

© В. С. Ипатов, Е. Н. Журавлева, В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева

ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ *PICEA ABIES*, *P. OBOVATA* (PINACEAE)V. S. IPATOV, E. N. ZHURAVLEVA, V. H. LEBEDEVA, M. Yu. TIKHODEYEVA.  
ECOLOGICAL FIELD OF *PICEA ABIES* AND *P. OBOVATA* (PINACEAE)Санкт-Петербургский государственный университет  
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9  
Тел./факс (812) 328-14-72  
E-mail: zhl@hotmail.ru  
Поступила 14.10.2008

Исследованы фитогенные поля отдельно стоящих елей в сосняке зеленомошном и на лугу. По изменению факторов среды и растительности определены границы фитогенного поля елей относительно края кроны. Выявлены 4 типа реакций растений на влияние фитогенного поля ели.

Ключевые слова: фитогенное поле, *Picea abies*, *Picea obovata*.

Понятие «фитогенное поле» в настоящее время широко используется исследователями. Впервые оно было определено А. А. Урановым как часть пространства, в пределах которой среда приобретает новые свойства, создаваемые присутствием в ней данной особи растения (1965). Для фитоценолога представляет интерес не вообще пространство с измененными свойствами среды, а пространство, в котором изменяются состав и структура растительности по сравнению с окружающим фоном. Понимая это, позже А. А. Уранов (1968) отметил, что фитогенным полем можно считать ограниченное пространство, где обнаруживается влияние данного растения на другие растения. Б. Н. Норин (1987) предложил именно эту часть пространства считать фитогенным полем растения. Мы с ним солидарны. Однако необходимо принимать во внимание и трансформацию среды растением, формирующим фитогенное поле, так как особенности состава и сложения растительности в фитогенном поле можно объяснить только влиянием трансформированных этим растением экологических факторов.

Объектами нашего исследования послужили 20 одиночных елей *Picea abies* во втором ярусе разреженного сосняка лишайниково-зеленомошного и 21 ель (*P. abies*, *P. obovata*) на лугах (из них 2 ели на опушке). Исследования проводились в подзонах средней и южной тайги: в лишайниково-зеленомошном сосняке — в Суоярвском р-не Карелии; на лугах — на острове Коневец Ладожского озера и Карельском перешейке.

Древостой сосняка лишайниково-зеленомошного состоит из сосен высотой 18—20 м (сомкнутость крон 0.3) и единичных елей во втором ярусе. Выбранные для исследования ели растут на большом расстоянии (превышающем высоту елей в 2—3 раза) друг от друга и от соседних сосен, что нашло отражение в морфологии их крон. Они асимметричны, лучше развиты с юга. Это свидетельствует о том, что данные ели являются свободно растущими, т. е. влияние соседей отсутствует. Напочвенный покров на фоне, за пределами крон ели, однороден — представлен зеленомошным ковром из *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens* с отдельными латками кустистых лишайников и относительно равномерно распределенными кустарничками *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Calluna vulgaris* (их суммарное проективное покрытие составляет 35—40 %).

Для анализа использованы описания фитогенных полей 20 елей разной высоты (1—13 м) и возраста, диаметр крон колебался в пределах 1—4 м. Описание напочвенного покрова проводилось вдоль трансект, идущих от ствола до фона (вне пре-

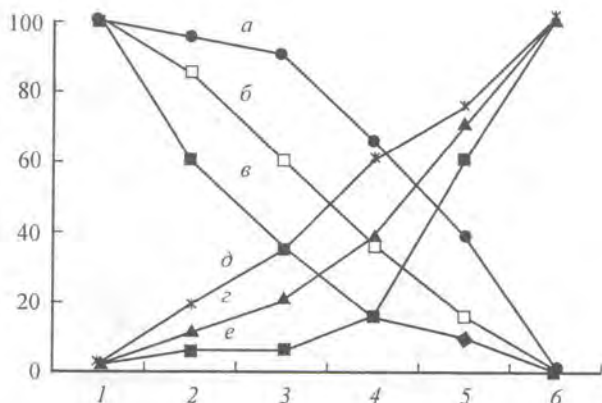


Рис. 1. Изменение толщины и сквозистости кроны (в зените) от ствола к краю кроны.

По оси абсцисс — положение под кроной (1 — у ствола; 2, 3, 4 — под кроной; 5 — под краем кроны; 6 — на фоне). По оси ординат: длина кроны (% от максимальной, варианты); сквозистость в зените, %. *a—в* — длина кроны; *г—е* — сквозистость кроны в зените, % (*г* — все ели, *д* — ели ниже 3 м, *е* — ели выше 8 м).

делов крон) на площадках  $20 \times 20$  см, расположенных вплотную друг к другу. На трансектах в шести точках (1 — у ствола; 2, 3, 4 — под кроной; 5 — под краем кроны; 6 — на фоне) учитывались следующие экологические факторы: освещенность, температура, пропускание кроной атмосферных осадков, особенности морфологического профиля почвы, влажность почвенных горизонтов, их кислотность, количество опада. Для сравнимости разных параметров их значения вычислены в процентах от фона.

Мы исходили из предположения, что степень трансформации елью экологических факторов зависит от длины кроны по вертикали над разными точками в подкрупном пространстве. Естественно, длина кроны от ствола к краю уменьшается в силу ее конусовидной формы, и это изменение хорошо отражает сквозистость кроны в зените над каждой точкой измерения (рис. 1) (Ипатов, Кирикова, 1990). На рис. 2—5 показано изменение исследованных параметров среды по вектору ствол—фон. Изменение минимальных и максимальных суточных температур

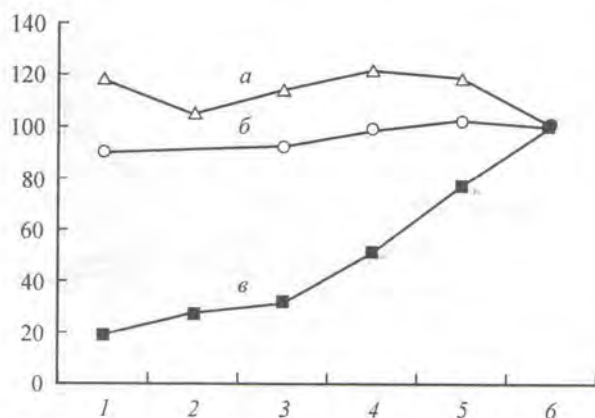


Рис. 2. Изменение сквозистости в зените и температуры в фитогенном поле ели.

По оси абсцисс — положение под кроной (обозначения, как на рис. 1); по оси ординат — доля от фона, %. *a* — минимальные температуры, *б* — максимальные температуры, *в* — сквозистость в зените.

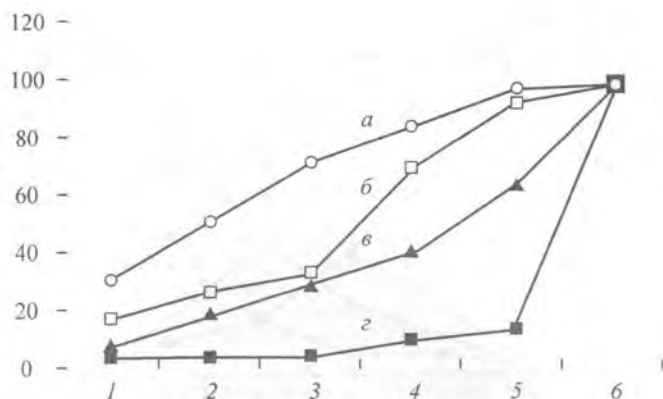


Рис. 3. Пропускание кроной ели осадков и влажность подстилки.

По оси абсцисс — положение под кроной (обозначения, как на рис. 1); по оси ординат — доля от фона, %. *а* — влажность подстилки в дождливую погоду; *б* — влажность подстилки в сухую погоду; *в* — осадки при сильном дожде, *г* — осадки при слабом, морозящем дожде.

(средних за два полевых сезона) представлено на рис. 2. Минимальные температуры под кроной несколько выше, чем за ее пределами, а максимальные температуры в подкroновом пространстве ниже. Разница между максимальными и минимальными температурами под кроной составляет в среднем 10 °С, в то время как на фоне достигает 15 °С. Таким образом, ель стабилизирует температурный режим в подкroновом пространстве.

Распределение проходящих сквозь крону ели осадков отражено на рис. 3. Наблюдения проводились в течение двух летних месяцев, в результате мы получили возможность сравнить количество проникающих под крону осадков при сильном продолжительном дожде (10 мм/ч) и слабом, морозящем (0.25 мм/ч). Развитая кро-

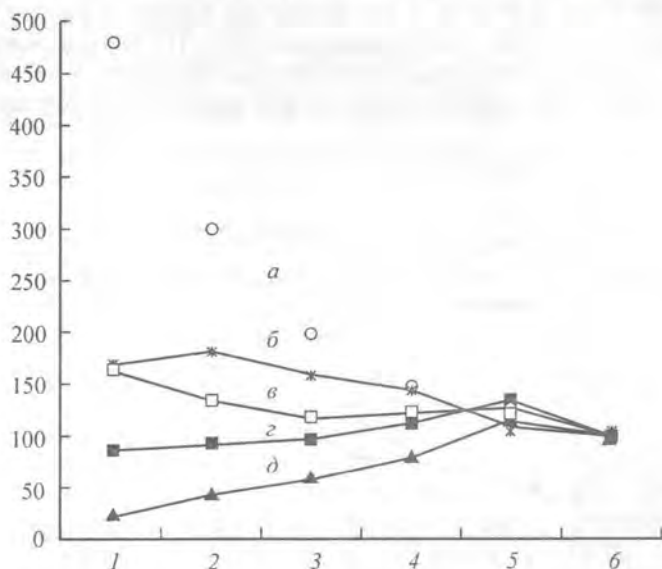


Рис. 4. Изменение мощности почвенных горизонтов в фитогенном поле ели.

По оси абсцисс — положение под кроной (обозначения, как на рис. 1); по оси ординат — доля от фона, %. *а* — F<sub>1</sub>; *б* — F<sub>3</sub>; *в* — A<sub>0</sub> (F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub>); *г* — A<sub>2</sub>; *д* — опад за 3 года.

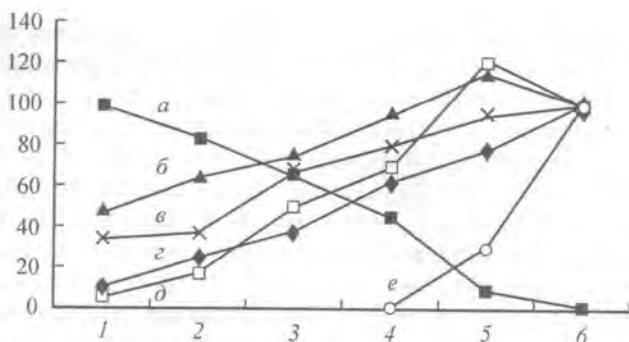


Рис. 5. Изменение напряженности фитогенного поля ели и п. п. видов растений.

По оси абсцисс — положение под кроной (обозначения, как на рис. 1); по оси ординат — доля от фона, %. а — напряженность фитогенного поля ели, б — *Vaccinium vitis-idaea*, в — лишайники, з — зеленые мхи, д — *Vaccinium myrtillus*, е — *Calluna vulgaris*.

на крупных елях даже в сильный дождь задерживает в среднем до 70 % осадков, а в слабый, морозящий дождь — до 95 %. При морозящем дожде большая часть поверхности почвы подкroнового пространства остается сухой, при сильном дожде заметно увеличивается пропускание осадков в средней части кроны. В пристволовой зоне количество осадков остается мизерным при дождях любой интенсивности. От количества осадков, проникающих сквозь крону, зависит влажность верхних горизонтов почвы. В дождливую погоду влажность подстилки резко увеличивается от ствола к краю кроны, в сухую погоду с редкими дождями она остается низкой на большей части подкroнового пространства (Ипатов, Кирикова, 2001).

На рис. 4 показано изменение мощности подстилки и подзолистого горизонта в фитогенном поле ели. Лесная подстилка ( $A_0$ ) неоднородна по степени разложения и содержанию доступных растениям элементов питания. Самый верхний ее горизонт ( $F_1$ ) представляет собой еще не тронутый разложением опад (хвоя, ветки), нижний ( $F_3$ ) — оторфованная масса, средний ( $F_2$ ) — переходный. Соотношение этих слоев меняется по профилю: у ствола мощный слой опада  $F_1$  имеет в среднем от 8 до 13 см, у края кроны его толщина незначительна, поскольку здесь интенсивность накопления опада хвои снижена. Обратная картина наблюдается в отношении нижнего слоя подстилки. Своим образованием он, в значительной мере, обязан жизнедеятельности зеленых мхов. Под развитой широкой кроной ели мхи почти отсутствуют, но они хорошо развиты в краевой зоне. Из постепенно отмирающих частей мхов здесь формируется толстый (6—8 см) слой  $F_3$ . Линия регрессии изменения толщины лесной подстилки  $A_0$ , таким образом, имеет слегка U-образную форму. Провал в центральной части кривой  $A_0$  объясняется тем, что в этой зоне мало мхов, формирующих толстую подстилку в зоне края кроны, и опада накапливается меньше, чем в пристволовой зоне.

Очевидно, что в подкroновом пространстве ели, где мало света и влаги, создаются неблагоприятные условия для видов растений напочвенного покрова. В то же время в краевой зоне условия более благоприятные — света и влаги здесь значительно больше, более стабильный, чем на фоне, температурный режим. Так как на растения напочвенного покрова оказывает влияние совокупность факторов, то на основе полученных по отдельным факторам данных мы определили обобщенную, интегрированную напряженность фитогенного поля в разных его точках. Для расчета мы использовали следующие факторы: освещенность, осадки, влажность почвы, мощность лесной подстилки, опад. Теснота связи значений этих факторов с рас-



стоянием от ствола высока (значение  $\eta^2$  колеблется в пределах 0.60—0.95). Поскольку значения всех факторов выражены в процентах от фоновых значений, они сравнимы и поддаются арифметическим операциям. Так как кроны елей имеют различную ширину, напряженность вычислялась в определенном числе точек, занимающих одинаковое положение под кроной: 1 — у ствола; 2, 3, 4 — под кроной; 5 — под краем кроны; 6 — на фоне. Для каждой точки и каждого фактора найдены значения разницы (без учета знака) между фоном, принятым за 100 %, и значением фактора (в % от фона) в этой точке. Далее полученные значения суммировались и в каждой точке для каждого фактора найдена доля (в %) от этой суммы. Для каждой точки сосчитана сумма долей всех факторов, и, наконец, все полученные значения выражены в процентах от наибольшего значения. Итоговый ряд напряженности изменяется от 100 (наибольшее влияние ели) до 0 (влияние отсутствует). На рис. 5, 1 показано, что влияние ели равномерно уменьшается от ствола к краю кроны. Кроме того, на этом рисунке показано изменение проективного покрытия основных видов и групп видов в фитогенном поле ели. Очевидно, что трансформируемые елью экологические факторы определяют характер напочвенного покрова в фитогенном поле. При этом, очевидно, ель в отличие от других древесных пород не изменяет растительность, а препятствует ее развитию (Ипатов, 2007). Интересно, что в фитогенном поле ели меняется характер связи между видами: на фоне и под краем кро-

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов растений в фитогенном поле ели и на фоне

Виды растений	Ф. п.	Луг	Виды растений	Ф. п.	Луг
Тип 1					
<i>Geranium sylvaticum</i>	+	++	<i>Pleurozium schreberi</i>	+	++
<i>Viola nemoralis</i>	+	++	<i>Veronica officinalis</i>	+	++
<i>Agrostis capillaris</i>	+	++	<i>Luzula multiflora</i>	+	++
<i>Dactylis glomerata</i>	+	++	<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	++
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	++	<i>Trifolium medium</i>	+	++
<i>Galium mollugo</i>	+	++	<i>Helictotrichon pubescens</i>	+	++
<i>Hypericum perforatum</i>	+	++	<i>Centaurea phrygia</i>		+
<i>Potentilla erecta</i>	+	++	<i>Polemonium coeruleum</i>		+
<i>Deschampsia caespitosa</i>	+	++	<i>Festuca pratensis</i>		+
<i>Hierochloa odorata</i>	+	++	<i>Cerastium holosteoides</i>		+
<i>Festuca rubra</i>	+	++	<i>Hylotelephium triphyllum</i>		+
<i>Geranium pratense</i>	+	++	<i>Dianthus deltoides</i>		+
<i>Cirsium heterophyllum</i>	+	++	<i>Trollius europaeus</i>		+
<i>Alchemilla vulgaris</i>	+	++	<i>Linaria vulgaris</i>		+
<i>Angelica sylvestris</i>	+	++	<i>Veronica longifolia</i>		+
<i>Luzula pilosa</i>	+	++	<i>Cnidium dubium</i>		+
<i>Leucanthemum vulgare</i>	+	++	<i>Veronica serpillifolia</i>		+
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	++	<i>Bromopsis inermis</i>		+
<i>Parnica vulgaris</i>	+	++	<i>Phalaroides arundinacea</i>		+
<i>Achillea millefolium</i>	+	++	<i>Taraxacum officinale</i>		+
<i>Knauthia arvensis</i>	+	++	<i>Viola palustris</i>	+	++
<i>Pimpinella saxifraga</i>	+	++	<i>Vicia cracca</i>	+	++
<i>Stellaria graminea</i>	+	++	<i>Ranunculus acris</i>	+	++
<i>Ranunculus auricomus</i>	+	++	<i>Centaurea jacea</i>	+	++
<i>Campanula patula</i>	+	++	<i>Hieracium umbellatum</i>	+	++
<i>Poa angustifolia</i>	+	++	<i>Melampyrum nemorosum</i>	+	++
<i>Campanula rotundifolia</i>	+	++	<i>Calamagrostis epigeios</i>	+	++

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Виды растений	Ф. п.	Луг	Виды растений	Ф. п.	Луг
Тип 2					
<i>Avenella flexuosa</i>	++	+	<i>Brachyechium albicans</i>	++	+
<i>Melampyrum pratense</i>	++	+	<i>Campanula glomerata</i>	++	+
<i>Vicia sepium</i>	++	+	<i>Briza media</i>	++	+
<i>Stellaria holostea</i>	++	+	<i>Melica transsilvanica</i> <sup>1</sup>	++	+
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	++	+	<i>Galium boreale</i>	++	+
<i>Rubus saxatilis</i>	++	+	<i>Aegopodium podagraria</i>	++	+
<i>Poa trivialis</i>	++	+			
Тип 3					
<i>Majanthemum bifolium</i>	+		<i>Calamagrostis arundinaceae</i>	+	
<i>Trientalis europaea</i>	+		<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	
<i>Huperzia selago</i>	+		<i>Fragaria vesca</i>	+	
<i>Pteridium aquilinum</i>	+		<i>Geum rivale</i>	+	
<i>Dryopteris carthusiana</i>	+				
Тип 4					
<i>Anthriscus sylvestris</i>	+	+	<i>Phleum pratense</i>	+	+
<i>Anemone nemorosa</i>	+	+	<i>Galium palustre</i>	+	+
<i>Rumex acetosa</i>	+	+	<i>Poa pratensis</i>	+	+
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	+	+	<i>Carex panicea</i>	+	+
<i>Solidago virgaurea</i>	+	+	<i>Rhinanthus minor</i>	+	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	+	<i>Carex nigra</i>	+	+
<i>Galeopsis ladanum</i>	+	+			
Неопределенный тип					
<i>Elytrigia repens</i>	++	+	<i>Polytrichum juniperinum</i>	+	
<i>Galeopsis bifida</i>	+	+	<i>Rubus idaeus</i>	+	+
<i>Alopecurus pratensis</i>	++	+	<i>Filipendula ulmaria</i>	+	+
<i>Equisetum arvense</i>	+	+	<i>Plantago lanceolata</i>	+	+
<i>Urtica dioica</i>	+	+	<i>Poa palustris</i>	+	

Примечание. Ф. п. — фитогенное поле, «+» обозначено присутствие вида, «+++» — вид встречается с наибольшим проективным покрытием. <sup>1</sup>*Melica transsilvanica* — заносный вид, тип — тип реакции на фитогенное поле.

ны черника и брусника отрицательно связаны друг с другом ( $r = -0.21$ ), а в подкромовом пространстве они имеют положительную связь. Не приходится сомневаться, что роль экологических факторов является столь же существенной в формировании фитогенного поля ели и в других условиях, в частности на лугах.

На лугах нами исследованы фитогенные поля 21 ели. Деревья имеют разные параметры: высота — 7—22 м, окружность ствола 24—180 см, высота прикрепления кроны — 0.1—2.5 м и радиус кроны — 1.3—4.6 м, возраст — от 15 до 80 лет. Перечень встреченных видов растений представлен в табл. 1. На семи луговых участках доминируют следующие виды: на первом — *Dactylis glomerata* (проективное покрытие до 35 %), *Alchemilla vulgaris* (до 55 %), *Veronica chamaedrys* (до 45 %), *Agrostis capillaris* (до 60 %). На втором — *Agrostis capillaris* (до 45 %), *Festuca rubra* (до 50 %), *Potentilla erecta* (до 40 %). На третьем — *Potentilla erecta* (до 40 %), *Agrostis capillaris* (до 45 %), *Dactylis glomerata* (до 35 %). На четвертом — *Potentilla erecta* (до 45 %), *Agrostis capillaris* (до 60 %), *Festuca rubra* (до 70 %). На пятом — *Dactylis glomerata* (до 45 %), *Agrostis capillaris* (до 40 %), *Alchemilla vulgaris* (до 35 %). На шестом — *Galium boreale* (до 40 %), *Deschampsia caespitosa* (до 60 %),

*Agrostis capillaris* (до 45 %), *Hierochloe odorata* (до 40 %). На седьмом — *Calamagrostis epigeios* (до 70 %), *Galium boreale* (до 75 %), *Stellaria holostea* (до 55 %). Следует отметить, что несмотря на различия в преобладающих видах, в исследуемых луговых сообществах экологические оценки трофности и влажности почвы, вычисленные по шкалам Д. Н. Цыганова (1976) по присутствию видов, одинаковы на всех луговых участках, что свидетельствует о сходстве экотонов.

Для характеристики фитогенных полей от ствола каждого дерева в радиальном направлении были заложены сплошные трансекты из площадок 0.1 м<sup>2</sup> в разных направлениях. Длина трансект — от 10 до 40 площадок (3—13 м), при этом число площадок за краем кроны — от 6 до 28 (в зависимости от размеров дерева). Если недалеко от данной ели находилось другое дерево, то трансекта в эту сторону не закладывалась. На каждой площадке учитывалась высота видов и их проективное покрытие. Кроме того, оценивались наиболее значимые по влиянию на растительность факторы, формируемые кроной ели: сквозистость кроны дерева — средняя и в зените (Ипатов, Кирикова, 1979; Ипатов, 1998), относительное количество опада и ветоши (%), толщина подстилки. Средняя сквозистость определялась для части небесной полусферы выше 45°. Поскольку радиус кроны у всех елей различен, мы использовали для сравнительной оценки значения параметров растительности и факторов среды в выделенных нами зонах: у ствола (ствол), под кроной (крона), под краем кроны (край), вблизи от края кроны (фон-край) и на лугу (фон).

Первой задачей анализа мы посчитали определение границ фитогенных полей. Для большинства видов растений условия, создаваемые елью, неблагоприятны. Поэтому даже если вид встречается в подкроновом пространстве, его проективное покрытие от ствола к лугу увеличивается. Казалось бы, границей фитогенного поля следует считать площадку, на которой его покрытие достигает максимума. Однако на лугу проективное покрытие каждого вида варьирует, наравне с максимальными может иметь низкие и нулевые значения. По этой причине мы приняли за максимум (оптимум) верхний квартиль, найденный для всего ряда значений проективного покрытия данного вида на трансекте, и вычислили его ошибку (Юл, Кендел, 1960). Средняя ошибка квартиля  $\varphi = 1.36263 \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ , где  $\sigma$  — среднее квадратическое отклонение всего ряда,  $n$  — число не нулевых значений в ряду. Границу фитогенного поля находили следующим образом. В ряду с возрастающими значениями брали первую площадку со значением, равным верхнему квартилю, и последовательно проверяли достоверность отличия от верхнего квартиля значений на предшествующих площадках. Граница находилась на площадке, значение на которой достоверно отличалось от верхнего квартиля. Приведем пример для вида *Veronica chamaedrys*.

№ площадки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	...	30
П. п., %	1	3	3	0	5	10	10	10	25	40	30	25	1	30	35	25	3	15	...	45

Верхний квартиль  $X_k = 25$ , его ошибка  $\varphi = 2.4$ . Проверяем  $t = \frac{X_k - 10}{\varphi} = 6$ .

Достоверность отличия площадки со значением 10 от верхнего квартиля равна 1. Следовательно, граница фитогенного поля ели по данному виду находится между площадками 8 и 9. Если же вид присутствовал под кроной, а дальше по трансекте отсутствовал, то граница проводилась по последней площадке, на которой вид отмечен. Есть виды растений, для которых эколого-ценотические условия, создаваемые елью, благоприятны, а на лугу они встречались с меньшими проективными покрытиями. В этих случаях мы находили границу фитогенного поля по нижнему



ТАБЛИЦА 2

Границы фитогенных полей для елей по отношению к краю кроны (в метрах) по различным параметрам

		По средней сквози- стости	По опад	По толщине подстилки	По обилию видов растений	По о. п. п.	По вы- соте видов	Радиус кроны
Все ели	Среднее	2.5	0.6	0.7	0.2	0.6	1.2	3.0
	Минимум	0.7	-0.7	-2.0	-1.7	-2.3	-4.0	1.3
	Максимум	4.3	1.7	4.3	1.7	3.3	3.3	4.6
Группа елей 1	Среднее	2.8	0.5	1.0	0.4	0.6	1.5	3.3
	Минимум	1.7	-0.7	-1.0	-1.0	-2.3	-1.0	2.0
	Максимум	4.0	1.7	4.3	1.7	3.3	3.3	4.6
Группа елей 2	Среднее	2.1	0.3	-0.2	-0.2	0.4	0.5	2.6
	Минимум	0.7	-0.7	-2.0	-1.7	-1.0	-4.0	1.3
	Максимум	4.3	1.7	2.0	1.0	2.6	2.6	4.6

Примечание. о. п. п. — общее проективное покрытие, знак «-» свидетельствует о том, что граница фитогенного поля сдвинута от края кроны в направлении ствола дерева.

квартилю. Аналогично мы определили границы фитогенного поля по другим параметрам (освещенности, толщине подстилки, количеству опада).

Мы посчитали удобным соотнести границы с краем кроны, считая его естественным рубежом. В табл. 2 представлены отклонения границ, определенных по разным параметрам, от края кроны.

Средние границы по проективному покрытию видов практически совпадают с краем кроны, на одну площадку выходя за край. Естественно, в силу эколого-ценотической индивидуальности границы по некоторым отдельно взятым видам сдвинуты как в подкروновое пространство почти до ствола (под елями с высоким прикреплением кроны), так и на 4 м на луг.

По факторам среды, формируемым елью — освещенности (оценивается сквозистостью), толщине подстилки, количеству опада, — зона фитогенного поля, выходящая за край кроны, в 3—12 раз больше, чем определенная по проективному покрытию видов. Это неудивительно и объясняется сравнительно низкой чувствительностью видов (по проективному покрытию) к изменению экологических факторов (Ипатов, Кирикова, 1997). Например, проективное покрытие *Festuca ovina* не меняется при изменении сквозистости полога древостоя на 10 %; изменение толщины опада на 7 мм не влияет на проективное покрытие *Oxalis acetosella*, она также не реагирует на изменение рН на 0.4 (Ипатов, Кирикова, 1997).

На протяженность фитогенного поля, естественно, влияет размер деревьев и плотность кроны. Мы оценили силу влияния дерева по формуле

$$f = \frac{OR(H - h)(100 - \text{скв. ср.})}{100h},$$

где  $O$  — окружность,  $R$  — радиус кроны,  $H$  — высота дерева,  $h$  — высота прикрепления кроны, скв. ср. — средняя сквозистость. По величине силы влияния мы разбили деревья на две группы: в первой средняя  $f = 145 \pm 18.7$ , во второй —  $f = 37 \pm 5.6$ . Выявленные закономерности оказались те же, что и в среднем по всем деревьям. Различие между первой и второй группой проявилось в том, что у деревьев с большей силой влияния (группа 1) граница фитогенного поля оказалась несколько больше сдвинута за край кроны в сторону луга (табл. 2).



ТАБЛИЦА 3

Изменение параметров видов растений и факторов среды по зонам

Зона		Ствол	Крона	Край	Фон-край	Фон	$\eta^2$
Количество видов	<i>M</i>	1.0	4.0	7.9	9.8	10.7	0.5
	<i>m</i>	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	
О. п. п.	<i>M</i>	3.6	22.6	47.4	69.6	76.2	0.7
	<i>m</i>	0.6	1.7	1.5	0.9	0.4	
Высота видов	<i>M</i>	4.9	19.9	34.7	45.3	62.5	0.5
	<i>m</i>	0.9	1.8	1.8	1.5	0.9	
Сквозистость	<i>M</i>	23.9	26.0	40.0	67.5	94.6	0.9
	<i>m</i>	0.9	0.6	0.8	1.0	0.3	
Сквозистость в зените	<i>M</i>	17.6	20.4	34.1	99.4	100.0	0.9
	<i>m</i>	1.1	0.9	1.2	0.4	0.0	
Толщина подстилки	<i>M</i>	12.3	8.9	5.2	3.4	2.9	0.8
	<i>m</i>	0.2	0.2	0.2	0.1	0.0	
Опад ели	<i>M</i>	97.5	92.1	69.7	26.6	1.3	0.9
	<i>m</i>	0.8	1.2	2.2	1.8	0.2	

Примечание. *M* — среднее значение, *m* — ошибка среднего,  $\eta^2$  — корреляционное отношение, о. п. п. — общее проективное покрытие.

В табл. 3 показано, что обобщенные признаки травяного покрова (общее проективное покрытие, высота и количество видов) изменяются в фитогенном поле от ствола к лугу в полном соответствии с изменением факторов среды (связь —  $\eta^2$  — очень высокая и абсолютно достоверная).

Общую структуру фитогенного поля четко отражает коэффициент детерминации ( $R^2$ , где  $R$  — коэффициент корреляции) числа видов в разных зонах (табл. 4). Обращает на себя внимание тот факт, что число видов в разных зонах фитогенного поля очень слабо коррелирует с числом видов на фоне.

Все виды растений напочвенного покрова мы разделили на 4 группы по типам реакций на воздействие фитогенного поля ели (рис. 6). 1 — изживание, 54 вида растений; 2 — изживание-адаптация, 13 видов; 3 — адаптация, встречаются только в фитогенном поле, 9 видов; 4 — нейтральные виды, 13 видов.

Принадлежность видов растений к определенной группе отражена в табл. 1. К 1-му типу относятся виды, проективное покрытие которых снижается в направлении от фона к стволу (изживание елью). В большинстве своем это виды луговой группы (Ниценко, 1969), такие как *Dactylis glomerata*, *Agrostis capillaris*, *Galium mollugo*, *Potentilla erecta*, *Leucanthemum vulgare*. 2-я группа включает виды, проективное покрытие которых достигает наибольших значений вблизи края кроны, а на фоне снижается (изживание-адаптация). Край кроны для них — наиболее благоприятная зона; условия среды здесь не такие экстремальные, как под кроной, и мягче, чем на лугу (влажность, притенение). Преобладают лесные и опушечно-полян-

ТАБЛИЦА 4

Коэффициент детерминации количества видов по зонам фитогенного поля ели

Зоны	Крона	Край	Фон-край	Фон
Ствол	0.43	0.33	0.16	0.05
Крона		0.47	0.32	0.18
Край			0.63	0.10
Фон-край				0.03

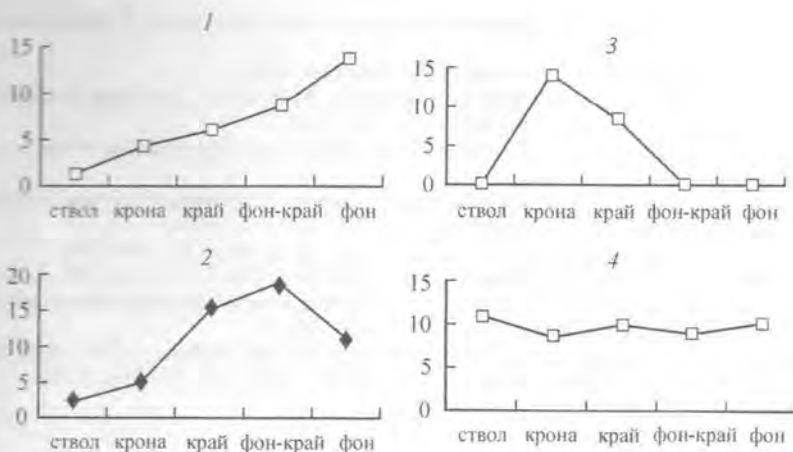


Рис. 6. Типы влияния фитогенного поля ели на виды растительного покрова:

1 — изживание; 2 — изживание—адаптация; 3 — адаптация, вид встречается только в фитогенном поле; 4 — нейтральные виды. По оси абсцисс — положение под кроной; по оси ординат — проективное покрытие вида, %.

ные виды (*Avenella flexuosa*, *Rubus saxatilis*, *Melampyrum pratense*). К 3-му типу отнесены виды, встреченные исключительно в фитогенном поле ели. Это типичные виды хвойных лесов: *Dryopteris carthusiana*, *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium myrtillus*, *Hyperzia selago*, в том числе виды еловой свиты *Trientalis europaea* и *Majanthemum bifolium* (Ниценко, 1969), лесной вид *Calamagrostis arundinaceae*. 4-й тип — это нейтральные виды. В пристволовой зоне они отсутствуют, а далее их обилие незначительно и практически не меняется по зонам фитогенного поля и на лугу.

В заключение можно сделать следующие выводы. Ель, являясь мощным эдификатором, сильно трансформирует среду (свет, влага, опад, подстилка) и, таким образом, полностью определяет структуру напочвенного покрова в своем фитогенном поле. В зоне максимального напряжения своего фитогенного поля ель изживает почти все растения напочвенного покрова. Границы фитогенного поля по проективному покрытию видов в среднем мало удалены от края кроны, хотя по факторам среды, особенно по освещенности, зона фитогенного поля выходит далеко за край кроны. Выделены 4 типа реакций видов на воздействие фитогенного поля ели: изживание, изживание-адаптация, адаптация, нейтральные виды.

### Благодарности

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии. СПб., 1998. 390 с.  
 Илатов В. С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 91 с.  
 Илатов В. С. Фитогенные поля одиночных деревьев некоторых пород в одном экотопе // Бот. журн. Т. 92. 2007. № 2. С. 1086—1131.  
 Илатов В. С., Кирикова Л. А., Бибииков В. Н. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. Т. 64. 1979. № 11. С. 1615—1624.

- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Структура кроны ели в связи с изучением ее фитогенного поля // Вестн. ЛГУ. 1990. № 10. С. 38—43.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies* (Pinaceae) в зеленомошных сосняках // Бот. журн. Т. 86. 2001. № 5. С. 94—103.
- Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. Т. 54. 1969. № 7. С. 1002—1014.
- Норин Б. Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценолитическая система, ценолитические отношения, фитогенное поле // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1161—1174.
- Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 59 с.
- Уранов А. А. Фитогенное поле. Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л., 1965. 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.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Юд Д. Э., Кендэл М. Д. Теория статистики. Госстатиздат ЦСЧСССР. М., 1960. 316 с.

## SUMMARY

Ecological field of single spruce trees in greenmosses pine forest and in dry meadows are investigated in the southern Karelia and in the north-western Leningrad Region. The transformation of ecological factors (light, temperature, passing of precipitations by a canopy, power and humidity of soil horizons) by the spruce is studied. An original formula involving various tree parameters is used for the evaluation of each tree influence degree. It is shown that the spruce influence on other plants regularly decreases with increasing the distance from the trunk. The ecological field boundaries on the base of species cover are not far removed from the canopy edge; however, according to environmental factors, especially the light, the ecological field goes out far beyond the canopy edge. Four types of plant species reaction on the ecological field influence are distinguished: displacement, displacement-adaptation, adaptation, neutral type. Displacement is the commonest form of interactions, typical of more than a half of the species studied.