

not subject to damaging impact, thrive. The provocative situations under study are climatogenic ones, except for the situation of 1953, where the provocative factor was of climatogenic nature and the injurious one — of zoogenic nature (locusts).

© В. С. Ипатов

ФИТОГЕННЫЕ ПОЛЯ ОДИНОЧНЫХ ДЕРЕВЬЕВ НЕКОТОРЫХ ПОРОД В ОДНОМ ЭКОТОПЕ

V. S. IPATOV. PHYTOGENIC AREAS OF SINGLE TREES OF SOME SPECIES
IN THE SAME ECOTOPE

С.-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел./факс (812) 328-14-72
E-mail: ipatov@OP5241.spb.edu
Поступила 17.01.2007

Выявлена специфика влияния на травяной покров на лугу одиночных деревьев *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *Picea abies* в одном и том же экотопе.

Ключевые слова: фитогенное поле, деревья, луг, экотоп, биотоп.

А. А. Уранов определил понятие «фитогенное поле» как «часть пространства, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения» (1965 : 251). С фитоценологических позиций интерес представляет 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 практической границей поля можно считать пространство, где влияние растения не обнаруживается. Б. Н. Норин (1987) предложил именно эту часть пространства считать фитогенным полем растения. По-моему, отказываться от определения фитогенного поля, предложенного А. А. Урановым (1965), не следует, поскольку такое явление реально существует. Однако для фитоценолога удобно использовать понятие «фитоценополе» как часть фитогенного поля, в котором имеет место влияние источника фитогенного поля на состав и структуру растительности. Фитоценополю структурированы. В простом варианте можно выделить пристволовую зону, основную (срединную) в подкroновом пространстве и краевую. Наиболее полно проявляется эдификаторное влияние растения в основной части подкroнового пространства. В настоящем исследовании главное внимание уделено последнему. Особенностью исследования является то, что проводится анализ разных видов одиночных растений в одном и том же экотопе.

Исследование проведено в подзоне южной тайги, на юге Псковской обл.

Материал и методика

На косимом лугу в 1984 г. были посажены поодаль друг от друга одиночные деревья *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth., *Ulmus glabra* Huds., *Tilia cordata* Mill., *Picea abies* (L.) Karst. Расстояние между *Pinus sylvestris*, *Ulmus glabra*, *Picea abies* примерно по 10 м, между *Betula pendula* и *Tilia cordata* — 2.5, между *Pinus sylvestris*

ТАБЛИЦА 1
Таксоционная характеристика деревьев

Порода	<i>P. s.</i>	<i>B. p.</i>	<i>U. g.</i>	<i>T. c.</i>	<i>P. a.</i>	<i>P. a.*</i>
Возраст посадки, лет	22	22	22	22	22	22
Абсолютный возраст, лет	27	26	27	26	30	29
Высота <i>H</i> , м	14	17	13	11	14	15
Диаметр ствола <i>D</i> , см	30	30	30	25	22	29
Высота до нижних ветвей <i>h</i> , см	100	180	110	90	35	160
Радиус кроны <i>r</i> , см	260	240	230	260	230	90
Основное подкروновое пространство Δr , см	155	155	160	200	225	190
Площадь подкронового пространства (приблизительно) <i>S</i> , м ²	8—9	8—9	8—9	11—12	17—18	10—11

Примечание. Порода — здесь и табл. 2, 3: *P. s.* — *Pinus sylvestris*, *B. p.* — *Betula pendula*, *U. g.* — *Ulmus glabra*, *T. c.* — *Tilia cordata*, *P. a.* — *Picea abies*, *P. a.** — рядом с березой, радиус кроны в сторону березы.

и *Tilia cordata* — 9, между *Betula pendula* и *Tilia cordata* — 11.5 м. Таксоционная характеристика деревьев приведена в табл. 1.

Поскольку деревья одиночные и находятся в сравнительно молодом возрасте, они имеют низко расположенные кроны. Это позволяет ожидать наибольший фитогенный эффект. Растительность луга описана на пробной площади 3 × 3 м (практически 9—10 м²). В подкроновых пространствах визуальнo выделялись три зоны: пристволовая, под краем кроны и основная (срединная). В последней проявляется наиболее полно влияние дерева. По этой причине проведен подробный сравнительный анализ срединных зон.

При оценке участия видов в строении растительного покрова использована предложенная нами шкала «господства» (Ипатов и др., 1966). Участие видов выражено в относительных оценках на основе визуального определения относительно проективного покрытия (проективное покрытие вида, деленное на общее проективное покрытие). При этом, как правило, сумма относительных покрытий видов больше общего проективного покрытия и составляет 100 %. Приняты следующие основные градации участия («господства»): единично (ед) — до 1 % (присутствуют отдельные экземпляры), рассеянно (р) — 1—5, наполнитель (н) — 5—33, согосподствующий (с) — 33—66, господствующий (г) — более 66 %. Часто имеет место ситуация, когда трудно отнести участие к определенной категории. В этих случаях используются промежуточные оценки: ед-р, р-н, н-с, с-г. Таким образом, шкала состоит из 9 классов. Пограничные значения 33 и 66 % — 1/3 и 2/3 от общего проективного покрытия. Наш опыт показал, что такая шкала удобна для анализа.

Почва

По стратиграфии и механическому составу почва на лугу и под деревьями одинакова. Дерновый горизонт А₁ имеет толщину 30—40 см, образован супесью с примесью тонкого песка. Горизонт В — желтый песок, в его верхней части имеются рыжеватые пятна. Дерновой горизонт окрашен в коричневые тона. Под вязом и липой он имеет буроватый оттенок. Под елью под подстилкой имеется едва заметная серая присыпка — признак подзолообразовательного процесса.

По характеру подстилки (А₀) почвы различаются. На лугу мелкая ветошь имеет проективное покрытие 70—80 %, толщина 1—1.5 см. Под березой А₀ образован также ветошью с проективным покрытием 70 %, до 1 см толщ. Под сосной и елью

подстилка 5—6 см толщ. образована хвоей. При этом под сосной подстилка рыхлая, а под елью плотная. Под березой и елью подстилка состоит из хвои сосны и ветоши до 1—1.5 см толщ., с проективным покрытием 50—60 %. Под вязом и осиной подстилка образована опадом этих деревьев, имеет толщину до 1 см и проективное покрытие от 50 до 90 %. Органолептические оценки влажности (описания выполнены в сухой период, и почвенная влага образовалась за счет внутрпочвенной росы) дали следующие результаты: на лугу и под елью почва сухая, под ильмом и липой слегка влажная (свежая), под сосной и березой — промежуточные оценки.

Экотоп, биотоп

По положению в рельефе (все участки находятся в одном элементе рельефа), по стратиграфии почв и их механическому составу можно сделать вывод, что все участки (луг и подкروновые пространства деревьев) расположены в одном экотопе, как совокупности факторов среды нетрансформированных растительностью. Экологические оценки богатства (трофности) почвы, вычисленные по шкале Д. Н. Цыганова (1976) по присутствию видов (табл. 2) почти не различаются на лугу и в подкروновых пространствах, что отражает сходство экотопа и определяется одинаковыми свойствами почвообразующей породы.

ТАБЛИЦА 2
Растительность на лугу и в подкроновом пространстве деревьев

Виды	Луг	<i>P. s.</i>	<i>B. p.</i>	<i>B. p.—P. s.</i>	<i>U. g.</i>	<i>T. c.</i>
	Проективное покрытие, %					
	100	50	70	70	70	90
Только на лугу						
<i>Campanula patula</i> L.	ед					
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	ед-р					
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	ед					
<i>Plantago lanceolata</i> L.	ед					
<i>Ranunculus polyanthemus</i> L.	ед					
<i>Rumex acetosa</i> L.	р					
<i>Trifolium medium</i> L.	ед					
<i>Trifolium pratense</i> L.	р					
<i>Trifolium repens</i> L.	ед					
На лугу и под кронами						
<i>Achillea millefolium</i> L.	р-н		р	р		
<i>Agrostis capillaris</i> L.	с			р-н	р	
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l.	р-н			р		
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	ед		р-н		ед	ед
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	с				ед	р
<i>Centaurea jacea</i> L.	ед	ед			ед	
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	р					ед
<i>Dactylis glomerata</i> L.	н	н	ед	р	р-н	ед-р
<i>Galium album</i> L.	р	г		н	р	ед
<i>Phleum pratense</i> L.	р			р	ед	
<i>Stellaria graminea</i> L.	ед		ед	ед		ед
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg. s. l.	ед-р	р	н	н	р	ед-р
<i>Vicia cracca</i> L.	ед	ед	р-н	ед		

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Виды	Луг	<i>P. s.</i>	<i>B. p.</i>	<i>B. p.—P. s.</i>	<i>U. g.</i>	<i>T. c.</i>
	Проективное покрытие, %					
	100	50	70	70	70	90
	Только под кронами					
<i>Aegopodium podagraria</i> L.		ед	с	р-н	г	н
<i>Angelica sylvestris</i> L.					ед	
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevsk.		р				ед
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult		ед				
<i>Lysimachia nummularia</i> L.						с
<i>Poa angustifolia</i> L.			р			ед
<i>P. nemoralis</i> L.		р-н	р-н	н		
<i>P. angustifolia</i> L.					ед	
<i>Stellaria holostea</i> L.						г
<i>Urtica dioica</i> L.						ед
Число видов (всего 33)	23	9	10	14	11	11
Отсутствует на лугу		4	3	2	3	5
Общие с лугом (% от луга)		21	30	52	35	25
Сквозистость в зенит	100	40	40	40	30	10
Сквозистость общая	100	50	70	60	40	18
Увлажнение*	7.7	11.1	11.0	9.6	11.7	11.6
Богатство*	6.9	7.6	7.7	7.4	7.0	7.1
Увлажнение**	9.2	10.0	11.5	10.5	11.8	13.7
Богатство**	4.7	7.4	7.6	7.3	6.1	8.0
Ранг влияния на среду	0.3	3.2	3.3	3.3	4.1	12

Примечание. Под кроной ели растительность отсутствует (отдельные всходы неопределенных видов). Классы господства (участия видов): ед — единично, ед-р — единично-рассеянно, р — рассеянно, р-н — рассеянно-наполнитель, н — наполнитель, н-с — наполнитель-согосподствует, с — согосподствует, с-г — согосподствует-господствует, г — господствует (объяснения в тексте). Индексы увлажнения и богатства рассчитаны по таблицам Д. Н. Цыганова (1976), при этом * — по наличию вида, ** — взвешенные значения участия вида. Под липой отмечен 1 экз. подроста дуба 40 см выс.

Биотоп (совокупность экологических факторов, трансформированных растительностью) на лугу и в подкroновом пространстве древесных пород разный. Различие выражается в том, что почва на лугу заметно суше (по прямой оценке и по экологическим шкалам), и A_1 отличается более темной прокрашенностью в подкroновом пространстве, вызванной большей насыщенностью гумусом. Расчет индексов увлажнения и богатства почв не по наличию видов, а по степени участия видов (относительному покрытию) показал (табл. 2), что богатство почв в подкroновых пространствах существенно больше, чем на лугу. По-видимому, оценка богатства с учетом только присутствия видов отражает свойства экотопа, а рассчитанная с учетом участия видов (относительного покрытия) в большей мере отражает особенности биотопа. Имеет ли такая закономерность всеобщий характер, следует проверить в других экотопах. Таким образом, и по этому показателю имеет место биотопическое различие. Надо полагать, что индекс богатства определяется не только содержанием питательных веществ в почве, но и влажностью.

Очевидны различия биотопов, определяемые сквозистостью крон. Световой поток более чем в несколько раз меньше в подкroновых пространствах, дневные температуры значительно ниже, влажность воздуха выше (Ипатов и др., 1979). Темпера-

ратурный режим и влажность воздуха способствуют поддержанию более высокой влажности почв в подкروновых пространствах.

Особое место занимает ель. Под елями с низким положением крон как в нашем случае, так и в других экотопах (Кирикова, Ипатов, 2001) имеют место дефицит света (2—3 % от открытого места), мощная плотная слабо разложившаяся подстилка, в летний период крайняя засуха из-за перехвата осадков кроной. Эти условия препятствуют развитию растительности в подкроновом пространстве ели.

Растительность

Характеристика растительности приведена в табл. 2. Для удобства анализа виды в списке подразделены на три категории: 1 — встречаются только на лугу, 2 — на лугу и в подкроновых пространствах, 3 — только под кроной. Число видов на пробной площади луга и на всех подкроновых пространствах одинаково. Следует иметь в виду, что число видов в совокупности подкроновых пространств определяется большим разнообразием биотопов и почти в 5 раз большей, чем на лугу, суммарной пробной площадью (на лугу 9—10 м², в подкроновых пространствах 45—49 м²). Площадь каждого подкронового пространства практически такая же, как и на лугу (табл. 1), поэтому сопоставлять число видов на этих площадях правомерно. Из 23 видов луга больше половины отмечено в подкроновых пространствах, однако под отдельными деревьями только от одной пятой до трети видов, общих с лугом.

Доминанты луга снижают свое участие под деревьями, а *Galium album* и *Veronica chamaedrys* увеличивают. В подкроновых пространствах доминируют иные, чем на лугу, виды: *Aegopodium podagraria*, *Lysimachia nummularia*, *Stellaria holostea*, *Poa angustifolia*. Различия во флористическом составе луга и подкроновых пространств разных древесных пород четко проявляется в числе несовпадающих видов (табл. 3). Подкроновые пространства неодинаковы и по преобладающим видам. Под *Pinus sylvestris* наибольшее участие принимают *Galium album* и *Dactylis glomerata*, под *Betula pendula* — *Aegopodium podagraria*, *Veronica chamaedrys*, под *Betula pendula* и *Pinus sylvestris* — *Galium album*, *Veronica chamaedrys*. Интересно, что под *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*, с одной стороны, и в смешанном из этих двух видов подкроновом пространстве, с другой, наблюдается меньшее различие, чем между другими парами. Четко выражена специфика *Ulmus glabra* и *Tilia cordata*. Под первым полностью господствует *Aegopodium podagraria*, под вторым господствуют *Stellaria holostea* и *Lysimachia nummularia*. Здесь заметное участие принимает *Aegopodium podagraria*. Под *Tilia cordata* появился подрост дуба в одном экземпляре. Надо отметить, что *Stellaria holostea* и *Lysimachia nummularia* не найде-

ТАБЛИЦА 3

Число несовпадающих видов в подкроновых пространствах
(в % от общего числа видов)

	<i>P. s.</i>	<i>B. p.</i>	<i>B. p.—P. s.</i>	<i>U. g.</i>	<i>T. c.</i>
<i>P. s.</i>	82	74	54	70	79
<i>B. p.</i>		64	56	75	67
<i>B. p.—P. s.</i>			50	75	60
<i>U. g.</i>				61	75
<i>T. c.</i>					71

ны на лугах в радиусе примерно 500 м. Наконец, как нами уже отмечено выше, в подкроновом пространстве ели растительность вообще отсутствует.

Очевидно, что видовое и ценотическое разнообразие растительности подкроновых пространств вызвано различием биотопов, формируемых разными породами.

Поскольку факторы среды влияют на растительность в комбинации друг с другом, сделана попытка ранжировать комбинации факторов в подкроновых пространствах по «силе» влияния деревьев разных пород на среду. Используются: сквозистость общая, индексы увлажнения и богатства (взвешенные участием видов). Значения каждого из этих параметров ранжированы от 1 до 6 (шесть пробных площадей — луг и подкроновые пространства). При этом вместо непосредственно сквозистости используются значения (100-сквозистость). Три значения рангов каждого объекта перемножены и разделены на их сумму. Итоговые ранги приведены в табл. 2. Хотя эта процедура имеет формальный характер, порядок рангов вполне соответствует результатам анализа, приведенного выше. Наиболее сильное влияние на среду (создает наиболее специфический биотоп) оказывает *Tilia cordata*, *Picea abies* в этом отношении, конечно, вне конкуренции. Сходно, но заметно слабее влияют на среду *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*.

Заключение

Таким образом, выявлена специфичность влияния деревьев разных пород на растительность в их фитогенных полях в одном и том же экотопе, выражающаяся в своеобразии видового состава и соотношении обилия видов. При трансформации деревьями луговой растительности за 20 лет более чем в 2 раза снижается число видов, при этом появляются новые (в том числе доминанты), отсутствующие на лугу. Разумеется, по мере «очищения» стволов деревьев от ветвей, поднятия кроны над землей фитогенный эффект снижается (Кирикова, Ипатов, 2001).

Наличие и специфичность фитогенных полей деревьев разных пород являются одной из основных причин формирования мозаики почвенного покрова в лесу, особенности при смешанном породном составе деревьев.

Благодарности

Исследование выполнено при содействии Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48549).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибииков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможность использования в качестве микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдеман Т. Н. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 8. С. 1121—1126.

Кирикова Л. А., Ипатов В. С. К характеристике фитогенного поля ели в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 94—103.

Норин Б. Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические 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.