

Д. М. Мирин

ВЛИЯНИЕ СИНУЗИИ КРУПНЫХ ПАПОРОТНИКОВ НА ДРУГИЕ КОМПОНЕНТЫ ЖИВОГО НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА*

Взаимодействия между видами живого напочвенного покрова в лесных сообществах и механизмы динамики нижних ярусов таежных лесов изучены крайне слабо. С одной стороны, ведущим фактором функционирования и динамики напочвенного покрова в темнохвойно-таежных лесах является воздействие древостоя, с другой – взаимодействия внутри травяно-кустарничкового и мохового ярусов и между элементами этих двух ярусов многообразны и динамичны [5, 15]. Взаимовлияние видов кустарничков, трав и мхов несколько более изучено в водораздельных лесах [3, 4, 6, 15]. В заболоченных таежных лесах такие исследования еще не проводили. В то же время мезотрофные и эвтрофные заболоченные леса, развивающиеся в условиях проточного увлажнения, характеризуются очень высокими значениями продуктивности, большим разнообразием состава и высокой динамичностью [11, 12].

Ранее нами было показано изменение участия видов рода *Dryopteris* в сообществах ельников кисличных в ходе автогенной динамики и предложена гипотеза механизмов этих изменений [10]. Динамику видов в напочвенном покрове можно объяснить с позиций жизненных стратегий видов, их биологических способностей занимать и удерживать за собой пространство [9, 17, 18]. Но во многих случаях объяснение причин динамики растительности и характеристика функционирования биогеоценоза могут быть даны только с учетом данных о взаимовлиянии растений [5, 15].

Исходя из выше изложенного, мы поставили цель выявить формы, механизмы и характер влияния основных доминантов приручевых лесов – крупных розеточных папоротников на остальные компоненты напочвенного покрова.

В приручевом елово-осиннике крупнопоротниковом в Лужском районе Ленинградской области в 2000 г. было описано 100 геоботанических учетных площадок размером 0,01 м² с указанием их положения (на кочке папоротника *Dryopteris expansa* или *Athyrium filix-femina*, около кочки – 5-25 см от края розетки папоротника, далеко от кочки – >30 см от края розетки). Описание фитоценоза и площадок проведено по стандартной методике [2]. Известно, что размещение корневых систем растений в значительной мере отражает подземные взаимодействия между ними [7]. Поэтому там же для изучения размещения корней разных видов было заложено 2 почвенных микропрофиля длиной около 40 см от края розетки *Dryopteris expansa* до *Solidago virgaurea* в одном случае и *Calamagrostis arundinacea* во втором. Размещение корней зарисовано и указана глубина залегания корневищ и основной массы корней. Со второго микропрофиля с глубины 5–7 см и в 2–4 см от края розетки щитовника и края дернины вейника взяты образцы для подсчета удельного количества корней (по суммарной длине и воздушно-сухому весу на единицу объема почвы). В 2001 г. в Осташковском районе Тверской области для сравнения было заложено 5 почвенных микропрофилей от розетки *Dryopteris expansa* до *Solidago virgaurea* (2), до *Calamagrostis arundinacea* (2) и до *Paris quadrifolia* (1) в водораздельном ельнике разнотравно-кислично-зеленомошном. Размещение корней на этих микропрофилях описано по той же схеме, что и в приручевом лесу.

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 00-04-49411) и программы «Университеты России»

© Д. М. Мирин, 2003

Поскольку кислица *Oxalis acetosella* присутствовала на всех микропрофилях на разном расстоянии от кочки папоротника, был возможен расчет стандартных статистических показателей глубины проникновения ее корней по классам удаленности от края кочки щитовника 1–5; 5–10; 15–20 и > 30 см.

Чтобы сопоставить встречаемость видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов на разном расстоянии от кочки папоротника была рассчитана ошибка доли:

$$O(B) = \sqrt{B_i \cdot (1 - B_i)},$$

где B_i – встречаемость i -го вида [8].

Применение показателя ошибки доли для оценки статистической достоверности различий допустимо, поскольку встречаемость высчитывается как доля площадок, на которых вид присутствовал, от общего числа учетных площадок.

Для оценки силы линейной связи обилия вида с расстоянием от кочки папоротника использован коэффициент корреляции Пирсона. Расстояние учитывалось по трем градациям: на кочке папоротника, 0–30 см от края кочки, > 30 см от края кочки. Были проанализированы только значения коэффициента линейной корреляции, достоверные на 5% уровне значимости.

Названия сосудистых растений приведены в соответствии со списком С.К. Черепанова [16], мхов – по списку М.С. Игнатова и О.М. Афоной [1].

В условиях сырых мезозвтрофных лесов крупные розеточные папоротники являются самыми сильными задернителями почвы (табл. 1). Такие виды как *Calamagrostis arundinacea*, *Solidago virgaurea*, *Crepis paludosa*, *Geum rivale* и некоторые другие в этих типах леса имеют высокую жизненность, но встречаются только в «окнах» папоротниковой синузии. Их корни размещаются в тех же почвенных горизонтах, что и корни папоротников, но избегают участков с высокой плотностью корней последних. *Oxalis acetosella* и *Linnaea borealis* имеют поверхностную корневую систему (глубина основной массы корней в крупнопоротниковом елово-осиннике – 3–5 см). Вблизи розеток папоротников их корневые системы прижимаются к поверхности (глубина основной массы корней – 2–3 см).

Таблица 1. Характеристика обилия корней в почве на глубине 5-7 см у края дернины *Calamagrostis arundinacea* (1) и края розетки *Dryopteris expansa* (2) в елово-осиннике крупнопоротниковом

Показатели	1	2
Объем образца почвы, мл	8	3
Удельный объем корней, мл/мл почвы	0,081	0,083
В т.ч. <i>Dryopteris expansa</i>	0,019	0,083
Доля корней <i>Dryopteris</i> , %	23	100
Удельная масса корней, г/мл почвы	0,036	0,032
В т.ч. <i>Dryopteris expansa</i>	0,0088	0,0319
Доля корней <i>Dryopteris</i> , %	24,7	99,7
Удельная длина корней, см/мл почвы	54,6	42,0
В т.ч. <i>Dryopteris expansa</i>	15,3	41,7
Доля корней <i>Dryopteris</i> , %	27,9	99,2
Средняя толщина корней, см	0,022	0,025
Средняя толщина корней щитовника, см	0,020	0,025

В водораздельном ельнике щитовник проявляет себя как менее сильный конкурент. Корни *Calamagrostis arundinacea* и *Dryopteris expansa* проникают навстречу друг другу примерно на равное расстояние. Но вблизи кочки папоротника, видимо, густота корней больше, чем рядом с дерниной вейника, поэтому в размещении корневых систем других видов влияние папоротника сказывается заметнее. Так, в дернине вейника корни *Oxalis acetosella* проникают до глубины 3,5 см; в зоне ближе 5 см от края дернины – до 4 см. На кочке щитовника корни и корневища кислицы проникают до глубины 2 см, заходя под филлоподии папоротника; в зоне ближе 5 см от края кочки – до 3,5 см (в среднем до 3,3 см). Корневища двух из пяти рассмотренных особей щитовника начинались от погребенного древесного валежа поздних стадий разложения.

Solidago virgaurea и в водораздельном ельнике оказался более слабым конкурентом по сравнению с *Dryopteris expansa*. На 15- и 25-сантиметровых трансектах корни золотарника проникали в сторону щитовника на расстояние 8-9 см, тогда как корни щитовника распространялись за корневище золотарника на расстояние 22-30 см от основания кочки папоротника. При этом корни *Solidago* в направлении от кочки папоротника достигали расстояния 25-45 см от корневища золотарника. *Paris quadrifolia* присутствовал на 2 микропрофилях. Его надземные побеги и корневища встречались на расстоянии 10-15, 20-30 и около 35 см от кочки папоротника. В пределах этого ряда никаких изменений глубины залегания корневищ и проникновения корней не отмечено, хотя зона распространения корней вороньего глаза полностью перекрывается областью распространения корней щитовника.

Также как в приручьевом елово-осиннике в водораздельном ельнике корни кислицы при приближении к кочке папоротника прижимались к поверхности (табл. 2).

Таблица 2. Глубина проникновения корней *Oxalis acetosella* на разном расстоянии от кочки *Dryopteris expansa* в ельнике кислично-зеленомошном

Статистическая характеристика	Расстояние от кочки щитовника, см			
	1-5	5-10	15-20	>30
Среднее	3,3	3,88	4,5	4,5
Стандартная ошибка	0,12	0,13	0,29	–
Стандартное отклонение	0,27	0,25	0,5	–
Минимум	3	3,5	4	–
Максимум	3,5	4	5	–

Примечание. Прочерк означает отсутствие повторности наблюдений и соответственно отсутствие варьирования.

С близостью к кочке папоротника имеют резко отрицательные значения линейной корреляции *Trientalis europaea*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Sphagnum squarrosum*, *Calliargon cordifolium* (табл. 3). В “окнах” папоротниковой синузиды максимальное обилие (проективное покрытие и/или встречаемость) в крупнопоротниковом елово-осиннике имеют *Milium effusum*, *Rubus saxatilis*, *Rubus idaeus*, мхи *Cirriphyllum piliferum*, *Plagiothecium nemorale*, *Polytrichum commune*, *Marchantia polymorpha*, их обилие на кочках папоротников и вблизи них было примерно одинаково (табл. 4). Возможно, крупные розеточные папоротники отрицательно воздействуют на указанные виды своим опадом вай. Перехват папоротниками части осадков вряд ли играет какую-либо роль в формировании распределения этих видов по территории сообщества, так как влажность поверхности почвы устойчиво высока во всех

микроместообитаниях. *Rubus saxatilis*, *Plagiothecium nemorale*, *Polytrichum commune* достаточно теневыносливы, чтобы реагировать на затенение вайями папоротников, а *Milium effusum* развивает свои высокие побеги раньше полного разворачивания вай щитовников и кочедыжника и не может испытывать угнетения в результате притенения со стороны папоротников. Виды другой группы снижают свое покрытие только на кочках папоротников. Эти виды (*Gymnocarpium dryopteris*, *Vaccinium myrtillus*, *Crepis paludosa*, проростки *Ulmus glabra* и *Sorbus aucuparia*, мхи *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sphagnum squarrosum*) не могут успешно расти без слоя почвы, который отсутствует на кочках папоротников. Они либо достаточно конкурентно способны в данных условиях, либо, как мхи, не конкурируют с папоротником и хорошо приспособлены к его влиянию, что могут не снижать проективное покрытие вблизи кочки папоротника. Но влияние щитовника просматривается и в обилии *Crepis paludosa*, которая при одинаковом покрытии вблизи и далеко от кочки папоротника имеет значительно большую встречаемость в “окнах” папоротниковой синузидии, то есть мелкие молодые особи скерды гораздо обильнее в отдалении от кочки папоротника, а вблизи нее выживают только наиболее мощно развитые особи. *Luzula pilosa*, *Stellaria nemorum*, *Trientalis europaea*, *Calamagrostis arundinacea*, *Calliargon cordifolium*, *Solidago virgaurea* монотонно увеличивают свое обилие при удалении от кочки щитовника.

Таблица 3. Линейная корреляция (коэффициент Пирсона R) между обилием вида и его близостью к кочке *Dryopteris expansa*

Вид	R
<i>Trientalis europaea</i>	-0,84
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	-0,51
<i>Rubus saxatilis</i>	-0,46
<i>Sphagnum squarrosum</i>	-0,37
<i>Calliargon cordifolium</i>	-0,58
<i>Lycopodium annotinum</i>	0,78

Примечание. В таблице приведены только достоверные значения коэффициента корреляции на 95% уровне значимости.

С близостью к кочке папоротника имеет высокую положительную корреляцию только один вид – *Lycopodium annotinum* (табл. 3). К кочкам щитовника в данном типе леса приурочены помимо плауна также *Vaccinium vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, слабо приспособленные к сосуществованию с другими видами сырого мезоэвтрофного леса (табл. 4). Это типичные таежные мезоолиготрофные виды [13, 14].

В условиях сырого мезоэвтрофного леса крупные розеточные папоротники являются самыми сильными конкурентами за счет наиболее интенсивного использования ими почвенного пространства. Они в этих условиях – самые сильные задернители почвы, и корневые системы практически всех видов «избегают» области с высокой концентрацией корней папоротников. Отрицательная связь обилия надземных органов большинства трав с проекцией кроны папоротников пока не отмечена. Поэтому основным механизмом влияния крупных папоротников на другие травы в мезотрофных приречьях лесов можно считать конкуренцию в корневой сфере. На некоторые виды, преимущественно бриофитов, крупные папоротники отрицательно воздействуют, скорее всего, своим надземным опадом. Для мезоолиготрофных таежных видов *Lycopodium annotinum*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Pleurozium schreberi* показана положительная реакция на крупные папоротники из-за создания последними особыми микроместообитаний в виде кочек.

Таблица 4. Обилие видов напочвенного покрова елово-осинника крупнопоротникового на разном расстоянии от кочек *Dryopteris expansa*

Вид	Положение								
	на кочке папоротника			около кочки папоротника			Дальше 30 см от края кочки папоротника		
	ППер.	В	О(В)	ППер.	В	О(В)	ППер.	В	О(В)
<i>Lycopodium annotinum</i>	20,0	0,03	0,02	12,5	0,05	0,02	1,0	0,05	0,02
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	10,0	0,03	0,02	0	0	0	0	0	0
<i>Pleurozium schreberi</i>	4,0	0,03	0,02	0	0	0	0	0	0
<i>Brachythecium spp.</i>	10,3	0,83	0,04	9,8	0,79	0,04	10,7	0,68	0,05
<i>Plagiomnium spp.</i>	15,0	0,40	0,05	19,7	0,49	0,05	12,5	0,50	0,05
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	14,9	0,29	0,05	15,2	0,30	0,05	25,0	0,18	0,04
<i>Rubus saxatilis</i>	8,3	0,09	0,03	10,0	0,05	0,02	26,7	0,14	0,03
<i>Plagiothecium nemorale</i>	0,5	0,03	0,02	0,5	0,02	0,02	10,1	0,23	0,04
<i>Rubus idaeus</i>	0	0	0	0	0	0	8,3	0,14	0,03
<i>Milium effusum</i>	0	0	0	0	0	0	0,8	0,09	0,03
<i>Marchantia polymorpha</i>	0	0	0	0	0	0	10,0	0,05	0,02
<i>Polytrichum commune</i>	0	0	0	0	0	0	0,5	0,05	0,02
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	11,2	0,17	0,04	17,8	0,56	0,05	15,7	0,32	0,05
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	15,0	0,06	0,02	30,0	0,07	0,03	27,5	0,09	0,03
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1,0	0,03	0,02	7,9	0,19	0,04	6,8	0,14	0,03
<i>Sorbus aucuparia juv.</i>	0,5	0,03	0,02	2,0	0,07	0,03	1,4	0,18	0,04
<i>Sphagnum squarrosum</i>	1,0	0,03	0,02	10,0	0,02	0,02	6,0	0,09	0,03
<i>Hylocomium splendens</i>	0,5	0,03	0,02	20,0	0,02	0,02	20,0	0,09	0,03
<i>Crepis paludosa</i>	0	0	0	17,5	0,05	0,02	15,0	0,14	0,03
<i>Ulmus glabra juv.</i>	0	0	0	1,5	0,05	0,02	3,0	0,05	0,02
<i>Dicranum polysetum</i>	0	0	0	2,0	0,02	0,02	2,0	0,05	0,02
<i>Stellaria nemorum</i>	7,0	0,14	0,03	11,9	0,30	0,05	19,1	0,41	0,05
<i>Calliergon cordifolium</i>	20,0	0,03	0,02	2,3	0,12	0,03	42,9	0,32	0,05
<i>Trientalis europaea</i>	0,5	0,03	0,02	3,4	0,09	0,03	10,0	0,05	0,02
<i>Solidago virgaurea</i>	0	0	0	25,0	0,05	0,02	35,0	0,05	0,02
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0	0	0	10,0	0,02	0,02	24,0	0,23	0,04
<i>Luzula pilosa</i>	0	0	0	2,0	0,02	0,02	20,0	0,05	0,02

Условные обозначения: ППер. – среднее проективное покрытие (для проростков древесных пород – среднее число особей на учетную площадку), В – встречаемость, О(В) – ошибка доли для встречаемости.

Статья рекомендована проф. В. С. Ипатовым.

Summary

Mirin D.M. Influence of large ferns on other components of ground vegetation.

The dependence between distance from nearest large fern hillock and abundance of field and ground layers species in *Piceeto-Populetum dryopteridosum* is revealed. Root competition and creation of separate microsites such as hillocks are the main mechanisms of influence of large ferns on other components of ground vegetation.

Литература

1. Игнатов М.С., Афонина О.М. Список мхов территории бывшего СССР // Арктоа. Т.1-2. 1992. С. 1-86.
2. Ипатов В.С. Описание фитоценоза. СПб., 1998.
3. Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Кирикова Л.А., Трофимец В.И. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценотический анализ видового состава // Бот. журн. 1995. Т.80. №9. С. 61-75.
4. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. 2000. Т.85. №7. С. 92-100.
5. Ипатов В.С., Кирикова Л.А.

Фитоценология. СПб., 1997. **6.** *Ипатов В.С., Тархова Т.Н.* Взаимовлияние моховых и лишайниковых синузий в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1983. №1. С. 20-26. **7.** *Кирикова Л.А.* Эколого-фитоценологическая характеристика некоторых видов травяно-кустарничкового яруса елового леса: автореф. канд. дис. Л., 1975. 21 с. **8.** *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М., 1990. **9.** *Маслов А.А.* Пространственно-временная динамика популяций растений: новый подход к изучению механизмов сукцессий // Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методология, методы и способы обработки материалов. Петрозаводск, 2001. С. 129-130. **10.** *Мишин Д.М.* О синдинамических отношениях ельников кисличного и кислично-щитовникового // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер.3. 1999. Вып. 3 (№17). С.85-87. **11.** *Мишин Д.М.* Классификационная схема приручьевых лесов северо-запада России // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер.3. 2001. Вып. 2 (№11). С. 128-131. **12.** *Мишин Д.М.* Структура и динамика приручьевых лесов северо-запада России: автореф. канд. дис. СПб, 2002. 18 с. **13.** *Ниценко А.А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т.54. №7. С. 1002-1014. **14.** *Толмачев А.И.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. Л., 1954. **15.** Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В. Г. Карпова. Л., 1981. **16.** *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. **17.** *Okland R.H.* Bryophyte and lichen persistence patterns in a Norwegian boreal coniferous forest // *Lindbergia*. 1994. №19. P. 50-62. **18.** *Okland R.H.* Persistence of vascular plants in a Norwegian boreal coniferous forest // *Ecography*. 1995. №18. P. 3-14.

Статья поступила в редакцию 16 января 2003 г.