

УДК 582.34

## ВЛИЯНИЕ ОСВЕЩЕННОСТИ И ОПАДА НА РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МХОВ

Т. Н. Тархова, В. С. Ипатов

Рассматривается вопрос о влиянии освещенности и опада на моховой покров елового леса. Результаты анализа сравниваются с опытными данными. Выявлены различия в реакции отдельных видов мхов на воздействие этих факторов.

Данных о влиянии освещенности и опада на развитие мхов в литературе мало и они неопределенны. А. Я. Гордягин (1922) указывал, что опад благоприятно воздействует на развитие мхов: узкие хвоинки не мешают произрастанию стеблей мха, а смолистые вещества опада, вредные для травяно-кустарничкового яруса, безразличны для мхов. О влиянии опада на мхи существует и другое мнение. У Н. П. Арискиной (1959) есть указания, что мощная подстилка препятствует развитию мхов. В другой ее работе (1962) более определенно говорится, что с увеличением лесного опада уменьшаются плотность и высота мохового ковра. По данным А. В. Дубровиной (1964), «замшелые ассоциации» преобладают в темных ельниках по сравнению со светлыми (эффект затенения).

Для изучения влияния, которое оказывают затенение и опад на зеленые мхи, нами был исследован участок ельника-зеленомошника с невыраженным микрорельефом в Лодейнопольском районе Ленинградской области.

Древостой на участке характеризовался следующими показателями: состав 9Е1В, сомкнутость крон 0,5—0,6, возраст 65—75 лет. Травяно-кустарничковый ярус отсутствовал. Моховой покров неравномерный по общему проективному покрытию и покрытию отдельных видов, состоит в основном из *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Mich., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. Sch. et Gmb.

На участке было описано 100 площадок размером 0,1 м<sup>2</sup>. При описании отмечалось положение площадки относительно горизонтальной проекции кроны дерева, проективное покрытие мхов общее и по видам по девятибалльной шкале (1 балл равен 11% проективного покрытия); люксметром измерялась освещенность на каждой площадке и выражалась в процентах от освещенности поляны (чтобы избежать влияния световых бликов, игры теней и т. п. измерения проводились при облачном небе). Зарисовывался почвенный разрез под площадками и измерялись общая толщина подстилки и величина опада (к опадку относился слой неразложившихся растительных остатков — хвоя, мелкие веточки).

С помощью однофакторного дисперсионного анализа (Плохинский, 1961; Шеффе, 1963) установлена связь освещенности и мощности опада с древостоем, перераспределение их в зависимости от положения площадки в пределах горизонтальной проекции кроны дерева. От края кроны к стволу освещенность уменьшается (теснота связи освещенности с местом под кроной  $\eta^2 = 0,45$ ,  $F = 39$ ,  $F_{0,05} = 3,1$ ) общая мощность подстилки и величина опада увеличиваются ( $\eta^2 = 0,15$ ,  $F = 3,9$ ,  $F_{0,05} = 2,5$  и  $\eta^2 = 0,21$ ,  $F = 6,5$ ,  $F_{0,05} = 2,5$  соответственно)<sup>1</sup>. Таким образом, от положения под кроной дерева зависят количество света, достигающее мохового ковра, мощность опада, а также количество смывных вод и содержа-

<sup>1</sup>  $F$  — критерий Фишера;  $F_{0,05}$  — табличное значение критерия Фишера при уровне значимости  $P = 0,05$ .

ние растворенных в них минеральных и органических веществ (Тархова, 1970).

Предполагалось, что в пределах участка на распределение мхов по территории и их развитие оказывают влияние прежде всего фитоцено-тические факторы: трансформированная древостоем среда (освещенность, опад, смывные воды), взаимодействие мхов и отчасти некоторая неоднородность факторов среды, поскольку ранее было показано (Илатов и др., 1967), что даже в весьма однородных условиях в пределах микрогруппировок наблюдается заметное варьирование условий место-произрастания.

Однофакторный дисперсионный анализ показал, что освещенность и опад заметно влияют на развитие мохового покрова. Опад угнетающе действует на мхи (правда, при этом не исключено возможное влияние освещенности). Общее проективное покрытие мохового яруса с увеличением опада уменьшается: с 8,1 балла при незначительном опаде (0—0,4 см) до 1,4 балла при опаде до 2,5 см (рис. 1). Связь общего проективного покрытия мхов с опадом тесная. При увеличении опада проективное покрытие мхов уменьшается. Более тесная связь обнаруживается между проективным покрытием мхов и освещенностью: с увеличением освещенности от 30 до 99% общее проективное покрытие мхов увеличивается от 0 до 8,3 балла. Но в данном случае мы имеем дело не только с влиянием освещенности, но и с влиянием опада, так как при увеличении освещенности от ствола к краю кроны уменьшается опад. Чтобы исключить влияние опада, мы сделали выборки для более однородных условий относительно этого фактора: одну — при опаде от 0 до 0,4 см, вторую — от 0,5 до 1,3 см. И в этом случае выявляется влияние освещенности ( $\eta^2=0,14$ ;  $F=5,4$ ;  $F_{.05}=3,1$  в первом случае и  $\eta^2=0,32$ ;  $F=7,6$ ;  $F_{.05}=3,6$  — во втором).

Таким образом, неравномерное распределение мохового покрова, изменение его проективного покрытия в данном случае объясняется в значительной мере действием двух факторов: с уменьшением освещенности и увеличением количества опада уменьшается проективное покрытие мохового покрова.

Помимо изменения общего проективного покрытия на участке наблюдается и изменение соотношения видов мхов. Следовательно, можно ожидать, что виды по-разному реагируют на изменение исследуемых факторов. Мы попытались выявить влияние освещенности и опада на каждый вид (табл. 1 и рис. 2). Опад слабо и отрицательно воздействует на *Hylocomium splendens* ( $\eta^2=0,05$ ) и *Dicranum polysetum* ( $\eta^2=0,06$ ). Достоверных данных о влиянии опада на *Pleurozium schreberi* не получено. Проективное покрытие этого вида изменяется с увеличением опада очень незначительно (с 2,8 до 1,1 балла). Видимо, из трех исследуемых видов *Pleurozium schreberi* наиболее устойчиво к воздействию опада.

Уменьшение освещенности отрицательно влияет на проективное покрытие *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Несколько иначе изменяется проективное покрытие *Dicranum polysetum*. При анализе

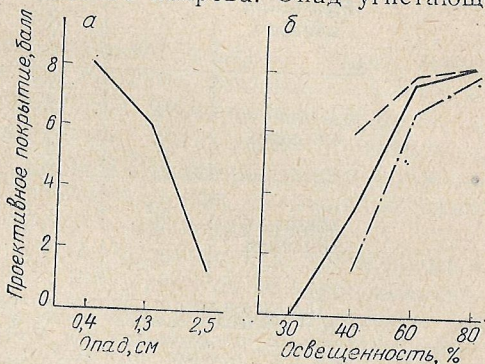


Рис. 1. Влияние опада (а) и освещенности (б) на общее проективное покрытие мхов: — — — опад 0—1,3 см; - - - 0—0,4 см; - · - · 0,5—1,3 см.

Таблица 1  
Влияние освещенности и опада на проективное покрытие мхов (серия из 100 площадок)

Виды мхов		Освещенность при опаде, см		Опад
		0—1,3	0—0,4	
Все мхи	$\eta^2$	0,65*	0,14*	0,52*
	F	58,3	5,4	53,2
	F <sub>.05</sub>	2,7	3,1	3,1
<i>Pleurozium schreberi</i>	$\eta^2$	0,10*	0,05	0,02
	F	3,6	1,8	1,2
	F <sub>.05</sub>	2,7	3,1	3,1
<i>Hylocomium splendens</i>	$\eta^2$	0,12*	0,08	0,05
	F	4,5	2,9	2,6
	F <sub>.05</sub>	2,7	3,1	3,1
<i>Dicranum polysetum</i>	$\eta^2$	0,08	0,05	0,06
	F	2,1	1,3	2,8
	F <sub>.05</sub>	2,5	2,7	3,1

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3 — F — критерий Фишера, F<sub>.05</sub> — табличное значение критерия Фишера при уровне значимости P = 0,05;  $\eta^2$  достоверно при F > F<sub>.05</sub>, достоверные значения  $\eta^2$  в табл. 1 и 2 помечены звездочкой.

общей выборки обнаружено, что с увеличением освещенности до 69% проективное покрытие *Dicranum polysetum* возрастает, а при дальней-

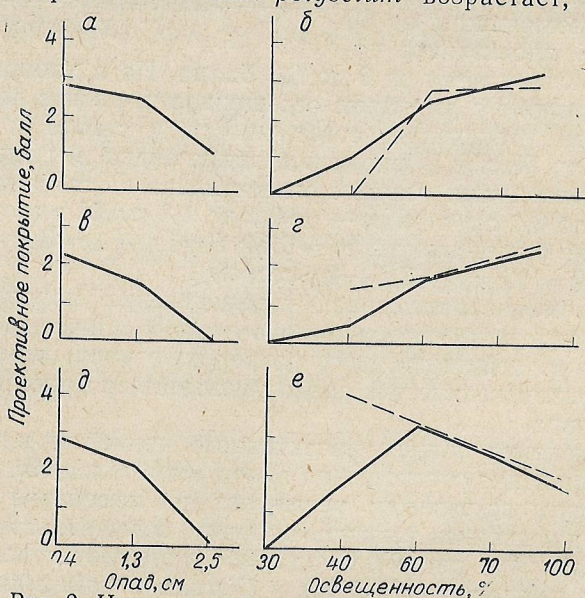


Рис. 2. Изменение проективного покрытия мхов под влиянием затенения и опада:

— при опаде 0—1,3 см; --- 0—0,4 см; а, б — *Pleurozium schreberi*; в, г — *Hylocomium splendens*; д, е — *Dicranum polysetum*.

шем увеличении освещенности — вновь уменьшается. Встречаемость вида изменяется аналогично изменению проективного покрытия (табл. 2). При анализе всех площадок мы не исключаем влияния опа-

да на мхи. Видимо, при освещенности 60—69% имеется оптимальное сочетание обоих факторов для *Dicranum polysetum*. Далее с увеличением освещенности при незначительном опаде проективное покрытие мха

Таблица 2  
Связь встречаемости *Dicranum polysetum* с освещенностью и опадом

Факторы	$\eta^2$	F	F <sub>.05</sub>
Опад . . . . .	0,11	6,5	3,1
Освещенность при опаде 0—1,3 см	0,15	3,9	2,5
» при опаде 0—0,4 см	0,13	3,3	2,7

уменьшается. Анализ выборки, исключая влияние опада (опад 0—0,4 см), показывает отрицательное влияние увеличения освещенности на развитие *Dicranum polysetum*: его проективное покрытие и встречаемость уменьшаются. Следовательно, уменьшение проективного покрытия и встречаемости мха при увеличении освещенности объясняется отрицательным влиянием освещенности, а при уменьшении освещенности — одновременным отрицательным действием опада.

Разница в реакции видов на изменение условий среды проявляется в изменении удельного покрытия мхов (в процентах от общего проективного покрытия мохового ковра). В окнах между кронами в моховом покрове преобладает *Pleurozium schreberi* (его среднее удельное покрытие 44%); *Dicranum polysetum* и *Hylocomium splendens* имеют удельные покрытия 27 и 29% соответственно. В просветах между кронами и у края горизонтальной проекции крон удельное покрытие *Dicranum polysetum* возрастает до 37% (с уменьшением освещенности), одновременно удельное покрытие *Pleurozium schreberi* уменьшается, а *Hylocomium splendens* не изменяется. Под кронами и у ствола на мхи воздействуют затенение и опад. Эти факторы по-разному действуют на различные виды мхов. У *Hylocomium splendens*, на который оба фактора действуют отрицательно, уменьшается среднее удельное покрытие до 19%. На *Pleurozium schreberi* в основном действует притенение (удельное покрытие данного вида в этих местах 37%). На *Dicranum polysetum* опад действует отрицательно, а уменьшение освещенности — положительно. Вид имеет наибольшее удельное покрытие — 44%.

При интерпретации полученных данных следует принять во внимание реакцию мхов на смыв минеральных и органических веществ с кроны ели (Тархова, 1970), который тоже зависит от положения площадки под кроной дерева. *Pleurozium schreberi* плохо переносит затенение и смыв с кроны ели, поэтому данный вид лучше развивается в окнах между кронами. *Dicranum polysetum* хорошо разрастается в притененных местах, а смыв с кроны улучшает его развитие, поэтому вид занимает менее пригодные для других видов места под кроной дерева.

Необходимо отметить значительное различие значения  $\eta^2$  для общего проективного покрытия мохового ковра и отдельных значений по видам мхов. Это различие, по-видимому, можно объяснить двумя причинами: 1) оценка проективного покрытия отдельных видов мхов по сравнению с оценкой общего проективного покрытия производится с меньшей точностью, что приводит к увеличению варьирования, относимого к случайному, и тем самым к уменьшению  $\eta^2$ ; 2) значение  $\eta^2$  может снижаться и в результате того, что амплитуды проективного покрытия отдельных видов меньше амплитуды общего проективного

покрытия (влияние факторов на общее проективное покрытие проявляется полнее).

Как уже говорилось выше, затенение и опад зависят от положения площадки относительно горизонтальной проекции кроны дерева. Оба фактора связаны между собой и полностью расчленить их влияние на мхи невозможно. Поэтому для уточнения полученных данных нами был поставлен опыт для следующих видов: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum commune*. Hedw. и *Sphagnum girgensohnii* Russ.

В ельнике с освещенностью 70% от открытого места на участках с хорошо развитым моховым покровом и господством одного вида мха закладывались площадки размером 0,1 м<sup>2</sup>. Площадки выбирались с одинаковым проективным покрытием (100%) и одинаковой высотой куртинки.

Основываясь на исследованиях связи веса мхов с их высотой и проективным покрытием (Тархова, Аверинцева, 1969), мы считали, что вес мхов на таких площадках в начале опыта был примерно одинаковый. Площадки засыпались свежим опадом и создавалось искусственное затенение. Для этого устанавливался навес из сухих еловых веток на высоте 20 см. Наибольшее затенение и опад соответствовали освещенности и опад в мертвопокровном ельнике с полной сомкнутостью крон. Были приняты три градации освещенности и количества опада: 1) максимальное значение — 5—10% от открытого места и опад — 480 г сырого веса хвои; 2) среднее затенение — 25%, средний опад — 240 г; 3) контроль — искусственное затенение отсутствовало, хвоя не подсыпалась.

Опыт был поставлен так, что каждой градации одного фактора соответствовали все градации другого фактора. Таким образом, имелись следующие варианты (площадки): 1 — максимальное затенение + максимальный опад; 2 — максимальное затенение + средний опад; 3 — максимальное затенение без опада; 4 — среднее затенение + максимальный опад; 5 — среднее затенение + средний опад; 6 — среднее затенение без опада; 7 — максимальный опад; 8 — средний опад; 9 — контроль. Повторность опыта — четырехкратная. При сокращенных вариантах опыта (для видов *Sphagnum girgensohnii* и *Dicranum polysetum*) отсутствовали площадки со средними дозами действующих фак-

Таблица 3

Влияние затенения и опада на мхи

Виды мхов		Факторы			
		A	B	AB	A+B+AB
<i>Dicranum polysetum</i>	$\eta^2$	0,22*	0,62*	0,10*	0,94*
	F	44,0	122,3	19,7	62,0
	F <sub>.05</sub>	4,5	4,5	4,5	3,3
<i>Hylocomium splendens</i>	$\eta^2$	0,21*	0,63*	0,03	0,87*
	F	23,3	68,8	1,7	24,0
	F <sub>.05</sub>	3,3	3,3	2,6	2,2
<i>Pleurozium schreberi</i>	$\eta^2$	0,44*	0,37*	0,08*	0,89*
	F	53,9	45,7	5,1	27,4
	F <sub>.05</sub>	3,3	3,3	2,6	2,2
<i>Polytrichum commune</i>	$\eta^2$	0,73*	0,13*	0,02	0,88*
	F	73,1	13,4	1,5	29,3
	F <sub>.05</sub>	4,5	4,5	4,5	3,3
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	$\eta^2$	0,63*	0,27*	0,06*	0,96*
	F	210,0	90,0	10,8	80,4
	F <sub>.05</sub>	3,3	3,3	2,6	2,2

Примечание. A—затенение; B—опад; AB—эффект действия сочетания факторов.

торов (площадки 2, 4, 5, 6 и 8). Через год на всех площадках срезались ассимилирующие (зеленые) части мхов и определялся воздушно-сухой вес укусов с площадок. Показателем развития мхов служил их сухой вес.

Применение при обработке полученных данных двухфакторного дисперсионного анализа позволило определить степень влияния в опыте каждого фактора отдельно. Данные анализа представлены в табл. 3.

Как видно из приведенных данных, изучаемые виды мхов делятся на три группы по реакции на затенение и опад. На *Dicranum polysetum* и *Hylocomium splendens* решающее влияние оказывает опад ( $\eta^2=0,62-0,63$ , т. е. 62—63% варьирования веса обусловлено влиянием опада). Под воздействием этого фактора развитие видов сильно ухудшается. Отрицательное влияние сильного затенения на эти виды достоверно, но незначительно, всего 22—21% (рис. 3, 4). Вес *Hylocomium splendens* на площадке с сильным опадом без дополнительного затенения через год уменьшился в два раза, а *Dicranum polysetum* — в три раза. Совершенно противоположная картина обнаружена для *Polytrichum commune* и *Sphagnum girgensohnii*. В этом случае влияние опада составило всего 13—27%. В опыте с данными видами основной процент влияния падает на затенение (см. рис. 3 и рис. 4). Видимо, узкие хвоинки, попадая на довольно крупные растения с редкими оттопыренными веточками (*Sphagnum*) или листьями (*Polytrichum commune*), быстро проваливаются в глубь дернинки и не мешают росту стебельков мха. Так подтвердилось предположение А. Я. Гордягина (1922), но, как показал опыт, его нельзя распространять на все виды мхов. *Pleurozium schreberi* занимает обособленное, промежуточное положение. На развитие этого вида мха опад и затенение влияют почти одинаково отрицательно (см. рис. 4). По степени влияния названных факторов данный вид нельзя причислить ни к одной из ранее описанных групп.

Влияние сочетания двух факторов (затенение+опад) очень незначительно. Для *Hylocomium splendens* и *Polytrichum commune* оно недостоверно.

В работе Н. П. Арискиной (1962) мхи по возрастанию тенелюбивости располагаются в следующий ряд: *Pleurozium schreberi*—*Dicranum polysetum*—*Hylocomium splendens*. По нашим данным, наиболее тенелюбивым видом является *Dicranum polysetum*. Он именно тенелюбивый вид, а не теневыносливый, ибо установлена обратная связь этого вида с освещенностью ( $r = -0,26$ ;  $t = 2,6$ ;  $d. f. = 81$ ). Наиболее светолюбивыми видами являются *Polytrichum commune* и *Sphagnum girgensohnii*. В опыте затенение оказало на развитие этих видов сильное влияние.

Сопоставляя данные эксперимента и наблюдения на участке, легко убедиться, что они качественно одинаково характеризуют реакцию видов на воздействие изученных факторов. Но количественное выражение «силы влияния» освещения и опада ( $\eta^2$ ) в эксперименте оказалось в несколько раз больше. Источник этого расхождения лежит, во-первых, в методике, во-вторых, в природе самого явления. О реакции мхов на исследуемые факторы при наблюдении судили по проективному покрытию, а в эксперименте — по весу. Точность оценки проективного покрытия ниже, чем веса, отсюда возникает большее варьирование, относимое к случайному, что приводит к уменьшению  $\eta^2$ . При обработке данных наблюдений каждой градацией фактора считалось не одно его значение, а размах (амплитуда, класс), в результате чего во внутривидовое варьирование признака (проективное покрытие) частично входит и варьирование, вызванное неодинаковыми значениями фактора. Это обстоятельство также может приводить к уменьшению  $\eta^2$ . В эксперимен-

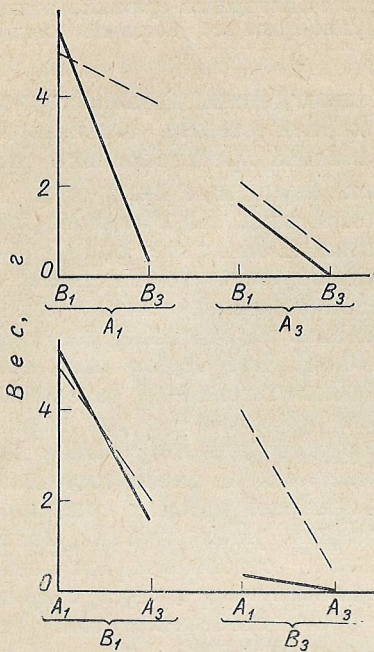


Рис. 3. Изменение веса *Dicranum polysetum* и *Polytrichum commune* под воздействием затенения и опада:

A<sub>1</sub>, A<sub>3</sub> — градации затенения; B<sub>1</sub>, B<sub>3</sub> — градации опада; A<sub>1</sub>, B<sub>1</sub> — контроль;  
 — *Dicranum polysetum*;  
 - - - *Polytrichum commune*.

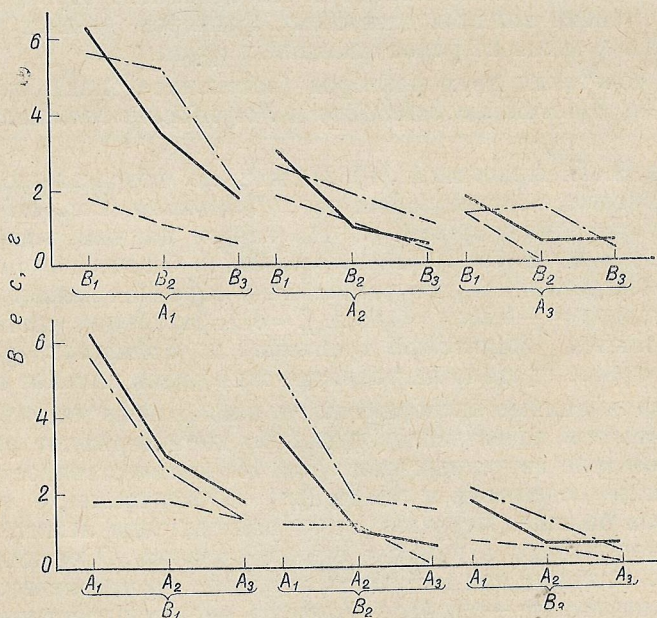


Рис. 4. Изменение веса *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Sphagnum girgensohnii* под воздействием затенения и опада (опыт):

A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, A<sub>3</sub> — градации затенения; B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, B<sub>3</sub> — градации опада;  
 A<sub>1</sub>, B<sub>1</sub> — контроль; — *Pleurozium schreberi*; - - - *Hylocomium splendens*; - · - *Sphagnum girgensohnii*.

те этот источник отсутствует — каждой градацией фактора является строго отмеренная его «доза».

Но главная причина иная. В природных условиях (наблюдения на участке) на развитие мхов воздействует большое число неконтролируемых наблюдениями факторов; на их долю приходится значительная часть варьирования изучаемого признака («неорганизованные» факторы, «случайное» варьирование). Кроме того, в природе освещенность и опад коррелируют друг с другом, в результате происходит некоторая взаимная компенсация их воздействия на отдельные виды мхов. В «чистом виде» выявить их воздействие не удастся, и сила влияния при наблюдениях оказывается меньшей, чем в строго организованном опыте. Подобное явление обнаружено нами при исследовании влияния элементов минерального питания на мхи. В лаборатории геоботаники Биологического института ЛГУ Л. А. Кирикова получила такие же результаты на травяно-кустарничковых видах. Очевидно, что при организации наблюдений в природной обстановке мы получаем сведения об истинной, реальной роли отдельных факторов в жизни сообщества, а в опыте — информацию о предельно возможных воздействиях этих факторов. Из этого следует, что нельзя переносить закономерности, открытые в опыте, в неизменном виде на природные условия. Видимо, оптимальный вариант фитоценологического исследования — сочетание наблюдений и эксперимента.

Таким образом, в результате исследований установлено различие в реакции изученных видов на воздействие затенения и опада. Можно выделить светолюбивые виды — *Polytrichum commune* и *Sphagnum girgensohnii*, тенелюбивый — *Dicranum polysetum*, который к тому же развивается лучше под действием смыва минеральных и органических веществ с кроны ели. Последнему противостоит *Pleurozium schreberi*, который плохо выносит затенение и смыв с кроны. Эти различия в реакции мхов на воздействие трансформированной древостоем среды являются существенной причиной часто наблюдающейся мозаичности в мховом покрове участков, однородных по условиям абиотической среды.

Биологический институт  
ЛГУ

Поступила в редакцию  
в окончательном варианте  
20 ноября 1973 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арискина Н. П. Об экологии боровых мхов, НДВШ, Биол. науки, 1959, вып. 1.  
Арискина Н. П. Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики, Бот. журнал, 1962, № 5.  
Гордягин А. Я. Географическое описание Татарской республики. Казань, Казан. изд-во, 1922.  
Дубровина А. В. К экологии некоторых видов напочвенных лесных мхов. В сб. докладов науч. конф. Ярославского пединститута, т. 2, вып. 4, 1964.  
Ипатов В. С., Тархова Т. Н., Заверюха С. Г. Изменчивость среды в пределах микрогруппировок и некоторые требования ее учета, Вестник ЛГУ, 1967, № 3.  
Плохинский Н. А. Биометрия, Новосибирск, СО изд. «Наука», 1961.  
Тархова Т. Н. О влиянии почвенных факторов на развитие мхов, Экология, 1970, № 4.  
Тархова Т. Н., Аверинцева С. Г. О некоторых показателях обилия зеленых мхов, Проблемы ботаники, 1969, № 2.  
Шеффе Г. Дисперсионный анализ, М., Физматгиз, 1963.