

БИОЛОГИЯ

УДК 581.5; 574.21

Л.Г. Бабешина, А.А. Зверев

ОЦЕНКА УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЙ СФАГНОВЫХ МХОВ
ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ: ФАКТОР УВЛАЖНЕНИЯ

Во второй из серии статей, посвященной изучению экологических предпочтений видов рода *Sphagnum* на территории Западной Сибири, приводятся уточненные региональные фитоиндикационные статусы по экологическим шкалам увлажнения Л.Г. Раменского, И.А. Цаценкина и Д.Н. Цыганова. Для 15 видов данные получены впервые хотя бы по одной из трех шкал, а два таксона (*Sphagnum lindbergii* и *S. lenense*) ранее совсем не были определены на градиенте увлажнения. Впервые вычислены оптимумы сфагновых мхов для амплитудной шкалы Д.Н. Цыганова. Проведен анализ тенденций сдвига расчетных оптимумов относительно оригинальных значений. Проанализировано поведение семи наиболее распространенных видов сфагновых мхов в отношении фактора увлажнения в трех широтных подзонах лесной зоны Западно-Сибирской равнины.

Ключевые слова: фитоиндикация; экологические шкалы; сфагновые мхи; Западно-Сибирская равнина; фактор увлажнения; информационная система IBIS.

Западно-Сибирская равнина состоит из двух плоских чашеобразных сильно заболоченных впадин, разделенных Сибирскими Увалами. Растительный покров равнины характеризуют две основные особенности: 1) классически выраженная зональность, в том числе болотной растительности; 2) высокая степень гидроморфизма [1]. Последняя особенность в значительной степени обусловлена климатом. Наибольшее количество осадков (500–600 мм/год) выпадает в полосе, протянувшейся от Урала до Енисея через среднее течение р. Оби. Эта территория является подзоной средней, или центральной, тайги. В соседних подзонах северной и южной тайги количество осадков постепенно уменьшается до 500–350 и 400–450 мм/год соответственно. При этом интенсивность испаряемости с территории Западно-Сибирской равнины в 1,5–2,5 раза ниже количества годовых осадков [2, 3]. Таким образом, климат здесь способствует широкому распространению болот. Наиболее широко представлены водораздельные болотные системы, имеющие следующую структуру растительного покрова: к центральной, более обводненной и наименее дренируемой части приурочены участки грядово-мочажинно-озеркового комплекса, на возвышенных участках (грядах) которого располагаются сосново-кустарничково-сфагновые (*Pinus sylvestris* – *Ledum palustre*, *Chamaedaphna calyculata* – *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*) сообщества, а в мочажинах – осоково-сфагновые, шейхцериево-сфагновые или сосново-шейхцериево-очеретниково-сфагновые топяные сообщества с участием *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum majus*, *S. balticum*, *S. papillosum*. Для них характерно развитие в понижениях микрорельефа наряду с мочажинами вторичных озер, занимающих иногда до 50% поверхности [4]. На склонах болотных массивов расположены менее обводненные грядово-мочажинные комплексы. Их поверхности образуют невысокие (30–50 см) параллельные гряды шириной 2–6 м, занятые фрагментами сосново-кустарничково-сфагновых фитоценозов. Гряды вытянуты перпендикулярно стоку болотных вод. Между ними располагаются обводненные мочажины, занятые топяными растительными сообществами, характерными для вышеупомянутого грядово-мочажинно-озеркового комплекса [5, 6]. В условиях сравнительно

малой обводненности развиваются рямовые сообщества. «Рям» – это сосново-кустарничково-сфагновая (*Pinus sylvestris* f. *litwinowii* и f. *willkommii* – *fruticis* – *Sphagnum fuscum*) ассоциация, образованная *S. fuscum* при незначительной примеси *S. magellanicum* и *S. angustifolium*. Кроме того, это растительное сообщество отличается низкорослой (всего 3–4 м высотой) *Pinus sylvestris*. К группе рямовых сообществ относится и крупнососново-кустарничково-сфагновое сообщество – «рослый рям», в котором древесный ярус из *Pinus sylvestris* f. *uliginosa* достигает 10–12 м, в нем нередко присутствуют *P. sibirica*, *Betula pubescens*, в травяном покрове преобладает *Carex globularis*. Эдификаторами и доминантами мохового покрова здесь выступают *Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium*. Рослый рям топологически располагается на болотных массивах между суходолом и рямом, а в эволюционном плане предшествует ряму [7]. На слабо дренированных плоских участках, примыкающих к окраинам болот, а также на участках, приуроченных к местам сброса болотных вод с выпуклых сосново-кустарничково-сфагновых болот (рямов) и грядово-мочажинных комплексов, располагаются транзитные сфагновые топи. Ведущую роль в них играют *S. fallax*, *S. majus*, *S. obtusum*, в травяном ярусе преобладают осоки [4].

В любом случае следует учитывать, что болота – это колоссальные вместилища воды. Следовательно, большинство болотных растений являются гидрофильными. В силу этого, по фактору увлажнения растения рода *Sphagnum* могут быть представителями четырех экологических групп. Названия групп, соответствующих «классическим» режимам увлажнения Л.Г. Раменского [8] и гидроформам Д.Н. Цыганова [9], даны по работе Е.П. Прокопьева [10]:

Эумезофиты – это моховидные, встречающиеся на слабо дренируемых равнинных участках и повышенных частях пойм лесной зоны. Водный режим здесь без заметного дефицита и избытка влаги. Оптимум эумезофитов лежит в пределах 64–76-й ступени увлажнения шкалы Л.Г. Раменского [8] и И.А. Цаценкина [11] и 13–14-й по шкале Д.Н. Цыганова [9].

Гидромезофиты – моховидные, произрастающие на сырых и мокрых субстратах. Для них являются

благоприятными условия постоянной влажности воздуха, однако они могут нормально переносить менее обильный и более переменчивый характер увлажнения. Оптимум гидромезофитов соответствует 77–88-й ступени увлажнения Л.Г. Раменского и И.А. Цаценкина и 15–16-й по шкале Д.Н. Цыганова.

Гемигидрофиты – моховидные, приспособленные к обитанию в условиях постоянной избыточной влажности субстрата и воздуха, но избегающие местообитаний с выступающей на поверхность водой, во второй половине вегетационного периода часто подвергаются обсыханию. Оптимум гемигидрофитов соответствует 89–93-й ступеням по шкале увлажнения Л.Г. Раменского и И.А. Цаценкина и 17–18-й по шкале Д.Н. Цыганова.

Гипогидрофиты – наземные моховидные, приуроченные к местообитаниям с постоянно избыточным увлажнением субстрата и воздуха, в которых вода нередко выступает на поверхность. Это может быть как грунтовая вода, так и вода, поступающая вследствие продолжительных атмосферных осадков или в случае разлива водоемов. В условиях такого затопления гипогидрофиты сохраняют свою вегетативную активность. Оптимум гипогидрофитов соответствует 94–103-й ступени увлажнения по Л.Г. Раменскому и И.А. Цаценкину и 19–20-й по Д.Н. Цыганову.

Эумезофиты и гидромезофиты входят в экологическую свиту мезофитов, а гемигидрофиты и гипогидрофиты являются представителями свиты гидрофитов.

Цель настоящей публикации – выявление предпочтений видов рода *Sphagnum* по фактору увлажнения для оценки параметров местообитаний сфагновых мхов в условиях Западно-Сибирской равнины. Для выполнения данной цели были намечены следующие задачи:

1. Рассчитать статусы для сфагновых мхов по трем экологическим шкалам, используя геоботанические описания, выполненные на данной территории.
2. Показать степень корреляции между полученными данными по разным шкалам.
3. Оценить сдвиги расчетных статусов относительно оригинальных данных авторов шкал.
4. Определить изменение статусов сфагновых мхов в зависимости от их места обитания в южной, средней или северной тайге Западно-Сибирской равнины.

Материалы и методы

Объекты исследования, использованные материалы и примененные методики полностью охарактеризованы в нашей предыдущей статье [12]. В ней также рассмотрены вопросы использования экологических шкал для фитоиндикации условий среды; аргументированы преимущества получения синэкологических статусов местообитаний с использованием амплитуд толерантности и обилия таксонов, а также с учетом неполноты их данных по конкретным шкалам; проанализирован видовой состав и характер распространения 32 видов рода *Sphagnum* на территории Западно-Сибирской равнины; три вида (*S. annulatum*, *S. subnitens* и *S. cuspidatum*), зарегистрированные менее чем в трех

описаниях, исключены из дальнейшего анализа; для 29 видов получены выборки описаний для уточнения аутоэкологических статусов (из них 21 таксон был зарегистрирован с покрытием более 25% в достаточном для расчета точек оптимума количестве описаний).

Необходимо сделать два замечания относительно шкалы Д.Н. Цыганова по фактору увлажнения:

1. В своих расчетах мы использовали данные по мхам и лишайникам (174 таксона, в том числе статусы видов рода *Sphagnum*), которые не только вошли в работу, опубликованную Д.Н. Цыгановым в 1983 г. [9], эти дополнения были переданы автором проф. А.С. Комарову в 1990 г. Ознакомиться с ними можно на веб-сайте ЦЭПЛ РАН [13] в составе базы данных «Экологические шкалы Цыганова» (совместная разработка ИМПБ РАН и ЦЭПЛ РАН).

2. В отличие от Л.Г. Раменского [8] и И.А. Цаценкина [11], в оригинальной публикации [9] Д.Н. Цыганов использовал символьные обозначения выделенных им режимов увлажнения. Их перевод в числовые ступени для количественной оценки был выполнен в нашей работе следующим образом: «D» – 1; «D+», «+d» – 2; «d» – 3; «d+», «+s» – 4; «s» – 5; «s+», «+S» – 6; «S» – 7; «S+», «+C» – 8; «C» – 9; «C+», «+c» – 10; «c» – 11; «c+», «+f» – 12; «f» – 13; «f+», «+F» – 14; «F» – 15; «F+», «+p» – 16; «p» – 17; «p+», «+P» – 18; «P» – 19; «P+», «+a» – 20; «a» – 21; «a+», «+A» – 22; «A» – 23. Приведем также оригинальные названия всех режимов увлажнения (без промежуточных) вместе с принятыми нами ступенями: 1 – пустынный режим; 3 – полупустынный; 5 – сухо-степной; 7 – средне-степной; 9 – лугово-степной; 11 – сухо-лесолуговой; 13 – влажно-лесолуговой; 15 – сыро-лесолуговой; 17 – болотно-лесолуговой; 19 – болотный; 21 – прибрежно-водный; 23 – водный. Местообитания сфагновых мхов характеризуются ступенями 13–19 (от влажно-лесолугового до болотного режимов), тогда как индивидуальные амплитуды таксонов полного массива описаний, использованного в данном исследовании, охватывают весь градиент режимов увлажнения. В качестве контрастных примеров можно привести *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. и *Cladonia fimbriata* (L.) Fr., которые могут теоретически произрастать в самых сухих условиях, и типичные гидрофиты *Utricularia minor* L. и *Lemna trisulca* L.

Результаты и обсуждение

В соответствии с методикой [12] в программе IBIS 6.0 [14] были рассчитаны фитоиндикационные параметры сфагновых мхов по фактору увлажнения с помощью трех экологических шкал (табл. 1–3, виды расположены в порядке увеличения расчетных оптимумов увлажнения).

Из табл. 1 видно, что для 8 видов определены статусы, которые отсутствовали в шкале Л.Г. Раменского. Из них для четырех (*Sphagnum flexuosum*, *S. jensenii*, *S. lindbergii* и *S. riparium*) доля таксонов со статусами в одном описании является высокой (67,93–85,85%). Также велико общее количество описаний с участием этих видов (218, 119, 76 и 48 соответственно) и с массовым обилием, по которым рассчитывали оптимум (54, 38, 27 и 14) [12]. Таким образом,

полученные статусы этих четырех видов сфагновых мхов являются достоверными и, учитывая рассчитанные для них оптимумы, они относятся к группе гипогидрофитов. Расчетные статусы *S. lenense*, *S. palustre* и *S. aongstroemii*, напротив, можно считать только приблизительными, требующими дальнейшего уточнения, т.к. для каждого из них выборка описаний менее 10

и доля таксонов со статусами в них (особенно для *S. lenense* и *S. aongstroemii*) невысока. Однако даже по этим данным можно сказать, что *S. lenense* предпочитает более сухие местообитания, чем вышеупомянутые с ним виды.

Рассматривая оригинальные данные по шкале И.А. Цаценкина (табл. 2), видим, что для 10 видов из 29 статусы отсутствуют.

Таблица 1

Фитоиндикационные параметры видов рода *Sphagnum* по фактору увлажнения: шкала Л.Г. Раменского

Вид рода <i>Sphagnum</i>	Среднее число таксонов со статусами в одном описании		Оригинальные статусы			Расчетные статусы		
	Абс. число	Доля, %	Min	Opt	Max	Min	Opt	Max
<i>S. capillifolium</i>	22,391 ± 1,433	83,46	77,0	80,5	100,0	69,225	80,647 ± 0,603	96,528
<i>S. girgensohnii</i>	32,571 ± 1,783	70,14	68,0	80,5	97,0	73,147	81,312 ± 1,867	95,226
<i>S. wulfianum</i>	34,571 ± 3,476	69,04	82,0	84,0	89,0	73,685	82,658 ± 1,712	91,825
<i>S. lenense</i>	19,667 ± 2,409	55,54				72,096	82,906 ± 2,529	95,772
<i>S. fuscum</i>	17,106 ± 0,393	85,19	67,0	86,5	100,0	69,225	85,345 ± 0,220	95,917
<i>S. russowii</i>	23,860 ± 1,367	80,05	73,0	79,5	96,0	75,153	85,866 ± 1,123	98,206
<i>S. angustifolium</i>	18,604 ± 0,362	86,94	67,0	81,0	98,0	71,075	87,238 ± 0,248	97,474
<i>S. aongstroemii</i>	31,000 ± 18,000	52,81				86,791	88,582 ± 1,195	90,847
<i>S. magellanicum</i>	16,213 ± 0,291	86,78	81,0	89,5	100,0	75,003	89,028 ± 0,287	99,634
<i>S. warnstorffii</i>	32,723 ± 0,528	77,91	77,0	92,0	99,0	73,601	90,908 ± 0,287	99,775
<i>S. teres</i>	23,553 ± 0,828	85,76	77,0	92,5	100,0	78,977	90,993 ± 1,440	98,816
<i>S. rubellum</i>	13,000 ± 2,041	76,20	80,0	91,5	95,0	91,194	92,880 ± 0,574	93,719
<i>S. centrale</i>	25,909 ± 0,671	82,86	74,0	94,5	102,0	75,178	92,923 ± 0,398	99,997
<i>S. squarrosum</i>	31,838 ± 0,831	73,86	82,0	100,0	105,0	73,147	93,042 ± 0,639	99,705
<i>S. palustre</i>	22,000 ± 10,535	76,48				89,095	93,649 ± 2,316	96,655
<i>S. papillosum</i>	10,705 ± 0,198	83,35	90,0	93,5	97,0	87,496	93,694 ± 0,032	99,634
<i>S. fallax</i>	11,297 ± 0,336	90,91	67,0	91,5	103,0	76,589	93,734 ± 0,178	102,833
<i>S. balticum</i>	10,507 ± 0,210	82,49	83,0	94,5	102,0	80,080	93,895 ± 0,096	99,526
<i>S. compactum</i>	6,967 ± 0,391	60,49				89,112	94,333 ± 0,728	98,808
<i>S. fimbriatum</i>	26,263 ± 1,848	76,33	95,0	97,0	98,0	85,818	94,861 ± 0,499	97,491
<i>S. subsecundum</i>	17,382 ± 0,525	88,92	70,0	86,0	103,0	86,520	95,072 ± 0,494	99,997
<i>S. contortum</i>	21,889 ± 0,964	88,14	72,0	87,0	98,0	91,024	95,131 ± 0,952	99,671
<i>S. lindbergii</i>	7,655 ± 0,327	67,93				88,532	95,547 ± 0,407	99,972
<i>S. flexuosum</i>	14,792 ± 0,644	85,85				88,974	96,621 ± 0,417	99,708
<i>S. obtusum</i>	16,612 ± 0,433	89,39	95,0	97,0	100,0	81,818	96,880 ± 0,066	99,966
<i>S. jensenii</i>	9,041 ± 0,233	76,88				88,532	97,058 ± 0,293	99,972
<i>S. plathyphyllum</i>	15,583 ± 1,061	85,50	92,0	97,0	99,0	87,302	97,375 ± 0,247	99,997
<i>S. riparium</i>	9,395 ± 0,716	80,88				77,771	98,373 ± 0,344	101,746
<i>S. majus</i>	9,730 ± 0,290	88,02	90,0	100,0	103,0	84,333	98,760 ± 0,127	99,905

Таблица 2

Фитоиндикационные параметры видов рода *Sphagnum* по фактору увлажнения: шкала И.А. Цаценкина

Вид рода <i>Sphagnum</i>	Среднее число таксонов со статусами в одном описании		Оригинальные статусы			Расчетные статусы		
	Абс. число	Доля, %	Min	Opt	Max	Min	Opt	Max
<i>S. capillifolium</i>	24,016 ± 1,674	87,90	65,0	75,5	95,0	69,492	73,100 ± 0,927	87,255
<i>S. girgensohnii</i>	36,743 ± 1,974	79,12				69,023	73,209 ± 0,735	80,606
<i>S. wulfianum</i>	37,143 ± 3,645	77,90				68,777	73,458 ± 0,901	79,626
<i>S. lenense</i>	15,556 ± 1,482	84,69				70,528	76,663 ± 1,428	81,968
<i>S. fuscum</i>	18,151 ± 0,426	89,26	65,0	80,0	92,0	71,516	77,603 ± 0,189	90,848
<i>S. russowii</i>	25,719 ± 1,522	85,37	69,0	81,5	91,0	70,407	77,703 ± 0,823	87,094
<i>S. warnstorffii</i>	36,051 ± 0,707	82,27	66,0	80,0	99,0	69,496	78,702 ± 0,208	85,750
<i>S. squarrosum</i>	35,420 ± 1,068	79,51	65,0	81,0	95,0	69,411	78,766 ± 0,572	88,481
<i>S. angustifolium</i>	19,627 ± 0,407	90,15	62,0	80,5	93,0	69,023	78,842 ± 0,188	88,634
<i>S. fimbriatum</i>	28,316 ± 2,285	79,51	67,0	82,5	96,0	72,272	79,373 ± 0,707	84,853
<i>S. teres</i>	24,382 ± 0,961	87,59	68,0	80,5	95,0	70,184	79,396 ± 1,066	85,169
<i>S. magellanicum</i>	17,012 ± 0,310	90,36	69,0	82,0	99,0	68,777	79,464 ± 0,265	92,126
<i>S. aongstroemii</i>	21,667 ± 10,666	77,80	65,0	75,0	84,0	76,773	79,949 ± 1,604	81,934
<i>S. centrale</i>	26,679 ± 0,811	82,02				69,568	80,085 ± 0,351	85,903
<i>S. palustre</i>	23,000 ± 12,014	76,12				76,416	80,957 ± 2,640	85,560
<i>S. riparium</i>	10,684 ± 0,750	94,21	62,0	77,0	92,0	83,347	81,347 ± 0,400	4,147
<i>S. flexuosum</i>	15,042 ± 0,620	88,06	68,0	80,5	93,0	78,456	82,301 ± 0,368	86,782
<i>S. plathyphyllum</i>	15,167 ± 1,205	84,10	73,0	84,5	96,0	76,277	82,911 ± 0,568	87,255
<i>S. rubellum</i>	14,000 ± 2,677	81,96	67,0	79,5	96,0	80,648	83,077 ± 1,471	87,256
<i>S. contortum</i>	20,833 ± 0,957	83,68				78,156	83,787 ± 0,872	86,748
<i>S. balticum</i>	11,048 ± 0,242	86,26	68,0	82,0	96,0	74,217	83,983 ± 0,227	92,126
<i>S. papillosum</i>	11,110 ± 0,189	86,66				78,855	85,051 ± 0,213	92,126
<i>S. obtusum</i>	16,691 ± 0,450	90,39	74,0	86,5	99,0	72,742	85,217 ± 0,152	89,247
<i>S. lindbergii</i>	8,697 ± 0,326	79,03				74,883	86,040 ± 0,620	95,297
<i>S. compactum</i>	8,533 ± 0,338	76,98	66,0	73,5	84,0	74,883	86,049 ± 1,546	91,409
<i>S. subsecundum</i>	16,875 ± 0,529	87,16	84,0	90,0	96,0	76,805	86,327 ± 0,647	89,620
<i>S. fallax</i>	11,696 ± 0,347	94,59				70,936	86,409 ± 0,170	91,164
<i>S. jensenii</i>	10,083 ± 0,225	87,59	80,0	88,0	96,0	79,061	87,702 ± 0,195	91,304
<i>S. majus</i>	9,276 ± 0,289	82,98				77,079	88,397 ± 0,350	95,297

Следовательно, расчетные статусы значительно дополнили данные автора шкалы по сфагновым мхам. Более того, пять из них (*S. fallax*, *S. centrale*, *S. papillosum*, *S. majus*, *S. lindbergii*) имеют широкое распространение на исследуемой территории [12], а значит, могут претендовать на роль фитоиндикаторов. Последнее подразумевает возможность использования данных видов, с одной стороны, как указателей на особенности условий среды данной местности, а с другой – как отличительный признак растительных сообществ. Однако статусы *S. wulfianum*, *S. lenense* и *S. palustre* должны быть уточнены, поскольку в нашей базе данных небольшое количество геоботанических описаний с их участием (14, 9 и 3 соответственно) и первые три вида по расчетным оптимумам должны быть отнесены к достаточно сухой для сфагновых мхов группе эумезофитов.

Шкала Д.Н. Цыганова, из трех представленных, является наиболее полной для рода *Sphagnum* (определено 25 видов). Однако не следует забывать, что она является амплитудной, и в качестве оригинальных оптимумов были использованы медианы. При этом полностью оригинальные статусы отсутствуют только у четырех видов: *S. lindbergii*, *S. flexuosum*, *S. lenense* и *S. aongstroemii* (табл. 3). Для последних двух, как уже было сказано ранее, наши расчетные данные требуют уточнений. Однако, если сравнивать полученные результаты для этих видов по шкалам Л.Г. Раменского и И.А. Цаценкина, они совпадают: *S. lenense* следует отнести к эумезофитам, а *S. aongstroemii* – к гидромезофитам. К последней экологической группе, по обоим шкалам, относится и *S. flexuosum*. *S. lindbergii* по шкале И.А. Цаценкина также гидромезофит, а по Л.Г. Раменскому – переходит в более влаголюбивую группу гемигидрофитов.

Шкала Д.Н. Цыганова является наиболее полной не только для сфагновых мхов, но и для других видов, зарегистрированных в наших описаниях (табл. 3). Средний процент таксонов, имеющих статусы по шкалам, от общего числа таксонов, зарегистрированных в описаниях, составил для шкалы Л.Г. Раменского – 83,23%, для шкалы И.А. Цаценкина – 87,79, для шкалы Д.Н. Цыганова – 90,91%, при этом нигде в единичных описаниях не опускаясь менее 50%. Данные значения следует считать показателем хорошей репрезентативности данных, особенно принимая во внимание, что во многих описаниях регистрировались также лишайники и печеночные мхи, информация по экологии которых слабо отражена в использованных шкалах. Общее число таксонов из числа встреченных в массиве описаний, которые имели статусы в шкалах трех авторов и на основании которых были получены синэкологические статусы для каждого описания в базе данных, составило 286, 364 и 376 соответственно.

С целью большей наглядности на рис. 1 представлено распределение расчетных оптимумов для видов рода *Sphagnum* по трем шкалам (в нормированной к диапазону 0...1 форме). Очевидно, что используя шкалу Л.Г. Раменского, мы получаем более «влажную» оценку местообитаний. Корреляция (коэффициент линейной корреляции Пирсона) этих расчет-

ных оптимумов со шкалами И.А. Цаценкина и Д.Н. Цыганова +0,86 и +0,81 соответственно, тогда как корреляция двух последних шкал между собой выше (+0,90). Принимая во внимание соображения относительно нелинейности самих шкал, их различной чувствительности в середине и на краях градиента увлажнения [12], следует с осторожностью подходить к прямому сравнению даже нормированных значений оптимумов. Сравнение же абсолютных значений возможно только для шкал с равным числом градаций, в нашем случае для шкал Л.Г. Раменского и И.А. Цаценкина. Обращает на себя внимание сходный характер результатов ранжирования (табл. 1–3) расчетных значений оптимумов по всем трем шкалам. Проведенный дополнительно корреляционный анализ (непараметрическая ранговая корреляция Спирмена) показал следующие значения парных коэффициентов (все они достоверны при $p < 0,05$): Раменский – Цаценкин +0,82, Раменский – Цыганов +0,79, Цаценкин – Цыганов +0,91, подтверждая результаты линейной корреляции.

Полученные нами значения статусов (минимум, оптимум и максимум) по градиенту увлажнения отличаются от исходных значений шкал, которые разрабатывались для других территорий. Это является вполне ожидаемым результатом, исходя из возможности изменения экологических предпочтений растений вследствие изменения макроклиматических условий в различных регионах. При этом к оценке изменений амплитуд толерантности (расстоянию между минимумом и максимумом) следует относиться осторожно, поскольку крайние значения в нашем исследовании являются лишь экстремумами в выборке синэкологических средних, тогда как реальные пределы индивидуальных значений видов, зарегистрированных в обработанных нами описаниях, должны простирались далее по направлению к краям градиента увлажнения. Так, средняя доля всего градиента увлажнения, занятого сфагнами по шкале Л.И. Раменского, составила 16,87% (оригинальные значения) и 16,12% (новые значения), по шкале И.А. Цаценкина – 21,23% и 12,37%, по шкале Д.Н. Цыганова – 25,04% и 12,08% соответственно. Меньшее сужение расчетных амплитуд толерантности по шкале Л.И. Раменского, возможно, объясняется характером модельной выборки, использованной этим автором при разработке шкалы. Детальная характеристика данного набора описаний растительности в его работе отсутствует [8], однако исходя из основной цели разработки шкал – «оценка кормовых угодий по растительному покрову» – можно предполагать, что при расчетах было использовано лишь ограниченное число описаний болотной растительности.

Модуль градиентного анализа системы IBIS [14] позволяет оценивать сдвиги статусов в двух форматах: в абсолютных значениях и долях единицы (табл. 4). Проводя анализ тенденций сдвигов, можно отметить, что для пяти видов расчетные данные с использованием всех трех экологических шкал сместились в одном направлении: статусы *S. fimbriatum*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. obtusum* и *S. squarrosum* имеют сдвиг в сторону уменьшения влажности.

Сдвиги по ряду видов можно оценить, рассматривая только результаты одной или двух шкал, т.к. по другим шкалам нет оригинальных данных авторов. Речь идет, в первую очередь, о сдвигах в сторону увеличения влажности для семи сфагновых мхов. По двум шкалам определен статус в более увлажненных местообитаниях для *S. fallax*, *S. riparium*, *S. contortum* и *S. compactum*, по одной шкале для *S. flexuosum*, *S. palustre* и

S. aongstroemii. Только у четырех видов (*S. wulfianum*, *S. majus*, *S. jenssenii* и *S. centrale*) расчетные статусы сдвинулись в сторону уменьшения влажности по двум шкалам. Для девяти сфагнов (*S. angustifolium*, *S. balticum*, *S. capillifolium*, *S. plathyphyllum*, *S. rubellum*, *S. rus-sowii*, *S. subsecundum*, *S. teres* и *S. warnstorffii*) расчетные данные по трем шкалам получились противоречивыми.

Таблица 3

Фитоиндикационные параметры видов рода *Sphagnum* по фактору увлажнения: шкала Д.Н. Цыганова

Вид рода <i>Sphagnum</i>	Среднее число таксонов со статусами в одном описании		Оригинальные статусы			Расчетные статусы		
	Абс. число	Доля, %	Min	Opt	Max	Min	Opt	Max
<i>S. wulfianum</i>	40,786 ± 4,197	83,78	15,0	16,0	17,0	14,680	14,680 ± 0,185	0,693
<i>S. girgensohnii</i>	39,486 ± 2,241	84,11	13,0	16,0	19,0	13,864	14,786 ± 0,163	16,089
<i>S. lenense</i>	13,666 ± 1,394	74,03				13,463	14,817 ± 0,397	16,744
<i>S. capillifolium</i>	25,141 ± 1,817	90,67	12,0	15,5	19,0	13,788	14,898 ± 0,154	16,251
<i>S. fuscum</i>	18,357 ± 0,468	89,51	12,0	15,5	19,0	13,788	15,157 ± 0,027	17,316
<i>S. russowii</i>	27,140 ± 1,719	88,54	13,0	16,0	19,0	14,174	15,317 ± 0,111	16,357
<i>S. riparium</i>	11,158 ± 0,885	95,80	12,0	14,5	17,0	14,688	15,333 ± 0,073	16,644
<i>S. fimbriatum</i>	31,158 ± 2,681	85,95	13,0	16,0	19,0	14,601	15,377 ± 0,131	16,414
<i>S. angustifolium</i>	20,424 ± 0,455	92,39	12,0	15,5	19,0	13,788	15,476 ± 0,028	16,794
<i>S. squarrosum</i>	38,248 ± 1,162	85,23	12,0	16,5	21,0	13,761	15,584 ± 0,117	17,937
<i>S. warnstorffii</i>	38,545 ± 0,749	88,01	12,0	15,5	19,0	13,820	15,590 ± 0,038	17,870
<i>S. teres</i>	25,842 ± 1,034	92,52	12,0	15,5	19,0	13,883	15,601 ± 0,165	16,632
<i>S. magellanicum</i>	17,532 ± 0,343	92,13	13,0	16,0	19,0	13,362	15,604 ± 0,037	17,780
<i>S. palustre</i>	27,333 ± 13,333	93,94	13,0	15,5	18,0	15,298	15,759 ± 0,253	16,168
<i>S. aongstroemii</i>	21,667 ± 12,667	69,54				15,559	15,838 ± 0,176	16,162
<i>S. centrale</i>	29,216 ± 0,896	89,52	13,0	16,0	19,0	14,021	15,871 ± 0,044	17,545
<i>S. rubellum</i>	13,750 ± 2,287	81,20	13,0	16,0	19,0	15,574	15,927 ± 0,220	16,569
<i>S. flexuosum</i>	15,083 ± 0,659	87,42				15,018	16,036 ± 0,127	17,545
<i>S. compactum</i>	8,733 ± 0,346	78,50	11,0	14,0	17,0	14,272	16,061 ± 0,149	17,949
<i>S. fallax</i>	12,058 ± 0,370	96,91	13,0	16,0	19,0	14,235	16,063 ± 0,023	17,757
<i>S. balticum</i>	11,153 ± 0,222	87,52	13,0	16,0	19,0	14,694	16,092 ± 0,033	17,789
<i>S. subsecundum</i>	18,007 ± 0,568	93,12	13,0	16,0	19,0	14,919	16,384 ± 0,108	17,937
<i>S. obtusum</i>	17,536 ± 0,489	94,18	14,0	16,5	19,0	14,601	16,416 ± 0,020	17,955
<i>S. papillosum</i>	11,371 ± 0,183	89,04	14,0	16,5	19,0	15,222	16,427 ± 0,030	17,905
<i>S. contortum</i>	22,944 ± 1,024	92,25	13,0	16,0	19,0	15,740	16,502 ± 0,209	17,760
<i>S. lindbergii</i>	8,815 ± 0,323	79,88				14,272	16,566 ± 0,110	17,949
<i>S. plathyphyllum</i>	16,292 ± 1,135	91,88	13,0	16,0	19,0	14,966	16,868 ± 0,147	17,545
<i>S. jenssenii</i>	10,505 ± 0,225	91,33	15,0	17,0	19,0	15,366	16,947 ± 0,030	17,829
<i>S. majus</i>	10,368 ± 0,290	93,94	17,0	18,0	19,0	15,210	17,616 ± 0,033	17,949

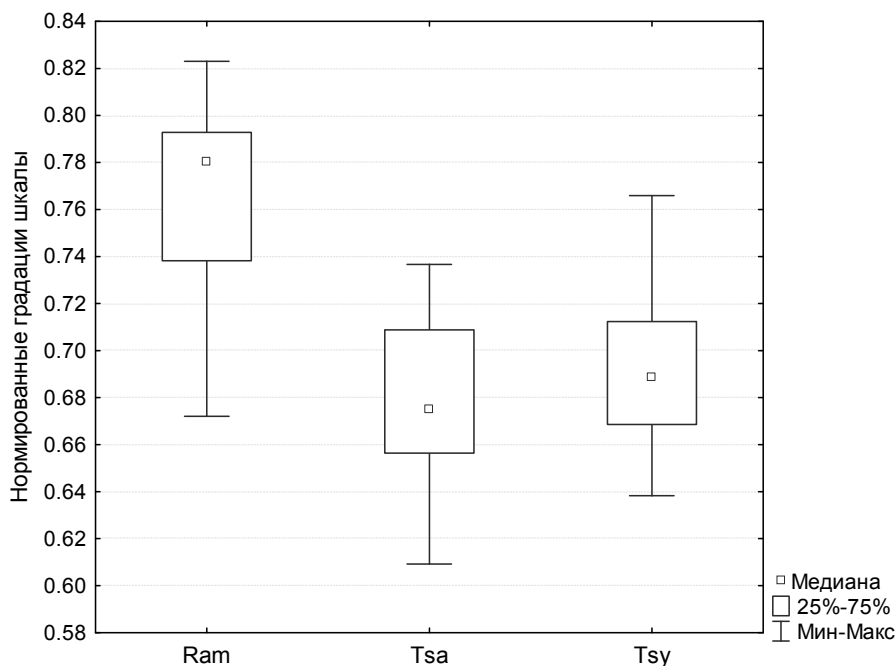
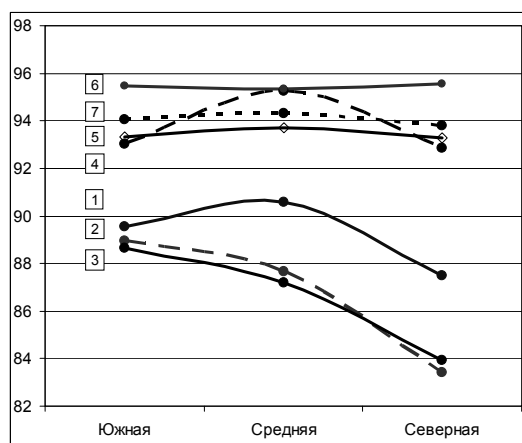


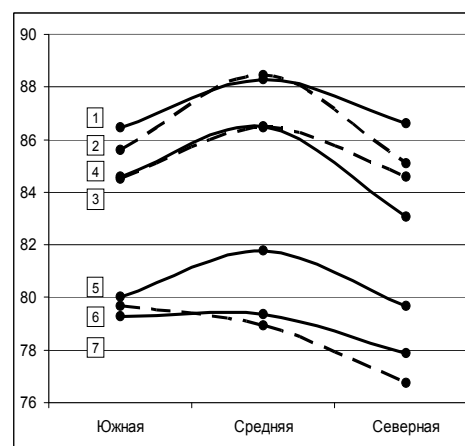
Рис. 1. Распределение 29 видов рода *Sphagnum*: расчетные нормированные оптимумы по фактору увлажнения для шкал Л.Г. Раменского (Ram), И.А. Цаценкина (Tsa), Д.Н. Цыганова (Tsy)

Сдвиги расчетных фитоиндикационных оптимумов видов рода *Sphagnum* относительно оригинальных

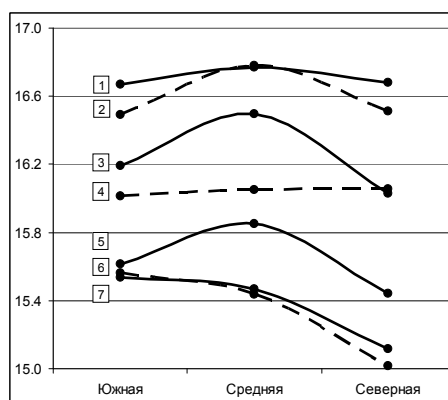
Шкала (автор) Вид рода <i>Sphagnum</i>	Л.Г. Раменский		И.А. Цаценкин		Д.Н. Цыганов	
	В ступенях	%	В ступенях	%	В ступенях	%
<i>S. fimbriatum</i>	-2,139	-1,782	-3,127	-2,606	-0,623	-2,710
<i>S. fuscum</i>	-1,155	-0,963	-2,397	-1,997	-0,343	-1,491
<i>S. magellanicum</i>	-0,472	-0,394	-2,536	-2,114	-0,396	-1,720
<i>S. obtusum</i>	-0,120	-0,100	-1,283	-1,069	-0,084	-0,366
<i>S. squarrosum</i>	-6,958	-5,798	-2,234	-1,862	-0,916	-3,983
<i>S. centrale</i>	-1,577	-1,314			-0,129	-0,562
<i>S. jensenii</i>			-0,298	-0,248	-0,053	-0,231
<i>S. majus</i>	-1,240	-1,034			-0,384	-1,670
<i>S. wulfianum</i>	-1,342	-1,118			-1,320	-5,739
<i>S. aongstroemii</i>			4,949	4,124		
<i>S. compactum</i>			12,549	10,457	2,061	8,960
<i>S. contortum</i>	8,131	6,776			0,502	2,182
<i>S. fallax</i>	2,234	1,861			0,063	0,274
<i>S. flexuosum</i>			1,801	1,501		
<i>S. palustre</i>					0,259	1,124
<i>S. riparium</i>			4,347	3,622	0,833	3,621
<i>S. angustifolium</i>	6,238	5,198	-1,658	-1,382	-0,024	-0,103
<i>S. balticum</i>	-0,605	-0,504	1,983	1,653	0,092	0,402
<i>S. capillifolium</i>	0,147	0,123	-2,400	-2,000	-0,602	-2,617
<i>S. girgensohnii</i>	0,812	0,676			-1,214	-5,278
<i>S. papillosum</i>	0,194	0,162			-0,073	-0,318
<i>S. plathyphyllum</i>	0,375	0,313	-1,589	-1,324	0,868	3,775
<i>S. rubellum</i>	1,380	1,150	3,577	2,981	-0,073	-0,317
<i>S. russowii</i>	6,366	5,305	-3,797	-3,164	-0,683	-2,970
<i>S. subsecundum</i>	9,072	7,560	-3,673	-3,061	0,384	1,667
<i>S. teres</i>	-1,507	-1,256	-1,104	-0,920	0,101	0,439
<i>S. warnstorffii</i>	-1,092	-0,910	-1,298	-1,082	0,090	0,390



Шкала Л.Г. Раменского



Шкала И.А. Цаценкина



Шкала Д.Н. Цыганова

Рис. 2. Изменение отношения семи видов рода *Sphagnum* к фактору увлажнения в трех таежных подзонах на территории Западно-Сибирской равнины: 1 – *S. jensenii*; 2 – *S. papillosum*; 3 – *S. balticum*; 4 – *S. fallax*; 5 – *S. magellanicum*; 6 – *S. angustifolium*; 7 – *S. fuscum*; шкалы увлажнения оцифрованы оригинальными ступенями, принятыми авторами в соответствующих работах

Так, статус *S. angustifolium* имеет значительный сдвиг (6,24 ступени, или 5,2%) в сторону увлажнения по шкале Л.Г. Раменского. По шкалам И.А. Цаценкина и Д.Н. Цыганова, напротив, хоть и на небольшую величину, но сдвигается в сухую сторону (–1,38% и –0,10% соответственно). При этом данный вид остается в той же экологической группе гидромезофитов. *S. subsecundum* имеет еще больший сдвиг (7,56%) по шкале Л.Г. Раменского, и его расчетный статус 95-й ступени соответствует группе гемигидрофитов, а не гидромезофитов, как это было по расчетам автора шкалы (86-я ступень). Используя шкалу И.А. Цаценкина, получаем обратный результат: растение из гемигидрофитов (оригинальный оптимальный статус – 90-я ступень) переходит в гидромезофиты (расчетная ступень 86,3) со сдвигом –3,06%. По Д.Н. Цыганову сдвиг незначительный (1,67%) и *S. subsecundum* остается в той же экологической группе. Расчетные данные по шкале Л.Г. Раменского у *S. russowii* (85,9 ступень) остаются в пределах группы гидромезофитов, имея значительный сдвиг оптимума (5,3%) в сторону более влажных условий обитания. По шкалам И.А. Цаценкина и Д.Н. Цыганова, растение также остается в этой экологической группе, однако здесь, напротив, наблюдается сдвиг в более сухие условия (–3,16% и –2,97% соответственно). Наконец, последние два вида *S. papillosum* и *S. girgensohnii* имеют сдвиги по двум шкалам в разных направлениях. При этом первый имеет небольшие сдвиги (0,68 и –0,32%), которые, однако, перемещают его по шкале Д.Н. Цыганова в более сухую группу гидромезофитов, а по расчетным и оригинальным данным шкалы Л.Г. Раменского вид является гипогидрофитом. *S. girgensohnii*, имея значительный сдвиг по шкале Д.Н. Цыганова (–5,28%), остался по обоим шкалам среди гидро-мезофитов.

Рассматривая далее влияние сдвигов на перемещение видов в другие экологические группы, следует сказать о *S. compactum*, который имеет самый большой сдвиг по нашим расчетам как по шкале И.А. Цаценкина, так и Д.Н. Цыганова (10,46 и 8,96% соответственно). Оригинальные данные по Л.Г. Раменскому отсутствуют. Сдвиг происходит в сторону большего увлажнения с переходом вида в другую экологическую группу. С учетом обеих шкал *S. compactum* – гидромезофит. Значительный сдвиг результатов в сторону большей сухости (–5,74%) был получен для *S. wulfianum* при использовании шкалы Д.Н. Цыганова. При этом оптимальными условиями обитания вида, как и для *S. compactum*, следует считать условия гидромезофитов. Это подтверждается как оригинальными, так и расчетными данными по шкале Л.Г. Раменского, по И.А. Цаценкину оригинальные статусы в данном случае отсутствуют. *S. contortum* также имеет оригинальные данные только по двум шкалам, и в том и в другом случае расчетные данные имеют сдвиг, который перемещает вид в другую экологическую группу, характеризующуюся более влажными условиями обитания. Но в случае использования шкалы Л.Г. Раменского это гипогидрофиты (95,1 ступень), а шкалы Д.Н. Цыганова – гемигидрофиты (16,5 ступень).

Для семи широко распространенных по всей исследуемой территории видов (*S. angustifolium*, *S. balticum*,

S. fallax, *S. fuscum*, *S. jensenii*, *S. magellanicum* и *S. papillosum*) были рассчитаны статусы по описаниям, сделанным на болотах, расположенных в южной, средней и северной тайге Западно-Сибирской равнины (границы подзон приняты по С.М. Горожанкиной и В.Д. Константинову [15]). Расчеты сделаны по 25 описаниям, которые выбраны программой из базы данных случайным образом в трех повторностях для каждого мха. По шкале Л.Г. Раменского топяные сфагновые мхи *S. jensenii*, *S. papillosum* и *S. balticum* имеют практически неизменные статусы во всех трех растительных подзонах (рис. 2). Однако *S. fallax* и *S. magellanicum*, имеющие большую толерантность по фактору увлажнения, в подзоне средней тайги предпочитают более влажные условия обитания, чем в южной и северной подзоне. Напротив, *S. fuscum* и *S. angustifolium* в болотных сообществах на территории средней тайги, а тем более северной части Западно-Сибирской равнины, выбирают относительно сухие места обитания. Разница между статусами для юга и севера отличаются на 4,73 и 5,01 ступени соответственно. Такое смещение является существенным и практически перемещает их из группы гемигидрофитов в гидромезофиты, а следовательно, и в другую экологическую свиту. По шкале И.А. Цаценкина для *S. fuscum* и *S. angustifolium* наблюдаем подобную картину, однако сдвиг статусов в более сухие условия на севере не столь значительны (1,36 и 2,95 соответственно), и виды остаются в той же группе гидромезофитов. Остальные пять видов по этой шкале имеют сдвиг порядка двух ступеней в средней подзоне в сторону большей влажности, но смещения происходят в пределах все той же группы гидромезофитов. Графики по расчетным данным шкалы Д.Н. Цыганова имеют ту же тенденцию: чем дальше продвигаются на север *S. fuscum* и *S. angustifolium*, тем более сухие места обитания они выбирают. Возможно, это связано с уменьшением транспирации в этом направлении. *S. magellanicum*, *S. papillosum* и *S. balticum* имеют максимум увлажнения в подзоне средней тайги, статусы остальных видов практически не зависят от подзоны.

Таким образом, в результате исследований для 29 видов сфагновых мхов приведены уточненные региональные фитоиндикационные статусы по экологическим шкалам увлажнения Л.Г. Раменского, И.А. Цаценкина и Д.Н. Цыганова. Для 15 видов данные получены впервые хотя бы по одной из трех шкал. У *Sphagnum lindbergii* и *S. lenense* ранее не были определены фитоиндикационные статусы ни в одной из вышеупомянутых шкал. Используя шкалу Л.Г. Раменского, мы получаем более «влажную» оценку местообитаний растений: подавляющее большинство видов (21) относится к экологической свите гидрофитов. Тогда как расчетные данные по двум другим шкалам отличаются: лишь один гидрофит по шкале Д.Н. Цыганова и ни одного по шкале И.А. Цаценкина.

Проанализировано поведение семи наиболее распространенных видов сфагновых мхов в отношении фактора увлажнения в трех широтных подзонах лесной зоны Западно-Сибирской равнины. Рямовые виды *S. fuscum* и *S. angustifolium* по расчетным данным трех шкал становятся менее требовательными к увлажнению,

продвигаясь с юга на север. Топяные мхи, постоянно находясь в переувлажненных условиях, или практически не реагируют на изменение растительной подзоны, или повторяют кривую количества осадков по этим регионам.

Промежуточное положение занимает *S. magellanicum*, который может расти как в более сухих рямовых, так и в топяных сообществах. При этом наиболее наглядную картину дает шкала И.А. Цаценкина.

ЛИТЕРАТУРА

1. Романова Е.А. Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим. Л.: Гидрометеоиздат, 1976. С. 19–46.
2. Научно-прикладной справочник по климату СССР. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 718 с.
3. Лапина Е.Д. Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2003. 296 с.
4. Лисс О.Л., Березина Н.А. Болота Западно-Сибирской равнины. М.: МГУ, 1981. 205 с.
5. Храмов А.А., Валуцкий В.И. Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васюганья. Новосибирск: Наука, 1977. С. 40–61.
6. Лапина Е.Д., Пологова Н.Н., Мульдияров Е.Я. Болота водораздельных равнин юга лесной зоны Западной Сибири. 2000, Krylovia. Т. 2, № 1. С. 38–43.
7. Валуцкий В.И., Храмов А.А. Структура и первичная продуктивность рямов юга-восточного Васюганья // Теория и практика лесного болотоведения и гидроресомелиорация. Красноярск: Изд-во Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1976. С. 59–81.
8. Раменский Л.Г., Цаценкин И.И., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
9. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
10. Прокопьев Е.П. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы): Учеб. Томск: Том. гос. ун-т, 2001. 340 с.
11. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИК им. В.Р. Вильямса, 1978. 302 с.
12. Зверев А.А., Бабешина Л.Г. Оценка экологических условий местообитаний мхов рода *Sphagnum* Западно-Сибирской низменности: Материалы и метод. подходы // Вестник ТГУ. 2009. № 325 С. 167–175.
13. Ценофонд лесов европейской России: характеристика экологических шкал. Режим доступа: <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm>
14. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
15. Горожанкина С.М., Константинов В.Д. География тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. 190 с.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 13 декабря 2009 г.