая, подчеркивая, что средообразующая роль осины больше таковой березы. Другие авторы при изучении эдификаторной силы деревьев в чистых древостоях получили несколько другие закономерности (ряд уменьшения эдификаторной силы: ель—сосна—ольха черная—береза), что связано, очевидно, с иной ценотической обстановкой (Котов, 1983).

Таким образом, наиболее сильное воздействие в осиннике оказывают ели второго яруса за счет сильного затенения и образования большого количества хвойного опада. Березы и осины формируют менее сильное фитогенное поле из-за слабого затенения, хотя в целом влияние лиственного опада положительно (если он не слишком плотен). Кроме того, пристволовые повышения берез и осин благоприятны для отдельных видов трав и кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*) и особенно мхов (*Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium cuspidatum* и др.).



Рис. 7. Ряд уменьшения эдификаторной силы деревьев и схема связей в осиннике черничном.

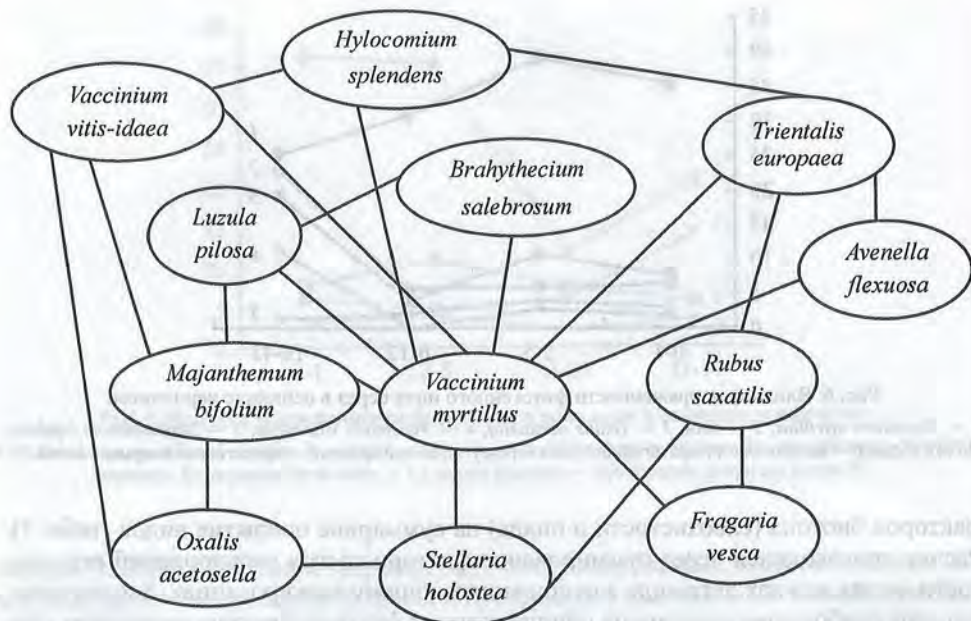


Рис. 8. Схема положительных корреляционных связей в осиннике черничном.

Сравнивая влияние факторов среды, формируемых древостоем, на виды напочвенного покрова в осиннике, можно отметить, что наибольшая роль принадлежит сквозистости, а не опад (табл. 3). Особенно значима средняя сквозистость, поскольку она отражает и световой поток, и температуру под пологом леса, тогда как сквозистость в зените в большей степени определяет количество осадков (Ипатов, 1998). Можно построить следующий ряд уменьшения силы влияния факторов биотопа: сквозистость средняя → сквозистость в зените → опад хвойный → опад лиственный.

Большинство трав, кустарничков и мхов в осиннике солидарны в своем стремлении к свету: положительно связаны со сквозистостью и предпочитают открытые участки с наибольшей освещенностью (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea*, *Rubus saxatilis*, *Hylocomium splendens*, *Brahythecium salebrosum*, *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. и др.) (табл. 3). Виды положительно связаны друг с другом, образуя сложнопереpletенный комплекс (рис. 8). Отрицательные связи единичны, группы видов здесь не выделяются. Даже *Vaccinium myrtillus* достоверно положительно влияет на целый ряд растущих с ней видов: на *Trientalis europaea* (сила влияния  $\eta^2 = 0.29$ ), *Luzula pilosa* (0.29), *Oxalis acetosella* (0.23), *Viola canina* (0.22), *Pleurozium schreberi* (0.23), *Brahythecium salebrosum* (0.29) (рис. 9). Возможно, это связано с низким обилием *V. myrtillus*, поскольку при большем обилии в березняках и сосняке ее негативное влияние на сопутствующие виды было очевидно (Лебедева и др., 2007). Также это может быть связано с преобладающим влиянием древостоя по сравнению с внутриценотическими отношениями между видами напочвенного покрова, поскольку большинство видов предпочитает открытые освещенные участки, а положение под елями, особенно там, где они формируют синузию, неблагоприятно для большинства трав, кустарничков и мхов. Что касается мхов,

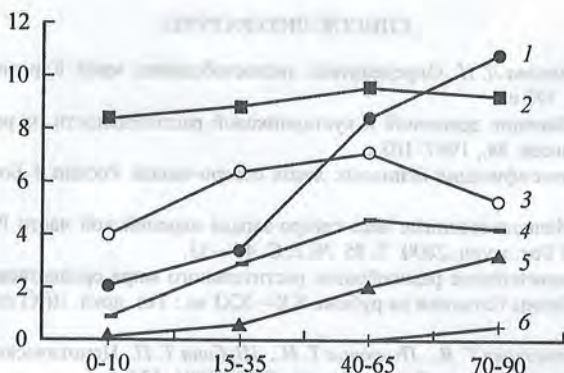


Рис. 9. Влияние *Vaccinium myrtillus* на проективное покрытие видов в осиннике черничном.

1 — мхи, 2 — *Oxalis acetosella*, 3 — *Stellaria holostea*, 4 — *Rubus saxatilis*, 5 — *Trientalis europaea*, 6 — *Luzula pilosa*. По оси абсцисс — проективное покрытие *Vaccinium myrtillus*, %; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

то все они «цепляются» за любые повышения, выступающие над «морем» слишком обильного для них опада. Так, больше всего *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* на поваленных стволах берез, а *Disranum scoparium*, *Hylocomium splendens* — на пнях, пристволовых повышениях берез и осин (табл. 2).

### Выводы

1. В целом в осиннике ярко проявляется стремление видов к открытым освещенным участкам с большим количеством листовенного (осинового и березового) опада и отсутствием хвойного.

2. Несмотря на то что в первом ярусе древостоя преобладают осины, наиболее сильное, преимущественно негативное, воздействие на виды напочвенного покрова оказывают ели второго яруса в связи с сильным затенением почвы и образованием большого количества хвойного опада. Березы и осины, образующие ажурный разреженный и высоко поднятый полог, формируют менее сильное фитогенное поле, их пристволовые повышения благоприятны для ряда видов мхов.

3. На основании полученных данных в изученном осиннике черничном можно построить следующий ряд уменьшения фитоценотической силы деревьев: ель—осина—береза—сосна.

Очевидно, что формирование мозаики напочвенного покрова происходит главным образом под влиянием древостоя через изменение освещенности, образование опада, создание определенных форм микрорельефа. Наиболее значимым фактором является снижение освещенности за счет уменьшения сквозистости древесного полога. При этом средообразующая роль древостоя превалирует над взаимоотношениями между видами напочвенного покрова.

### Благодарности

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов Р. Н., Волкова Л. Н. Определитель листостебельных мхов Карелии // Бриологический журн. 1998. Т. 7. № 1. 390 с.
- Банникова И. А. Влияние древесной и кустарниковой растительности на развитие нижних ярусов лесных биогеоценозов. М., 1967. 103 с.
- Бибикова Т. В. Классификация осиновых лесов северо-запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. С. 48—57.
- Василевич В. И. Мелколиственные леса северо-запада европейской части России: циклы растительных ассоциаций // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 46—53.
- Дегтева С. В. Биологическое разнообразие растительного мира среднетаежных осинников республики Коми // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв.: Тез. докл. II(X) съезда РБО. 1998. Т. 1. С. 240—241.
- Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб., 2001. 134 с.
- Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. Биологии. 1964. Т. 64. № 4. С. 65—72.
- Зонн С. В. Влияние леса на почву. М., 1954. 160 с.
- Ипатов В. С. Осиновые леса Ленинградского экономического района: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1960. 38 с.
- 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. Описание фитоценоза. СПб., 1998. 94 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., Ипатов В. С. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 400—410.
- Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Сравнительная оценка влияния деревьев на напочвенный покров в березняках черничных // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 5. С. 681—702.
- Никонов В. В., Лукина Н. В., Смирнова Е. В., Исаева Л. Г. Влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на первичную продуктивность нижних ярусов хвойных лесов Кольского полуострова // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 8. С. 107—119.
- Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 138 с.
- Полякова Г. А., Мальцева Т. В., Флеров А. А. Антропогенное влияние на сосновые леса Подмосковья. М., 1981. 144 с.
- Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги. М., 2006. 288 с.
- Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 430 с.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи севера СССР. Л., 1982. Вып. 5. 195 с.
- Шорина Н. И. Особенности побегообразования *Oxalis acetosella* (*Oxalidaceae*) в онтогенезе // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 896—907.

## SUMMARY

The role of different factors in soil cover formation in bilberry aspen forest (Konevets Island, Leningrad Region) was estimated. Using the value of tree layer phytogenic field tension, we compared the effect of aspen, pine, birch and spruce trees on illumination, leaves/needles fall, and soil cover plant species. The role of each factor was studied by dispersion analysis. The structure of soil cover mosaic is shown to depend mainly on the effect of tree layer, whereas interactions between soil cover species are less important.