

The species composition, biomorphological diversity and population structure of shrubs in tall-forb aspen forests of the Salair Ridge have been studied. 14 species are recorded in the shrub layer of the forests. The dominant of tree canopy does not influence essentially the species composition of shrubs, but the species diversity and the density of the shrub layer in the aspen forests is lower than in fir forests and aspen-fir forests. It is connected with a high projective cover of tall forbs in the aspen forests, and lack of sites with undeveloped herbage, unlike forests dominated by fir where they play as the loci of shrub seed reproduction. The shrub layer at the model plot of the aspen forest is composed mainly by coenopopulations of 3 species: *Ribes atropurpureum*, *Padus avium* and *Caragana arborescens*. High polymorphism and predomination of lax, polycentric biomorphs which ensure the vegetative mobility of the shrubs are characteristic of all the species. *Ribes atropurpureum* is the dominant of the shrub layer, has the greatest density of adult plants and forms the structure basis of the layer. It was determined that coenopopulations of the shrub species in aspen forests, unlike fir forests, are spatially homogeneous. The vegetatively mobile species (*Ribes atropurpureum*, *Padus avium*) have left-side age spectra scarcely changing in their loci. The character of the age spectra shows that these species are reproduced regularly by vegetative way to ensure the sustainability of coenopopulations. A little-mobile species reproduced mainly by seeds (*Caragana arborescens*) has incomplete coenopopulations and bimodal age spectra in the aspen forests. Its reproduction is disturbed, and the species maintains sustainability due to lability of its life form, of the reproduction way, and to long lifespan of plants.

УДК 581.55

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 6

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

ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ ГЕРАНИ ЛЕСНОЙ
***GERANIUM SYLVATICUM* (GERANIACEAE)**

V. Ch. LEBEDEVA, M. Y. TIKHODEYEVA, V. S. IPATOV. THE ECOLOGICAL FIELD
 OF WOOD CRANESBILL *GERANIUM SYLVATICUM* (GERANIACEAE)

С.-Петербургский государственный университет
 199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9

Тел. (812)328-14-72

E-mail: vsipatov@mail.ru

Поступила 07.11.2008

Проведен анализ фитогенного поля крупнотравного вида герани лесной (*Geranium sylvaticum*) на суходольных лугах о-ва Коневец (Ладожское озеро). Показано изменение условий биотопа (освещенности, температуры, влажности, кислотности, микробиологической активности почвы), а также окружающей растительности (проективного покрытия, надземной и подземной фитомассы видов и их числа) в пределах фитогенного поля герани. Проведено сравнение эдификаторного воздействия отдельных кустов и синузий герани.

Ключевые слова: фитогенное поле, эдификатор, синузия, луг, *Geranium sylvaticum*.

Понятие «фитогенное поле» является весьма удобным при выработке подходов и интерпретации получаемых результатов в ходе изучения взаимодействий в растительных сообществах, при описании пространственной и временной неоднородности растительного покрова в случаях, когда это вызвано самой растительностью. Это понятие было введено А. А. Урановым (1965) и изначально трактовалось как пространство, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые растением. В дальнейшем это определение было им же дополнено (Уранов, 1968) внесением поправки, в которой он подчеркнул влияние растения на состав и структуру окружающей растительности. Многочисленные практические и теоретические разработки этого вопроса побудили исследователей к формулировке различных трактовок понятия «фитогенного поля». Нам представляется разумным фи-

тоценологическое определение В. А. Демьянова (1996): «фитогенное поле — это пространство, в пределах которого особь вида оказывает ценогическое влияние на другие растения, т. е. производит такое изменение экологических условий, которое ... влечет за собой изменение состава и обилия окружающих растений». Следует отметить, что большинство исследований касались изучения фитогенных полей древесных растений (Ляцинский, 1975; Котов, 1983; Самойлов, 1983; Маслов, 1986; Крышень, 1998; Ипатов, Кирикова, 2001; Ашик, Тиходеева, 2006; Ипатов, 2007; García-Moya, McKell, 1970; Lamont, 1985; Beniamino et al., 1991; Moro et al., 1997; Brooks, 2003; Garsia, Obeso, 2003; Valiente-Banuet, Verdu, 2007; Zhao et al., 2007). Деревья и кустарники длительное время произрастают на одном месте, достигают внушительных размеров и, как следствие, создают вокруг себя стабильные фитогенные поля, в пределах которых значительным образом преобразуют окружающую среду, определяют видовой состав и обилие растений нижних ярусов. Работ по исследованию фитогенных полей травянистых растений значительно меньше, и на это есть объективные причины: продолжительность жизни травянистого растения несопоставимо ниже, размеры намного меньше, к тому же большинство трав вегетативно подвижны, и поэтому, даже если возраст особи исчисляется десятилетиями, размножаясь вегетативно и образуя клоны, она «расползается» внутри фитоценоза, постоянно меняя местоположение вегетирующих побегов. Одной из первых задач, которая ставится перед исследователем, собравшемся изучать фитогенные поля трав, является выбор объекта. Следует определиться с тем, на каком уровне организации находится исследуемый объект — это отдельная особь, синузия, образованная побегами одной особи, синузия из нескольких особей одного вида или, наконец, блок однотипно трансформирующих среду видов (Куркин, 1998). Это могут быть многолетние виды-эдификаторы, например злаки, определяющие состояние травяного растительного сообщества в целом, — *Stipa pennata*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca ovina*, *F. beckeri* (Уранов, Михайлова, 1974; Заугольнова, Михайлова, 1978; Галанин и др., 1979; Самойлов, 1980) или крупнотравье, развивающееся отдельными особями или четко очерченными клонами, например *Filipendula ulmaria*, *Trifolium montanum*, *Verbascum lychnitis*, *Cirsium arvense* и *C. setosum* в степях, на лугах и залежах (Миркин и др., 1967; Галанин, 1980; Злотникова, Пожванов, 2007; Ипатов и др., 1989, 2007). Оценка воздействия эдификатора должна охватывать как наземную, так и подземную сферу. В подземной сфере это воздействие, прежде всего, проявляется в задернении и в наибольшей степени характерно для злаковидных форм (злаковые, осоковые, ситниковые): их мочковатые, обильно ветвящиеся и медленно разлагающиеся корни приводят к уплотнению почвы (Работнов, 1962, 1972, 1992; Куркин, 1966, 1968). Виды лугового разнотравья, по мнению А. П. Шенникова (1964), «никогда не задерняют почву», поскольку имеют относительно слабоветвящиеся корни и корневища. Зато в наземной сфере, где основное влияние проявляется в затенении, воздействие со стороны крупнотравья с их широкими горизонтально расположенными листьями проявляется с наибольшей мощностью по сравнению с линейными и вертикально направленными листьями злаковидных. Другой важной составляющей воздействия со стороны трав-эдификаторов является накопление ветоши и опада. И здесь вновь лидируют злаковидные: именно они формируют обильную ветошь на лугах, в то время как виды крупнотравья ее почти не образуют, а производимый ими опад, как правило, быстро разлагается. Исходя из всего вышесказанного, именно плотнoderновинные злаки, формирующие мощную дернину, стали первыми и наиболее яркими объектами изучения фитогенных полей трав. Фитогенные поля видов крупнотравья оставались малоизученными. К тому же для оценки степени воздействия

фитогенных полей на окружающую растительность чаще использовались такие показатели, как встречаемость видов, или численность, и возрастные состояния отдельных индикаторных видов — фитометров (Галанин, 1980; Уранов, Михайлова, 1974; Заугольнова, Михайлова, 1978), тогда как геоботанические описания с учетом обилия всех видов проводились реже (Миркин и др., 1967; Самойлов, 1980; Ипатов и др., 2007). Количественная оценка изменения условий среды в фитогенном поле трав, состоящая в трансформации светового и гидротермического режимов, также проводилась далеко не во всех работах. В дополнение и развитие предыдущих исследований мы в представляемой работе в качестве объекта выбрали широко распространенный на Северо-Западе России крупнотравный вид — герань лесную и поставили себе целью проанализировать ее фитогенное поле. В основные задачи работы входило определение факторов биотопа, трансформируемых геранью, реакция сопутствующих видов на эти изменения, а также сравнение силы воздействия отдельных кустов герани и ее синузий.

Материал и методика

Описания растительности проводились на суходольных лугах о-ва Коневец (Ладожское озеро), на которых в разных местах и сочетаниях произрастали *Alopecurus pratensis*, *Galium boreale* (нередко образующие пятна с высоким покрытием 50—90 %), а также *Helictotrichon pubescens*, *Festuca rubra*, *Agrostis vulgaris*, *Stellaria holostea*, *Alchemilla vulgaris*, *Achillea millefolium*, *Lathyrus pratensis*, *Trifolium medium* и др. Почвы на исследованных лугах песчаные, с незначительным гумусовым горизонтом. Луга окружены лесными сообществами из елей, берез, осин, ольхи и ивы. Ранее луга были косимы, но в последние 15 лет регулярное сенокосение на них не проводится.

При описании кустов герани и ее синузий измерялись их высота и диаметр, закладывались площадки 15×15 см с указанием проективного покрытия видов от центра куста к фону по следующим зонам: крона, край кроны, фон с края и фон. Для изучения горизонтального и вертикального распределения фитомассы видов срезались укосы с площадок 0.1 м^2 по зонам, укосы разбирались по видам, разрезались по высоте на фрагменты по 10 см и взвешивались в сыром виде (38 укосов). Помимо изучения надземной фитомассы проводилось исследование массы подземных органов растений: вырезались почвенные блоки с ребром 15 см в разных зонах влияния герани, корни отмывались от почвы, разделялись по принципу «корни герани» — «корни остальных видов», подсушивались и взвешивались. Также были выкопаны и взвешены модельные особи герани.

Для оценки степени влияния герани произведено измерение параметров биотопа в фитогенном поле герани и для контроля — вне его на фоне. Температура и влажность припочвенного слоя воздуха, ветоши и почвы на глубине 5 см измерялись при помощи лазерного термометра и термогигрометра. Оценка освещенности проводилась через определение сквозистости травяного полога по фотографиям, сделанным цифровым фотоаппаратом, направленным в зенит и расположенным на поверхности почвы. Также было определено количество проникающих осадков (с помощью мерных стаканов), измерена кислотность почвы с использованием портативного рН-метра. Для оценки микробиологической активности почвы были заложены пленки с временем экспозиции в почве 1, 3 и 4 дня.

В ходе обработки собранных материалов использованы корреляционный, дисперсионный и регрессионный анализы.

Результаты и обсуждение

Несколько слов о главном действующем лице нашего исследования. Герань лесная — многолетнее травянистое растение с фиолетово-розовыми цветами, толстым коротким прямо или косо направленным корневищем. Для нее характерна длительная вегетация, связанная с формированием двух генераций листьев (весной и после плодоношения), продолжительность жизни отдельных кустов составляет более 10 лет. Встречается герань на лесных полянах, опушках, лугах и в зарослях кустарников, образуя довольно крупные кусты (около полуметра и более в высоту и по диаметру), а также формирует достаточно плотные синузии из десятков особей. Измерение надземной и подземной фитомассы модельных гераней показало, что крупная особь (60 см выс.) формирует превосходящую по весу подземную массу корней, заполняющую почти все пространство под кустами (отношение надземной массы к подземной равно 0.88 (73/83 г). Молодые же особи (40 см выс.) только идут по этому пути, сосредотачивая основную массу в надземной части (1.13 (9/8 г) соответственно). Сравнение параметров кустов и синузий герани показало, что, хотя проективное покрытие везде одинаково высоко, в синузиях герань достигает большей высоты и накапливает значительно больше надземной фитомассы и массы корней (табл. 1).

Высокие значения проективного покрытия, большая масса надземных и подземных органов предполагают высокую эдификаторную роль герани как на земле, так и под землей. Проявляется ли она и в чем? Оказалось, что да. Так, измерения условий среды под пологом герани и фоновых видов показало, что на поверхности листьев герани и под кустами достоверно ниже освещенность (сквозистость травяного полога), температура, влажность поверхностного слоя, ветоши и почвы на глубине 5 см, количество проникающих осадков, кислотность и микробиологическая активность почвы (табл. 2). Таким образом, под геранью темнее, прохладнее, суше и, очевидно, в связи с этим ниже активность почвенной микро- и микофлоры.

Каким же образом отразилось это изменение биотопа на растительности? Результаты исследования показали снижение обилия (проективного покрытия, фитомассы) сопутствующих видов в кроне герани. Обнаружено снижение надземной и подземной фитомассы других видов в кроновой зоне герани по сравнению с фоном более чем в 2 раза (для надземной фитомассы: крона — 42, фон — 103 г/0.1 м²; для корней: 6 и 14 г/дм³ соответственно). По данным корреляционного и дисперсионного анализов показано негативное влияние герани на сумму покрытий других видов, злаков и разнотравья, целый ряд отдельных видов (*Alopecurus pratensis*, *Agrostis vulgaris*, *Galium boreale*, *Veronica chamaedrys*, *Achillea millefolium*, *Stellaria holostea*), а также на число видов на площадке (табл. 3). Для 17 видов из 41 обнаружено достоверное отрицательное влияние герани, хотя большинство видов встречается во всех зонах и только 6 из них не встречаются в кроне герани: это чисто луговые или более влаголюбивые виды (*Stellaria graminea*, *Rinanthus minor*, *Pimpi-*

ТАБЛИЦА 1

Характеристика кустов и синузий герани

	Проективное покрытие, %	Высота (min—max), см	Диаметр (min—max), см	Надземная фитомасса (сырая), г/0.1 м ²	Фитомасса корней, г/дм ³
Кусты	93	56 (40—65)	45 (30—80)	155	5
Синузии	95	70	150 (100—200)	230	19

ТАБЛИЦА 2

Изменение условий биотопа в кроне герани

Показатели	Крона герани	Фон
Сквозистость, %	18 ± 3.0	67 ± 3.5
Температура полога, °С	16.3 ± 0.34	17.5 ± 0.37
Температура под пологом, °С	15.3 ± 0.24	16.3 ± 0.20
Количество проникающих осадков, мл	5 ± 0.9	11 ± 1.0
Влажность, %		
под пологом	85 ± 0.6	91 ± 1.1
ветошь	88 ± 1.1	92 ± 0.6
почва (глубина 5 см)	78 ± 1.6	83 ± 0.9
рН почвы	6.8	6.3
Микробиологическая активность почвы (% съеденной пленки)		
1 день экспозиции	2 ± 0.7	15 ± 1.8
3 дня экспозиции	16 ± 2.2	23 ± 2.0
4 дня экспозиции	37 ± 5.3	65 ± 3.1

nella saxifraga, *Plantago lanceolata*, *Cirsium heterophyllum*, *Geum rivale*). Для видов, исчезающих в кроне герани, тип взаимодействия с ней будет определяться как изживание — элиминация (Ипатов, Кирикова, 2000). В дисперсионном комплексе в качестве влияющего фактора использовалось проективное покрытие герани (фактор 1А), а также положение относительно кроны герани (фон — покрытие герани 0—1 %, фон с края — 5—10, край кроны — 25—70, крона — 75—100 %) (фактор 2А). По данным таблицы 3 видно, что покрытие герани как фактор выявляет больше достоверных связей с более высокими значениями квадратов корреляционных отношений. Если же попытаться снять влияние других доминирующих видов (из исходных данных удалить площадки, где покрытие *Alopecurus pratensis* и *Galium boreale* больше или равно 50 %), то сила влияния герани еще больше повысится (табл. 3, фактор 1В). Ранее подобные результаты были получены при изучении

ТАБЛИЦА 3

Средние проективные покрытия видов, встречаемость, значения квадратов корреляционных отношений (η^2) влияния герани и значения коэффициентов корреляции Пирсона (r)

Площадки	Среднее ПП	Встречаемость	Фактор 1 (покрытие герани)				Фактор 2 (зона)	
			А		В		А	
			η^2	r	η^2	r	η^2	r
<i>Alopecurus pratensis</i>	16.1	75	(-) 0.27	-0.47	0.27	-0.46	(-) 0.24	-0.48
<i>Helictotrichon pubescens</i>	2.2	32	(+-) 0.26	-0.09	0.31	-0.15	(+-) 0.01	-0.09
<i>Dactylis glomerata</i>	3.1	26	(+-) 0.11	-0.12	0.09	-0.15	(-) 0.03	-0.17
<i>Poa pratensis</i>	3.1	58	0.09	-0.08	0.09	-0.05	(+-) 0.02	-0.04
<i>Festuca rubra</i>	3.9	51	(+-) 0.23	-0.07	0.28	-0.13	0.01	-0.07
<i>Avenella flexuosa</i>	0.2	3	0.03	-0.07	0.04	-0.10	0.00	-0.06
<i>Agrostis vulgaris</i>	6.6	60	(-) 0.13	-0.16	0.20	-0.22	(-) 0.04	-0.19
<i>Galium boreale</i>	15.6	71	(-) 0.13	-0.30	0.15	-0.23	(+-) 0.11	-0.26
<i>G. mollugo</i>	0.8	7	0.04	-0.02	0.05	-0.05	0.01	-0.04
<i>Trifolium medium</i>	2.7	14	(+-) 0.06	-0.08	0.07	-0.12	(+-) 0.02	-0.02

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Площадки Показатель	Сред- нее ПП	Встре- чае- мость	Фактор 1 (покрытие герани)				Фактор 2 (зона)	
			А		В		А	
			η^2	<i>r</i>	η^2	<i>r</i>	η^2	<i>r</i>
<i>Ptarmica vulgaris</i>	0.6	7	(+-) 0.03	-0.02	0.04	-0.01	(+-) 0.03	-0.03
<i>Centaurea jacea</i>	2.1	15	(-) 0.10	-0.18	0.12	-0.22	(-) 0.04	-0.18
<i>Lathyrus pratensis</i>	3.0	22	(+-) 0.17	-0.12	0.25	-0.17	(+-) 0.02	-0.09
<i>Veronica chamaedrys</i>	2.7	34	(-) 0.15	-0.20	0.19	-0.21	(-) 0.04	-0.18
<i>Stellaria holostea</i>	6.2	41	(-) 0.08	-0.20	0.08	-0.19	(-) 0.06	-0.22
<i>Achillea millefolium</i>	3.0	28	(-) 0.09	-0.25	0.12	-0.29	(-) 0.07	-0.25
<i>Melampyrum pratense</i>	0.8	8	0.06	-0.10	0.12	-0.18	0.02	-0.15
<i>Alchemilla vulgaris</i>	4.2	16	(+-) 0.23	-0.20	0.25	-0.26	(+-) 0.04	-0.19
<i>Ranunculus acris</i>	0.9	15	(+-) 0.34	-0.14	0.39	-0.18	(-) 0.02	-0.10
<i>Pimpinella saxifraga</i>	1.8	12	(-) 0.03	-0.17	0.04	-0.18	(-) 0.03	-0.16
<i>Vicia cracca</i>	0.9	8	0.11	-0.06	0.14	-0.08	0.01	-0.03
<i>V. sepium</i>	0.9	5	(+-) 0.17	-0.05	0.29	-0.09	0.01	-0.02
<i>Rumex acetosa</i>	0.4	6	0.11	-0.10	0.13	-0.13	0.02	-0.13
<i>Taraxacum officinale</i>	0.4	4	0.08	-0.01	0.10	-0.02	0.00	0.00
<i>Hypericum perforatum</i>	1.0	9	(+-) 0.17	-0.11	0.17	-0.14	0.01	-0.12
<i>Aegopodium podagra- ria</i>	0.6	3	0.02	-0.10	0.03	-0.13	0.01	-0.10
<i>Potentilla erecta</i>	0.5	5	0.02	-0.09	0.03	-0.12	0.01	-0.08
<i>Anthriscus sylvestris</i>	1.6	10	(+-) 0.29	-0.09	0.38	-0.10	(+-) 0.02	-0.05
<i>Equisetum arvense</i>	0.3	4	0.02	0.00	0.02	-0.01	0.01	0.01
<i>Knautia arvensis</i>	0.8	7	0.03	-0.09	0.03	-0.07	0.02	-0.07
<i>Rhinanthus minor</i>	0.2	4	0.04	-0.12	0.06	-0.14	0.03	-0.16
<i>Plantago lanceolata</i>	0.1	1	0.01	-0.08	0.02	-0.10	0.01	0.08
<i>Cirsium heterophyllum</i>	0.2	2	0.02	-0.11	0.02	-0.11	0.01	0.09
<i>Geum rivale</i>	0.5	2	0.05	-0.09	0.05	-0.11	0.01	0.11
Совокупность видов			0.15		0.17		0.08	—
Сумма ПП злаков			(-) 0.42	-0.59			(-) 0.38	-0.62
разнотравья			(+-) 0.46	-0.64			(+-) 0.40	-0.58
видов			(-) 0.67	-0.80			(-) 0.63	-0.76
Число видов/пл.	6.8		(+-) 0.27	-0.43	0.34	-0.50	(-) 0.18	-0.41

Примечание: ПП — проективное покрытие; в дисперсионном комплексе: влияющий фактор 1 — ПП герани, фактор 2 — зоны относительно кроны герани (крона, край кроны, фон с края, фон); значения η^2 , достоверные на уровне значимости 0.95, выделены жирным шрифтом, на уровне 0.90 — жирным курсивом; знак связи (в скобках) устанавливался по знаку *r* (достоверного на уровне значимости 0.95) и по характеру наклона эмпирической линии регрессии; А — вся выборка, В — исключая площадки, где покрытие *Alopecurus pratensis* и *Galium boreale* больше или равно 50 %.

влияния *Filipendula ulmaria* на сопутствующие виды (Ипатов и др., 2007). В количественном виде достоверное снижение суммарного покрытия видов, злаков и разнотравья в зоне влияния герани приведено на рис. 1 (для злаков достоверно различаются все зоны, для разнотравья и суммы проективных покрытий — фон с края и фон не различаются). Среднее число видов (на площадке 15×15 см) в кроне герани (5.3) также достоверно ниже, чем на фоне (7.7). Оценка экотопа по экологическим шкалам по влажности, богатству и освещенности (Цыганов, 1976) не показала различий условий в кроне герани и на фоне, что связано с достаточной широтой экологических амплитуд луговых растений. Но все же мы наблюдаем в меньшей степени качественные и в большей степени количественные изменения окружающей герань растительности.

Что касается знаков связей, установленных по знакам коэффициентов корреляции и наклонам эмпирических линий регрессии, то ряд видов дает чисто отрицательную связь. В основном это наиболее обильные и чаще крупные виды, такие как *Alopecurus pratensis*, *Galium boreale*, *Centaurea jacea*, *Stellaria holostea*, *Achillea millefolium* (тип взаимодействия с геранью здесь — изживание — ограничение, поскольку полностью в кроне герани эти виды не исчезают). Другие линии идут ровно, падая только в кроновой зоне (это мелкие виды — *Agrostis vulgaris*, *Veronica chamaedrys*). Но чаще всего они носят куполообразный характер, образуя пики в зонах края кроны и фона с края (тип взаимодействия — адаптация): *Helictotrichon pubescens*, *Festuca rubra*, *Trifolium medium*, *Lathyrus pratensis*, *Alchemilla vulgaris*, *Ranunculus acris*, *Vicia sepium*, *Anthriscus sylvestris*, разнотравье в целом, число видов на площадке (подчеркнуты виды и показатели, средние которых на уровне значимости 0.95 достоверно выше в указанных зонах) (табл. 3, рис. 2).

Некоторую специфичность краевой фоновой зоны подтверждают и данные по нормированным по фону значениям средних покрытий видов. Подсчет их проводился по следующей формуле: $\text{ППз} - \text{ППф}/\text{ППф}$, где ППз — проективное покрытие вида в зоне, ППф — покрытие вида на фоне (нулевые значения здесь не учитывались, расчеты проводились для каждого куста отдельно). Это позволило перейти от абсолютных значений к относительным, суммировать, усреднить и сравнивать данные. Положительные значения при этом означают, что покрытие в зоне выше фона, отрицательные — ниже (табл. 4). Анализируя данные таблиц, мы видим, во-первых, какова фитоценотическая «мощность» герани по отношению к фону. Во-вторых, что для большинства крупных луговых видов условия в кроне герани неблагоприятны (наиболее выражено для *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Centaurea jacea*, *Achillea millefolium*, *Ranunculus acris* и др.). В-третьих, что для ряда мелких злаков условия в зоне влияния герани не так уж и плохи (*Poa pratensis*, *Festuca rubra*, *Agrostis vulgaris*), очевидно, этим склонным к патиентности злакам, привычно расти под пологом других видов. И наконец, в-четвертых, зона «фон с края» выделяется повышенным обилием большинства видов (наиболее заметно для *Galium boreale* и, как было обнаружено ранее, для лиан *Lathyrus pratensis*, *Vicia sepium* и др.). Средние значения по всем видам показывают снижение покрытия относительно фона в кроновой зоне и превышение — на фоне с края. Причины более обильного развития видов вокруг кустов герани (по покрытиям и по числу) не очень понятны: либо это создание благоприятных условий, например для видов лиан (*Lathyrus pratensis* и *Vicia sepium*) — больше открытого пространства для роста, для более влаголюбивого *Anthriscus sylvestris* — притенение от куста герани. Либо, наоборот, сказывается снятие негативного воздействия герани, или же отражается общая мозаичность растительности на лугу (в частности, невысокое здесь обилие другого доминирующего вида — *Alopecurus pratensis*, начинающего набирать силу на фоне). Подобные явления наблюдали и другие авторы: так описаны кольцевые зоны лишайников вокруг *Festuca ovina*, однолетней *Bassia sedoides* и всходов *Festuca beckeri* вокруг дерновин *Stipa pennata* (в обоих случаях за счет снижения температуры и увеличения влажности), кольца злаков вокруг пятен *Trifolium montanum*, пояса *Elytrigia repens* и *Poa angustifolia* вокруг *Deschampsia caespitosa* (Миркин и др., 1967; Уранов, Михайлова, 1974; Галанин и др., 1979; Заугольнова, Михайлова, 1978; Самойлов, 1980). Таким образом, зональные изменения растительности в пределах фитогенных полей трав — распространенное и закономерное явление.

Сравнение влияния отдельных кустов герани и ее синузий показало, что суммарное покрытие в них сопутствующих видов отличается мало (за исключением фона с края) (рис. 3, А). Тогда как число видов и особенно надземная и подземная

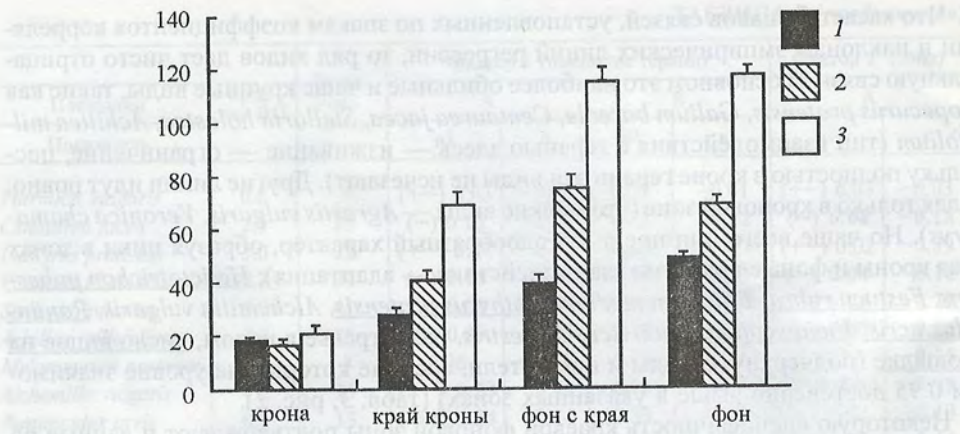


Рис. 1. Влияние герани на сумму покрытий видов.

Сумма покрытий: 1 — злаков, 2 — разнотравья, 3 — видов. По оси абсцисс — зоны относительно кроны герани; по оси ординат — среднее проективное покрытие, %. Линиями нанесены ошибки средних.

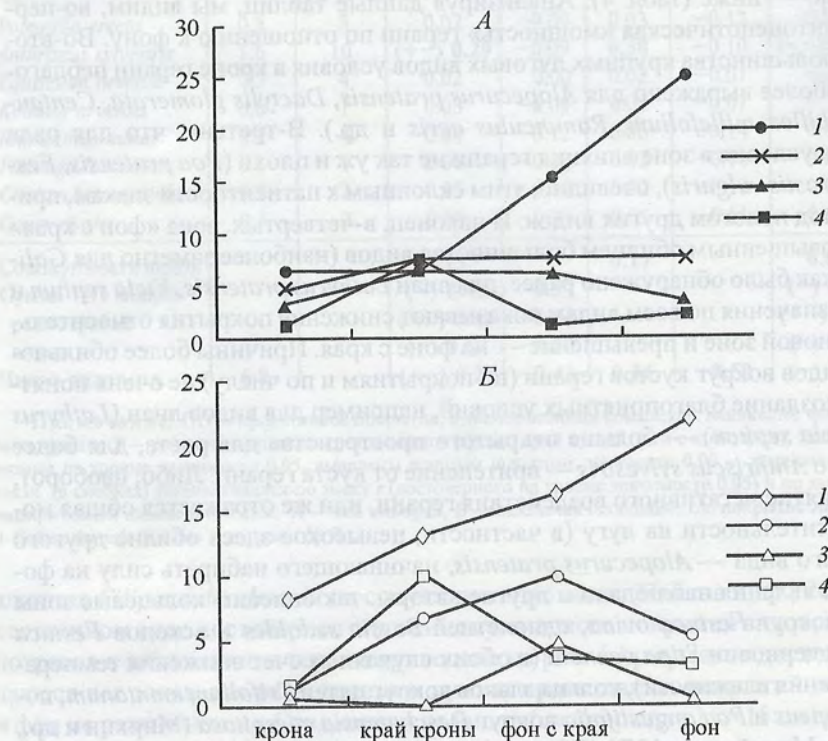


Рис. 2. Влияние герани на покрытие некоторых видов.

А: 1 — *Alopecurus pratensis*, 2 — *Agrostis vulgaris*, 3 — *Festuca rubra*, 4 — *Helictotrichon pubescens*. Б: 1 — *Galium bo reale*, 2 — *Alchemilla vulgaris*, 3 — *Lathyrus pratensis*, 4 — *Vicia sepium*. По оси абсцисс — зоны относительно кроны герани; по оси ординат — среднее проективное покрытие, %.

ТАБЛИЦА 4

Нормированные по фону значения средних покрытий видов по зонам относительно кроны герани

Виды	ППк-ППф/ППф	ППкк-ППф/ППф	ППфк-ППф/ППф
<i>Geranium sylvaticum</i>	144.0	39.5	5.5
<i>Alopecurus pratensis</i>	-0.8	-0.6	0.04
<i>Helictotrichon pubescens</i>	-0.5	-0.3	-0.3
<i>Dactylis glomerata</i>	-0.9	-0.7	0.7
<i>Poa pratensis</i>	0.07	-0.2	-0.03
<i>Festuca rubra</i>	0.2	0.5	0.2
<i>Agrostis vulgaris</i>	0.1	0.5	0.05
<i>Galium boreale</i>	-0.7	0.08	1.5
<i>Trifolium medium</i>	-0.02	-0.01	0.3
<i>Centaurea jacea</i>	-1.0	-0.3	-0.6
<i>Lathyrus pratensis</i>	-0.3	0.7	1.5
<i>Veronica chamaedrys</i>	-0.8	-0.4	0.6
<i>Stellaria holostea</i>	-0.2	-0.02	0.4
<i>Achillea millefolium</i>	-0.9	-0.7	0.5
<i>Alchemilla vulgaris</i>	-0.9	-0.8	-0.4
<i>Ranunculus acris</i>	-1.5	-0.4	-0.4
<i>Vicia sepium</i>	-0.2	-1.0	3.5
<i>Hypericum perforatum</i>	-0.7	-0.3	-0.6
<i>Anthriscus sylvestris</i>	-0.9	-0.2	0.1
Среднее	-0.5	-0.2	0.4

Примечание. ПП — проективное покрытие, к — крона, кк — край кроны, фк — фон с края, ф — фон; положительные значения (превышение фона) выделены жирным шрифтом.

фитомасса иных видов в синузиях герани значительно ниже, чем в отдельных ее кустах (рис. 3, Б; 4). Пространственное исключение многочисленными побегими и многолетними корнями герани препятствует развитию злаков и других видов. Интересно, что на краю синузий ярче проявляется эффект зоны «фон с края» — всплеск обилия видов (по покрытиям и числу видов). Здесь также проявляется влияние ценотического окружения: если вокруг кустов число видов растет плавно, то вокруг синузий оно падает на фоне (сказывается большее обилие здесь *Alopecurus pratensis*). Более сильное эдификаторное воздействие синузий обусловлено большей площадью, высотой и временем воздействия, количеством надземной и подземной биомассы. Кстати, возможно, что более высокое обилие герани внутри своих синузий по сравнению с отдельными ее кустами на лугу обусловлено самоблагоприятствованием особой герани друг другу при совместном произрастании.

Изучение распределения фитомассы видов по высоте показало, что в кроне герани по сравнению с фоном происходит снижение общей фитомассы злаков, массы фотосинтезирующих листьев, сосредоточенных в нижней части кроны, а также снижение генеративной функции (исчезает пик соцветий в верхней части кроны) (рис. 5, 7). Еще сильнее выражено угнетение злаков в синузии герани: проявляется оно как в дальнейшем снижении фитомассы, так и в уменьшении высоты растений (рис. 6). Таким образом, если на фоне злаки господствуют и по горизонтали, и по вертикали, то в синузии герани они выживают при интенсивном угнетении. Разнотравье несколько по-иному реагирует на воздействие герани: в кустах герани и на фоне значение общей фитомассы сходно, но характер распределения ее по высоте (условно назовем ее «формой кроны») иной: в кустах герани происходит вытягива-

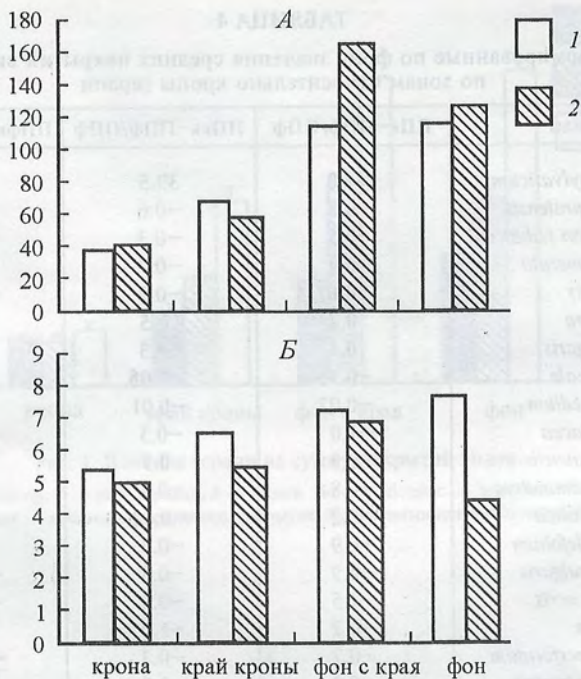


Рис. 3. Влияние кустов и синузий герани на суммарное проективное покрытие (А) и число видов (В). 1 — кусты герани, 2 — синузии герани. А — среднее суммарное проективное покрытие видов. По оси абсцисс — зоны относительно кроны герани; по оси ординат — проективное покрытие, %. В — среднее число видов. По оси абсцисс — зоны относительно кроны герани, по оси ординат — число видов / пл.



Рис. 4. Распределение надземной и подземной фитомассы видов в кустах, синузиях герани и на фоне. Надземная фитомасса: 1 — герани, 2 — других видов. Корни: 3 — герани, 4 — других видов. По оси абсцисс — положение. По оси ординат: для надземной фитомассы — г/0.1 м², для корней — г/дм³.

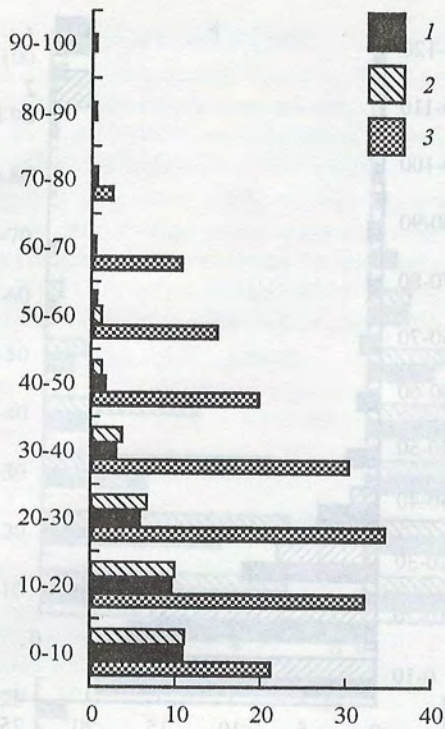


Рис. 5. Распределение фитомассы видов по высоте в кустах герани.

1 — злаки, 2 — разнотравье, 3 — герань. По оси абсцисс — средняя фитомасса, г/пл.; по оси ординат — высота, см.

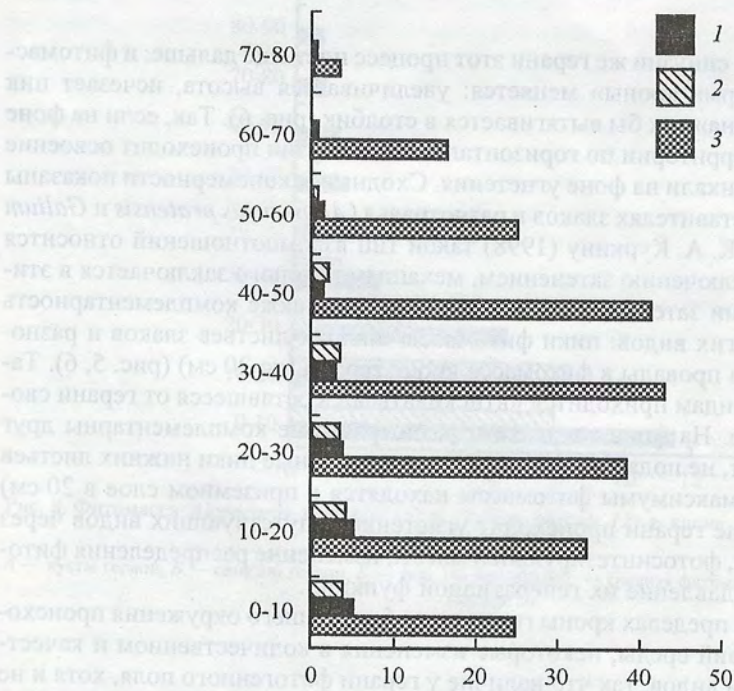


Рис. 6. Распределение фитомассы видов по высоте в синусии герани.

Условные обозначения те же, что на рис. 5.

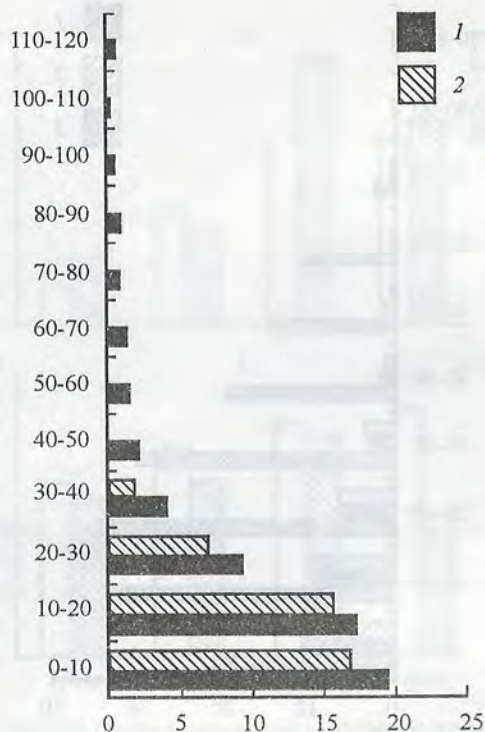


Рис. 7. Распределение фитомассы злаков и разнотравья по высоте на фоне.
Условные обозначения те же, что на рис. 5.

ние «кроны» вверх. В синузии же герани этот процесс идет еще дальше: и фитомасса снижается, и «форма кроны» меняется: увеличивается высота, исчезает пик в нижней части, «крона» как бы вытягивается в столбик (рис. 6). Так, если на фоне происходит захват территории по горизонтали, то в синузии происходит освоение пространства по вертикали на фоне угнетения. Сходные закономерности показаны и на отдельных представителях злаков и разнотравья (*Alopecurus pratensis* и *Galium boreale*) (рис. 8). По К. А. Куркину (1998) такой тип взаимоотношений относится к конкурентному исключению затенением, механизм которого заключается в этиляционном израстании затеняемых видов. Любопытна также комплементарность «крон» герани и других видов: пики фитомассы нижних листьев злаков и разнотравья приходятся на провалы в фитомассе кроны герани (до 20 см) (рис. 5, 6). Таким образом, иным видам приходится «втискиваться» в оставшееся от герани свободное пространство. На фоне же злаки и разнотравье не комплементарны друг другу: сосуществуют, не подавляя фотосинтетически важные пики нижних листьев (и у тех и у других максимумы фитомассы находятся в приземном слое в 20 см) (рис. 7). Итак, в кроне герани происходит угнетение сопутствующих видов через снижение их высоты, фотосинтезирующей массы, изменение распределения фитомассы по высоте, подавление их генеративной функции.

Таким образом, в пределах кроны герани и ее ближайшего окружения происходит изменение условий среды, некоторые изменения в количественном и качественном соотношении видов, так что наличие у герани фитогенного поля, хотя и не очень сильного, мы можем констатировать. Механизмами воздействия фитогенного поля герани на состав и обилие сопутствующих видов растений может быть

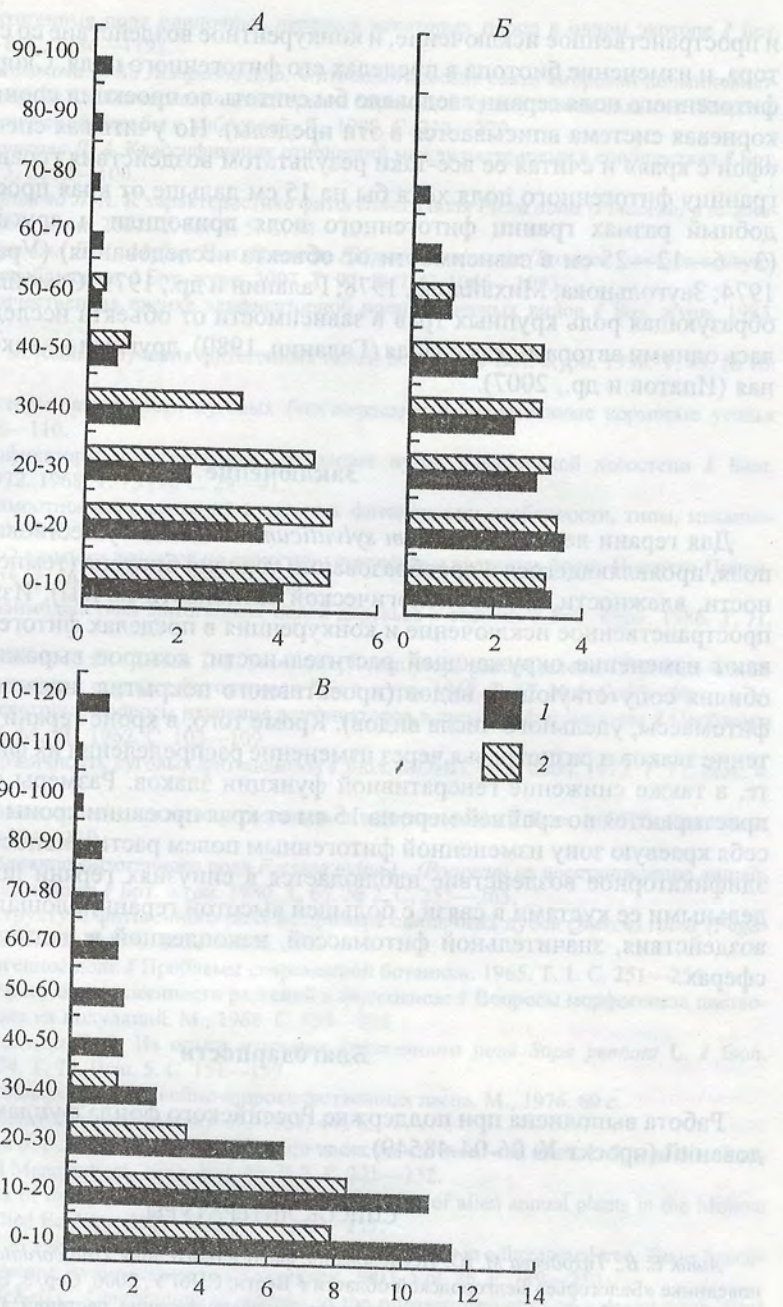


Рис. 8. Фитомасса *Alopecurus pratensis* (1) и *Galium boreale* (2) в кроне кустов и синузий герани и на фоне.
 А — кусты герани, Б — синузии герани, В — фон. По оси абсцисс — средняя фитомасса, г/пл.; по оси ординат — высота, см.

и пространственное исключение, и конкурентное воздействие со стороны эдификатора, и изменение биотопа в пределах его фитогенного поля. Скорее всего границу фитогенного поля герани следовало бы считать по проекции кроны (поскольку и ее корневая система вписывается в эти пределы). Но учитывая специфичность зоны «фон с края» и считая ее все-таки результатом воздействия герани, будем считать границу фитогенного поля хотя бы на 15 см дальше от края проекции кроны. Подобный размах границ фитогенного поля приводили и другие исследователи (3—6—12—25 см в зависимости от объекта исследования) (Уранов, Михайлова, 1974; Заугольнова, Михайлова, 1978; Галанин и др., 1979; Самойлов, 1980). Средообразующая роль крупных трав в зависимости от объекта исследования оценивалась одними авторами как слабая (Галанин, 1980), другими — как достаточно сильная (Ипатов и др., 2007).

Заключение

Для герани лесной *Geranium sylvaticum* показано существование фитогенного поля, проявляющегося в преобразовании условий биотопа (температуры, освещенности, влажности, микробиологической активности почвы). Изменение биотопа, пространственное исключение и конкуренция в пределах фитогенного поля вызывают изменение окружающей растительности, которое выражается в снижении обилия сопутствующих видов (проективного покрытия, надземной и подземной фитомассы, удельного числа видов). Кроме того, в кроне герани происходит угнетение злаков и разнотравья через изменение распределения их фитомассы по высоте, а также снижение генеративной функции злаков. Размеры фитогенного поля простираются по крайней мере на 15 см от края проекции кроны герани, включая в себя краевую зону измененной фитогенным полем растительности. Максимальное эдификаторное воздействие наблюдается в синузиях герани по сравнению с отдельными ее кустами в связи с большей высотой герани, площадью и временем ее воздействия, значительной фитомассой, накопленной в надземной и подземной сферах.

Благодарности

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ашик Е. В., Тиходеева М. Ю. Исследование фитогенного поля *Tilia cordata* Mill. в посадках в заповеднике «Белогорье» Белгородской области // Вестн. СПбГУ. 2006. Сер. 3. Вып. 3. С. 64—73.
- Галанин А. В. Влияние фитогенного поля на распределение растений // Экология. 1980 № 6. С. 76—78.
- Галанин А. В., Неугодова Г. И., Шушкова С. Ф. Встречаемость видов растений в фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (Poaceae) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 8. С. 1073—1080.
- Демьянов В. А. Представление о фитогенном поле растений и проблемы сущности фитоценоза // Изв. РАН. Сер. биол. 1996. № 3. С. 359—363.
- Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф. Структура фитогенного поля особой некоторых плотнотерно-винных злаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 79—89.
- Злотникова Е. А., Пожванов Г. А. Фитогенное поле *Verbascum lychnitis* L.: комплексный подход // Биология — наука XXI века. XI Междунар. конф. молодых ученых: тезисы докладов. Пущино, 2007. С. 299.

- Ипатов В. С. Фитогенные поля одиночных деревьев некоторых пород в одном экотопе // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 8. С. 1186—1192.
- Ипатов В. С., Сивушкова В. Х., Ястребов А. Б. Фитоценотические связи амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Asteraceae*) с некоторыми сорными и культурными видами // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л., 1989. С. 212—220.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 92—100.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies* (*Pinaceae*) в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 94—103.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Майор И. А. Влияние *Filipendula ulmaria* (*Rosacea*) на сопутствующие виды в луговых сообществах // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 1046—1053.
- Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48.
- Крышень А. М. К методике изучения фитогенных полей деревьев // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 133—142.
- Куркин К. А. Факторы замкнутости луговых биогеоценозов // Естественные кормовые угодья СССР. М., 1966. С. 98—116.
- Куркин К. А. Эдификаторы и ассектаторы настоящих лугов Барабинской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. 1968. Т. 73 (1). С. 29—41.
- Куркин К. А. Взаимоотношение растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. 1998. № 6. С. 491—423.
- Лащинский Н. Н. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1721—1726.
- Маслов А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1646—1652.
- Миркин Б. М., Денисова А. В., Попова Т. В. Закономерности узора распределения *Trifolium montanum* L. в некоторых луговых и степных фитоценозах // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 93—98.
- Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых фитоценозах // Проблемы ботаники. Вып. 6. № 6. М.; Л., 1962. С. 103—109.
- Работнов Т. А. Мозаичность луговых фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 4. С. 104—117.
- Работнов Т. А. Взаимоотношения между растениями в фитоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 104—110.
- Самойлов Ю. И. Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 255—265.
- Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Fagaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022—1034.
- Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. 1965. Т. 1. С. 251—254.
- Уранов А. А. К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М., 1968. С. 183—208.
- Уранов А. А., Михайлова Н. Ф. Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 5. С. 151—159.
- Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 60 с.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 445 с.
- Beniattino F., Ponge J. F., Arpin P. Soil acidification under the crown of oak trees. 1. Spatial distribution // Forest Ecology and Management. 1991. Vol. 40. N 7. P. 221—232.
- Brooks M. L. Effects of increased soil nitrogen on the dominance of alien annual plants in the Mojave Desert // Journal of Applied Ecology. 2003. Vol. 40. P. 344—353.
- Garsia D., Obeso J. R. Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency // Ecography. 2003. Vol. 26. P. 739—750.
- Gracia-Moya E., McKell C. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community // Ecology. 1970. Vol. 51. P. 81—88.
- Lamont B. Gradient and zonal analysis of understorey suppression by *Eucalyptus wandoo* // Vegetation. 1985. Vol. 63. N 2. P. 113—137.
- Moro N. J., Pugnair F. I., Haase P. et al. Effect of canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment // Functional Ecology. 1997. Vol. 11. P. 425—431.
- Valiente-Banuet A., Verdu M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities // Ecology letters. 2007. Vol. 10. P. 1029—1036.
- Zhao H.-K., Zhou R.-L., Su Y.-Z. et al. Shrub facilitation of desert land restoration in the Horgin Sand Land of Inner Mongolia // Ecological engineering. 2007. Vol. 31. P. 1—8.