

БИОЛОГИЯ

УДК 581.5; 574.21

Л.Г. Бабешина, А.А. Зверев

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

В третьей из серии статей, посвященной изучению экологических предпочтений видов рода *Sphagnum* L. на территории Западно-Сибирской равнины, приводятся уточненные региональные фитоиндикационные статусы по экологическим шкалам минерального питания Л.Г. Раменского, И.А. Цаценкина и Д.Н. Цыганова. Для 13 видов данные получены впервые хотя бы по одной из трех шкал, а *Sphagnum lindbergii* ранее совсем не был определен на градиенте трофности. Впервые вычислены оптимумы сфагновых мхов для амплитудной шкалы Д.Н. Цыганова. Проведен анализ тенденций сдвига расчетных оптимумов относительно оригинальных значений. Проанализировано поведение 7 наиболее распространенных видов сфагновых мхов в отношении фактора трофности в трех широтных подзонах лесной зоны Западно-Сибирской равнины.

Ключевые слова: сфагновые мхи; экологические шкалы; Западно-Сибирская равнина; минеральное питание; трофность; фитоиндикация; информационная система IBIS.

Одной из наиболее ярких особенностей растительного покрова Западно-Сибирской равнины является классически выраженная зональность, в том числе болотной растительности. Согласно болотному районированию [1–3], эти зоны сменяются в следующем порядке: 1 – зона арктических минеральных болот, 2 – зона плоскобугристых болот, 3 – зона крупнобугристых болот, 4 – зона выпуклых олиготрофных (грядово-мочажинных) болот, 5 – зона евтрофных и олиготрофных (сосново-сфагновых) болот, 6 – зона евтрофных тростниковых и крупноосоковых болот, 7 – зона тростниковых и засоленных болот. Основу болотного покрова Западно-Сибирской равнины образуют олиготрофные сфагновые сообщества. Это, в первую очередь, растительность рямов, грядово-мочажинных и грядово-мочажинно-озерковых комплексов [4]. На окраинах болот, а также в местах сброса болотных вод располагаются транзитные сфагновые топи. По мнению О.Л. Лисс и Н.А. Березиной, в топях лучше условия минерального питания, чем в застойных мочажинах комплексных болот [5]. Менее распространены мезотрофные древесно-травяно-сфагновые сообщества, где доминантами мохового покрова являются *S. russowii*, *S. warnstorffii*, *S. centrale*, *S. magellanicum* и *S. angustifolium*. Евтрофные болота, на которых встречаются сфагновые мхи, представлены древесными растительными сообществами. Они широко распространены в поймах рек, имеют местное название «согра» и характеризуются присутствием *S. girgensohnii*, *S. squarrosum*, *S. warnstorffii* и *S. centrale*.

В целом распространение сфагновых мхов самым тесным образом связано с экологическими условиями их местообитания: степенью увлажнения, кислотностью и минеральным питанием, или трофностью [6]. В первую очередь следует обращать внимание на лимитирующий экологический фактор. Таковым для всех видов сфагновых мхов часто будет являться фактор трофности, поскольку влияние других факторов сфагновые мхи способны регулировать. В создании кислой среды обитания они сами принимают непосредственное участие [7]. Являясь гидрофильными растениями [8], виды рода *Sphagnum* накапливают большое количество воды, равномерно ее распределяют и постепенно

расходуют. Этому способствует анатомо-морфологическое строение и форма роста в виде дерновины [9]. Иная ситуация характерна для фактора трофности, т.к. сфагновые мхи имеют лишь бедное атмосферное питание и создать себе запас питания они вряд ли могут. В тоже время есть сведения об экологической пластичности этих растений по трофности [10–13]. Наряду с этим сфагновые мхи всегда оставались классическим примером растений, обитающих на бедных субстратах. В силу чего по фактору трофности растения рода *Sphagnum* могут быть представителями 4 экологических групп. Названия групп, соответствующих «классическим» режимам трофности Л.Г. Раменского [14] и трофоморфам Д.Н. Цыганова [15], даны по работе Е.П. Прокопьева [16]:

Ортоолиготрофобиты – это моховидные, обитающие на крайне бедных субстратах, и лишь в незначительных количествах (в виде примеси) они встречаются на субстратах, более богатых минеральным питанием. Они довольствуются лишь атмосферным питанием, имеют низкую зольность (1–3%). Их оптимум лежит в пределах 1–3-й ступеней шкалы Л.Г. Раменского [14] и И.А. Цаценкина [17] и 1–2-й по шкале Д.Н. Цыганова [15].

Мезоолиготрофобиты – моховидные, приуроченные к бедным субстратам, однако для их роста нужно немного больше питательных веществ чем растениям предыдущей экологической группы. Оптимум мезоолиготрофобитов соответствует 4–6-й ступеням шкалы Л.Г. Раменского и И.А. Цаценкина и 3–4-й по шкале Д.Н. Цыганова.

Мезотрофобиты – моховидные, умеренно требовательные к содержанию элементов минерального питания в субстрате. Оптимум мезотрофобитов соответствует 7–9-й ступеням шкалы Л.Г. Раменского и И.А. Цаценкина и 5–6-й по шкале Д.Н. Цыганова. Их зольность составляет 3–7%.

Мезоэутрофобиты – растения, предъявляющие значительные требования к содержанию элементов минерального питания в субстрате. Их оптимум соответствует 10–13-й ступеням шкалы Л.Г. Раменского и И.А. Цаценкина и 7–8-й по шкале Д.Н. Цыганова, зольность составляет 7–10%.

Ортоолиготрофобиты, мезоолиготрофобиты входят в экологическую свиту олиготрофобитов, свита мезотрофобиты включает единственную экологическую группу с одноименным названием, а группа мезоэутрофобитов охватывает нижнюю часть свиты мегатрофобитов [16].

Оценка местообитаний сфагновых мхов по минеральному питанию проведена на основе трех экологических шкал. Шкала Л.Г. Раменского [14] и И.А. Цаценкина [17] включает 30 ступеней и отражает изменение трофности (плодородия, или активного богатства) почв, начиная от крайне бедных (1-я ступень) до очень богатых (16-я ступень), а также степени засоления почв и водоемов, начиная от слабо засоленных (17-я ступень) до сильнозасоленных (30-я ступень).

Относительно шкалы Д.Н. Цыганова по фактору трофности (солевого режима почв) можно сделать два замечания:

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. [15], эти дополнения были переданы автором проф. А.С. Комарову в 1990 г. Ознакомиться с ними можно на веб-сайте ЦЭПЛ РАН [18] в составе базы данных «Экологические шкалы Цыганова» (совместная разработка ИМПБ РАН и ЦЭПЛ РАН).

2. В отличие от Л.Г. Раменского и И.А. Цаценкина в оригинальной публикации Д.Н. Цыганов использовал символьные обозначения выделенных им режимов трофности. Перевод 19 баллов в числовые ступени для количественной оценки был выполнен в нашей работе следующим образом: "O" – 1; "O+" – 2; "o" – 3; "o+" – 4; "M" – 5; "M+" – 6; "e" – 7; "e+" – 8; "E" – 9; "E+" – 10; "g" – 11; "g+" – 12; "h" – 13; "h+" – 14; "H" – 15; "H+" – 16; "P" – 17; "P+" – 18; "s" – 19. Приведем также оригинальные определения режимов трофности (без промежуточных) вместе с принятыми нами ступенями: 1 – Режим особо бедных почв; 3 – Бедных почв; 5 – Небогатых почв; 7 – Довольно богатых почв; 9 – Богатых почв; 11 – Слабозасоленных почв; 13 – Среднезасоленных почв; 15 – Сильнозасоленных почв; 17 – Резко засоленных почв; 19 – Злостных солончаков. По нашим данным, режимы трофности местообитаний сфагновых мхов характеризуются ступенями 2–7 (от режима бедных почв до режима довольно богатых почв), тогда как индивидуальные амплитуды таксонов полного массива описаний, использованного в данном исследовании, охватывают практически весь градиент режимов трофности (вплоть до режима резко засоленных почв: ступени 17 и 18). В качестве контрастных примеров можно привести как типичных олиготрофов *Vaeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr. и *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., так и выдерживающих значительное засоление *Triglochin maritimum* L. и *Typha laxmanii* Lerech. Высокая экологическая толерантность и, как следствие, широкие амплитуды по трофности объясняют единичные встречи последних в одних со сфагнами сообществах. Другим характерным примером эвритопности может служить *Phragmites australis* (Gav.) Trin. ex Steudel, который, согласно Д.Н. Цыганову, может произрастать в местообитаниях, характеризующихся ступенями трофности

от 1 до 17 (90% всего градиента), что также находит подтверждение и в шкалах Л.Г. Раменского.

Целью данной публикации является выявление предпочтений видов рода *Sphagnum* по фактору трофности для оценки параметров местообитаний сфагновых мхов в условиях Западно-Сибирской равнины. Для выполнения данной цели было необходимо решение следующих **задач**:

1) рассчитать фитоиндикационные статусы для сфагновых мхов по трем экологическим шкалам, используя геоботанические описания [19], выполненные на данной территории;

2) показать степень корреляции между полученными данными по разным шкалам;

3) оценить сдвиги расчетных статусов относительно оригинальных данных из авторских шкал;

4) определить изменение статусов сфагновых мхов в зависимости от их места обитания в южной, средней или северной тайге Западно-Сибирской равнины.

Результаты и обсуждение

В соответствии с опубликованной ранее методикой [19] в программе IBIS 6.0 [20] были рассчитаны фитоиндикационные параметры сфагновых мхов по фактору трофности с помощью трех экологических шкал (табл. 1–3, виды расположены в порядке увеличения расчетных оптимумов).

Рассматривая оригинальные данные по шкале Л.Г. Раменского (табл. 1), видим, что для 10 видов из 29 они отсутствуют. Таким образом, расчетные статусы значительно дополнили сведения автора шкалы по трофическим требованиям сфагновых мхов. Кроме того, 6 из этих 10 видов (*Sphagnum compactum*, *S. fimbriatum*, *S. flexuosum*, *S. jensenii*, *S. lindbergii* и *S. riparium*) входят в большое количество описаний (30, 38, 48, 218, 119 и 76 соответственно), а доля таксонов со статусами в них является высокой (60,29–84,40%) [19]. Следовательно, их расчетные статусы являются достаточно достоверными. Остальные 4 вида (*S. aongstroemii*, *S. lenense*, *S. palustre* и *S. wulfianum*) были отмечены в небольшом количестве описаний (14 и менее), и их расчетные статусы требуют дальнейшего уточнения. В результате исследований выявлено, что, используя шкалу Л.Г. Раменского, подавляющее количество видов сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины следует отнести к экологической свите олиготрофобитов (9 являются ортоолиготрофобитами, 16 – мезоолиготрофобитами) и лишь 4 – к мезотрофобитам, нуждающимся в относительно большем минеральном питании.

Из табл. 2 видим, что для 6 видов из 29 шкалы И.А. Цаценкина авторские статусы отсутствуют. *S. lindbergii*, *S. palustre* и *S. wulfianum* не имеют их и в шкале Л.Г. Раменского. Как было отмечено выше, для *S. palustre* и *S. wulfianum* расчетные статусы требуют уточнения из-за недостаточного количества исходных описаний (3 и 14, соответственно). *S. centrale*, *S. contortum*, *S. lindbergii* и *S. majus* отличаются значительным количеством описаний. Следовательно, рассчитанные по шкале И.А. Цаценкина статусы этих видов являются достоверными. Если рассмотреть полученные

оптимумы для всех 29 видов, то на территории Западно-Сибирской равнины к экологической свите олиготрофобитов следует отнести лишь 9 видов из экологической группы мезоолиготрофобитов, а остальные 20 – к свите мезотрофобитов.

В шкале Д.Н. Цыганова (табл. 3) авторских статусов нет лишь для 4 видов (*S. aongstroemii*, *S. flexuosum*, *S. lenense* и *S. lindbergii*). По этим видам нет статусов и у Л.Г. Раменского, а *S. lindbergii* ранее совсем не был определен на градиенте трофности всех трех шкал.

Таблица 1

Фитондикационные параметры видов рода *Sphagnum* по фактору богатства и засоленности: 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. balticum</i>	10,391 ± 0,199	81,85	1,0	1,5	4,0	1,507	1,943 ± 0,020	8,220
<i>S. rubellum</i>	12,750 ± 1,931	76,20	1,0	2,0	3,0	1,731	2,009 ± 0,167	2,481
<i>S. fuscum</i>	16,477 ± 0,372	82,43	1,0	1,5	6,0	1,564	2,203 ± 0,028	7,261
<i>S. papillosum</i>	10,633 ± 0,194	82,84	2,0	2,5	3,0	1,682	2,487 ± 0,017	5,784
<i>S. compactum</i>	6,833 ± 0,401	60,29				1,664	2,786 ± 0,328	7,364
<i>S. magellanicum</i>	15,710 ± 0,279	84,49	1,0	2,0	6,0	1,605	2,897 ± 0,074	8,245
<i>S. majus</i>	9,645 ± 0,280	87,48	2,0	2,5	3,0	1,805	2,910 ± 0,039	4,852
<i>S. angustifolium</i>	17,950 ± 0,347	84,23	1,0	2,0	8,0	1,626	2,946 ± 0,043	8,264
<i>S. capillifolium</i>	21,594 ± 1,403	80,31	1,0	3,5	8,0	1,943	3,242 ± 0,096	7,653
<i>S. lindbergii</i>	7,630 ± 0,324	67,78				1,614	3,520 ± 0,225	8,040
<i>S. fallax</i>	11,122 ± 0,324	90,07	1,0	3,0	10,0	1,863	3,765 ± 0,051	10,534
<i>S. jensensii</i>	8,995 ± 0,230	76,58				1,606	3,803 ± 0,156	8,085
<i>S. lenense</i>	9,888 ± 1,230	53,02				1,874	3,857 ± 0,430	5,432
<i>S. russowii</i>	23,053 ± 1,330	77,49	3,0	4,5	8,0	1,702	4,110 ± 0,277	7,272
<i>S. centrale</i>	25,111 ± 0,648	80,49	1,0	4,5	9,0	2,078	4,404 ± 0,074	8,534
<i>S. aongstroemii</i>	15,666 ± 8,666	52,32				3,901	4,554 ± 0,368	5,174
<i>S. palustre</i>	20,660 ± 9,207	74,46				4,311	4,894 ± 0,354	5,533
<i>S. girgensohnii</i>	31,543 ± 1,754	67,71	2,0	3,5	9,0	3,722	5,083 ± 0,242	7,480
<i>S. wulfianum</i>	31,071 ± 3,210	63,94				2,936	5,403 ± 0,284	6,790
<i>S. warnstorffii</i>	31,603 ± 0,512	75,26	1,0	5,5	9,0	2,021	5,423 ± 0,068	8,090
<i>S. subsecundum</i>	16,548 ± 0,497	86,09	5,0	6,0	8,0	2,293	5,427 ± 0,369	9,047
<i>S. obtusum</i>	16,020 ± 0,410	86,67	3,0	6,0	9,0	2,296	5,429 ± 0,075	9,047
<i>S. contortum</i>	20,171 ± 0,972	80,24	5,0	6,0	8,0	3,594	5,435 ± 0,299	8,591
<i>S. flexuosum</i>	14,542 ± 0,639	84,40				2,152	5,575 ± 0,381	8,491
<i>S. teres</i>	22,461 ± 0,819	81,37	5,0	6,5	12,0	2,830	5,719 ± 0,337	9,047
<i>S. squarrosum</i>	30,705 ± 0,809	71,23	5,0	6,0	7,0	2,021	6,686 ± 0,139	9,265
<i>S. riparium</i>	9,184 ± 0,688	79,55				2,078	6,739 ± 0,249	8,541
<i>S. fimbriatum</i>	24,605 ± 1,775	71,22				4,921	6,955 ± 0,192	8,360
<i>S. plathyphyllum</i>	15,125 ± 1,019	85,16	5,0	7,5	9,0	2,894	7,392 ± 0,501	9,004

Таблица 2

Фитондикационные параметры видов рода *Sphagnum* по фактору богатства и засоленности: 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. compactum</i>	8,533 ± 0,338	76,98	3,0	4,5	8,0	4,578	4,946 ± 0,143	7,333
<i>S. balticum</i>	11,047 ± 0,242	86,26	3,0	5,0	10,0	4,609	5,455 ± 0,028	7,150
<i>S. rubellum</i>	14,000 ± 2,677	81,96	3,0	7,0	8,0	5,347	5,509 ± 0,072	5,701
<i>S. fallax</i>	11,696 ± 0,347	94,59	2,0	4,5	7,0	4,685	5,806 ± 0,034	8,899
<i>S. papillosum</i>	11,110 ± 0,189	86,66	4,0	6,0	8,0	4,614	5,851 ± 0,030	8,247
<i>S. fuscum</i>	18,151 ± 0,429	89,26	2,0	4,5	9,0	4,755	5,983 ± 0,038	8,498
<i>S. lindbergii</i>	8,697 ± 0,326	79,03				4,579	6,122 ± 0,145	7,815
<i>S. lenense</i>	15,555 ± 1,482	84,70	3,0	5,5	9,0	5,612	6,390 ± 0,129	7,008
<i>S. riparium</i>	10,684 ± 0,750	79,55	5,0	6,0	7,0	5,275	6,440 ± 0,045	9,309
<i>S. jensensii</i>	10,083 ± 0,225	87,59	5,0	6,5	8,0	4,610	6,496 ± 0,051	7,746
<i>S. majus</i>	9,276 ± 0,289	82,97				4,579	6,576 ± 0,142	8,662
<i>S. angustifolium</i>	19,627 ± 0,406	90,15	2,0	5,5	11,0	4,860	6,755 ± 0,026	8,885
<i>S. capillifolium</i>	24,016 ± 1,674	87,90	3,0	5,5	8,0	5,511	6,782 ± 0,222	8,996
<i>S. flexuosum</i>	15,042 ± 0,620	88,06	3,0	5,5	8,0	5,419	6,838 ± 0,099	7,998
<i>S. obtusum</i>	16,693 ± 0,452	90,39	4,0	6,5	9,0	4,931	6,850 ± 0,032	8,996
<i>S. subsecundum</i>	16,881 ± 0,533	87,16	4,0	6,0	8,0	5,103	6,854 ± 0,159	8,665
<i>S. magellanicum</i>	17,011 ± 0,310	90,36	2,0	7,5	11,0	4,685	7,004 ± 0,041	8,266
<i>S. aongstroemii</i>	21,666 ± 10,666	77,80	4,0	5,5	11,0	6,641	7,152 ± 0,344	7,807
<i>S. warnstorffii</i>	36,051 ± 0,707	82,27	3,0	5,5	10,0	5,644	7,221 ± 0,046	9,004
<i>S. plathyphyllum</i>	15,167 ± 1,205	84,10	3,0	4,5	6,0	5,682	7,277 ± 0,145	8,751
<i>S. russowii</i>	25,719 ± 1,522	85,37	3,0	7,5	11,0	5,665	7,291 ± 0,139	8,823
<i>S. centrale</i>	26,679 ± 0,811	82,02				5,973	7,308 ± 0,052	9,309
<i>S. contortum</i>	20,971 ± 0,974	83,68				6,635	7,397 ± 0,191	8,751
<i>S. teres</i>	24,382 ± 0,961	87,59	4,0	7,0	9,0	6,921	7,407 ± 0,070	9,768
<i>S. palustre</i>	23,000 ± 12,014	76,12				7,215	7,438 ± 0,117	7,612
<i>S. girgensohnii</i>	36,743 ± 1,974	79,12	4,0	6,5	12,0	7,140	7,651 ± 0,086	8,719
<i>S. wulfianum</i>	37,143 ± 3,645	77,90				7,048	7,756 ± 0,085	8,335
<i>S. fimbriatum</i>	28,316 ± 2,285	79,51	2,0	5,0	8,0	6,770	7,793 ± 0,130	9,697
<i>S. squarrosum</i>	35,419 ± 1,068	79,51	4,0	7,0	10,0	6,365	7,900 ± 0,076	9,768

Фитондикационные параметры видов рода *Sphagnum* по фактору солевого режима почв: 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. majus</i>	10,368 ± 0,290	93,94	1,0	2,5	4,0	2,685	3,172 ± 0,041	4,553
<i>S. papillosum</i>	11,371 ± 0,183	89,04	1,0	3,0	5,0	2,685	3,346 ± 0,014	4,310
<i>S. rubellum</i>	13,750 ± 2,287	81,20	1,0	3,0	5,0	3,187	3,533 ± 0,117	3,693
<i>S. balticum</i>	11,153 ± 0,222	87,52	1,0	3,5	6,0	2,829	3,604 ± 0,012	4,522
<i>S. fuscum</i>	18,352 ± 0,468	89,48	1,0	3,0	5,0	3,062	3,631 ± 0,014	5,179
<i>S. compactum</i>	8,733 ± 0,346	78,50	3,0	4,5	6,0	2,783	3,854 ± 0,060	4,522
<i>S. capillifolium</i>	25,141 ± 1,817	90,67	2,0	3,5	5,0	3,436	3,903 ± 0,065	5,554
<i>S. lindbergii</i>	8,815 ± 0,323	79,88				2,685	3,943 ± 0,089	6,208
<i>S. jensenii</i>	10,505 ± 0,225	91,33	3,0	4,0	5,0	2,778	3,974 ± 0,023	4,957
<i>S. lenense</i>	13,666 ± 1,394	74,03				3,325	3,996 ± 0,100	4,279
<i>S. magellanicum</i>	17,528 ± 0,342	92,11	1,0	4,0	7,0	3,024	4,127 ± 0,019	5,246
<i>S. fallax</i>	12,056 ± 0,370	98,88	1,0	4,0	7,0	2,977	4,140 ± 0,015	6,872
<i>S. angustifolium</i>	20,422 ± 0,455	92,38	1,0	4,0	7,0	3,228	4,144 ± 0,014	5,725
<i>S. obtusum</i>	17,535 ± 0,491	94,18	2,0	4,0	6,0	3,358	4,216 ± 0,021	5,734
<i>S. riparium</i>	11,158 ± 0,885	95,79	3,0	4,0	5,0	3,731	4,222 ± 0,034	6,107
<i>S. contortum</i>	23,029 ± 1,046	92,00	3,0	4,0	5,0	4,110	4,276 ± 0,057	5,200
<i>S. warnstorffii</i>	38,542 ± 0,749	88,00	1,0	3,5	6,0	3,385	4,407 ± 0,033	5,815
<i>S. aongstroemii</i>	21,666 ± 12,666	69,54				4,229	4,445 ± 0,191	4,826
<i>S. russowii</i>	27,140 ± 1,719	88,54	2,0	4,5	7,0	3,504	4,474 ± 0,104	5,734
<i>S. subsecundum</i>	18,007 ± 0,572	93,12	3,0	5,0	7,0	3,199	4,539 ± 0,145	5,525
<i>S. palustre</i>	27,333 ± 13,333	93,94	3,0	4,5	6,0	4,518	4,576 ± 0,042	4,658
<i>S. centrale</i>	29,216 ± 0,896	89,52	3,0	5,0	7,0	3,348	4,597 ± 0,023	6,107
<i>S. teres</i>	25,816 ± 1,033	92,43	3,0	5,0	7,0	4,113	4,663 ± 0,063	5,648
<i>S. flexuosum</i>	15,083 ± 0,659	87,42				3,348	4,704 ± 0,150	6,062
<i>S. wulfianum</i>	40,786 ± 4,197	83,78	1,0	4,0	7,0	3,919	4,766 ± 0,108	5,305
<i>S. girgensohnii</i>	39,486 ± 2,241	84,11	1,0	4,0	7,0	4,289	4,767 ± 0,084	5,579
<i>S. fimbriatum</i>	31,158 ± 2,681	85,95	1,0	3,0	5,0	4,045	5,003 ± 0,102	5,836
<i>S. plathyphyllum</i>	16,292 ± 1,135	91,88	3,0	7,0	11,0	3,348	5,144 ± 0,142	5,525
<i>S. squarrosum</i>	38,243 ± 1,162	85,22	3,0	6,0	9,0	3,857	5,196 ± 0,062	6,208

Однако необходимо помнить, что шкала Д.Н. Цыганова является амплитудной и в качестве оригинальных оптимумов в таблице приведены медианы. Как уже было сказано ранее, наши расчетные данные для *S. aongstroemii* и *S. lenense* требуют уточнений. Но при этом следует учесть, что полученные на данный момент результаты, по всем трем шкалам для *S. lenense*, определяют его в одну и ту же экологическую группу мезоолиготрофитов. В эту же группу из всех исследуемых, по расчетным данным шкалы Д.Н. Цыганова, входят еще 16 сфагновых мхов, а 12 являются мезотрофитами.

Шкала Д.Н. Цыганова, является наиболее полной не только для сфагновых мхов (табл. 3), но и для других видов, зарегистрированных в наших описаниях [19]. Средний процент таксонов, имеющих статусы по шкалам, от общего числа таксонов, зарегистрированных в описаниях, составил для шкалы Л.Г. Раменского 81,27%, для шкалы И.А. Цаценкина – 87,81%, для шкалы Д.Н. Цыганова – 90,97%, при этом нигде в единичных описаниях не опускается 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 274, 358 и 370 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 «бедную» оценку местообитаний. Корреляция (коэффициент линейной корреляции Пирсона, все значения достоверны при $p < 0,05$) расчетных оптимумов по Л.Г. Раменскому со шкалами И.А. Цаценкина и Д.Н. Цыганова составила +0,72 и +0,86 соответственно, тогда как корреляция двух последних шкал между собой +0,79. Конечно, следует с осторожностью подходить к прямому сравнению даже нормированных значений оптимумов, т.к. шкалы не являются линейными и имеют различную чувствительность в середине и на краях градиента трофности [19]. Сравнение же абсолютных значений возможно только для шкал с равным числом градаций, в нашем случае для шкал Л.Г. Раменского и И.А. Цаценкина. Показателен сходный характер результатов ранжирования (см. табл. 1–3) расчетных значений оптимумов по всем трем шкалам, хотя согласованность несколько ниже по сравнению с фактором увлажнения [8].

Полученные различия оригинальных и расчетных статусов (минимум, оптимум и максимум) по градиенту трофности можно считать вполне ожидаемыми, поскольку используемые шкалы разрабатывались для иных модельных территорий, а вследствие смены макроклиматических условий возможны изменения экологических предпочтений растений. 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 амплитуд видов, зарегистрированных

в обработанных нами описаниях, должны простираться далее по направлению к краям градиента трофности. Так, средняя доля всего градиента увлажнения, занятого сфагнами по шкале Л.И. Раменского, составила 19,65% (оригинальные значения) и 22,26% (новые значения), по шкале И.А. Цаценкина – 22,32% и 13,28%, по шкале Д.Н. Цыганова 28,21% и 15,52% соответственно. Налицо развитие выявленной в предыдущей статье тенденции, характерной для изменения амплитуд по фактору увлажнения [8]. Расширение расчетных амплитуд по трофности по шкале Л.И. Раменского, возможно, объясняется характером модельной выборки, использованной этим автором. Детальная характеристика модельного

набора описаний растительности в его работе [14], однако исходя из основной цели разработки этих шкал («оценка кормовых угодий по растительному покрову») можно предполагать, что при разработке шкал было использовано лишь ограниченное число описаний олиготрофной болотной растительности. Изменение расчетных амплитуд по градиенту трофности относительно оригинальных может быть также объяснено ограничительным действием других экологических факторов в условиях Западно-Сибирской равнины.

Модуль градиентного анализа системы IBIS позволяет оценивать сдвиги статусов в двух форматах: в абсолютных значениях и долях единицы (табл. 4).

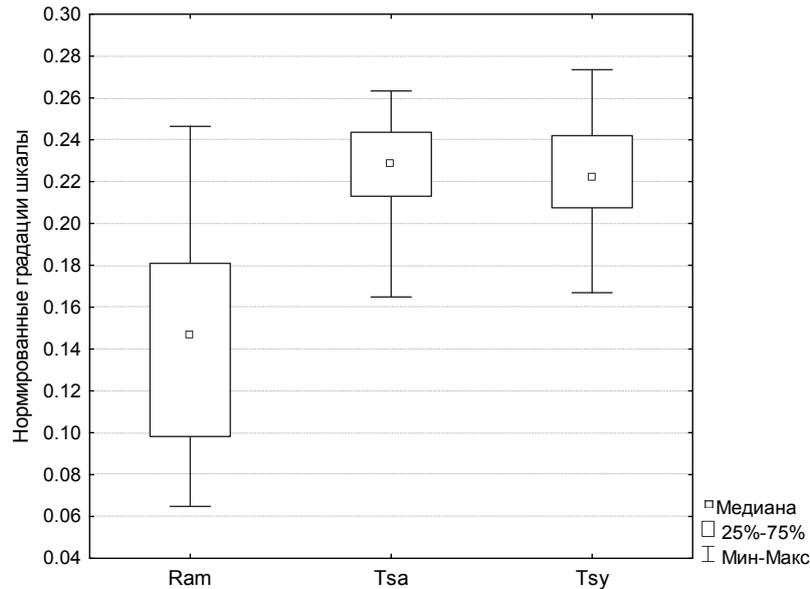


Рис. 1. Распределение 29 видов рода *Sphagnum*: расчетные нормированные оптимумы по фактору трофности для шкал Л.И. Раменского (Ram), И.А. Цаценкина (Tsa), Д.Н. Цыганова (Tsy)

Таблица 4

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 степенях	в %	в степенях	в %	в степенях	в %
<i>S. angustifolium</i>	0,946	3,153	1,255	4,183	0,144	0,758
<i>S. balticum</i>	0,443	1,477	0,455	1,517	0,104	0,547
<i>S. fallax</i>	0,765	2,550	1,306	4,353	0,140	0,737
<i>S. fuscum</i>	0,703	2,343	1,483	4,943	0,631	3,321
<i>S. girgensohnii</i>	1,583	5,277	1,151	3,837	0,767	4,037
<i>S. centrale</i>	-0,096	-0,320			-0,403	-2,121
<i>S. jensenii</i>			-0,004	-0,013	-0,026	-0,137
<i>S. russowii</i>	-0,390	-1,300	-0,209	-0,697	-0,026	-0,137
<i>S. aongstroemii</i>			1,652	5,507		
<i>S. fimbriatum</i>			2,793	9,310	2,003	10,542
<i>S. flexuosum</i>			1,338	4,460		
<i>S. lenense</i>			0,890	2,967		
<i>S. majus</i>	0,410	1,367			0,672	3,537
<i>S. palustre</i>					0,076	0,400
<i>S. riparium</i>			0,440	1,467	0,222	1,168
<i>S. wulfianum</i>					0,766	4,032
<i>S. capillifolium</i>	-0,258	-0,860	1,282	4,273	0,403	2,121
<i>S. compactum</i>			0,446	1,487	-0,646	-3,400
<i>S. contortum</i>	-0,565	-1,883			0,276	1,453
<i>S. magellanicum</i>	0,897	2,990	-0,496	-1,653	0,127	0,668
<i>S. obtusum</i>	-0,571	-1,903	0,350	1,167	0,216	1,137
<i>S. papillosum</i>	-0,013	-0,043	-0,149	-0,497	0,346	1,821
<i>S. plathyphyllum</i>	-0,108	-0,360	2,777	9,257	-1,856	-9,768
<i>S. rubellum</i>	0,009	0,030	-1,491	-4,970	0,533	2,805
<i>S. squarrosom</i>	0,686	2,287	0,900	3,000	-0,804	-4,232
<i>S. subsecundum</i>	-0,573	-1,910	0,854	2,847	-0,461	-2,426
<i>S. teres</i>	-0,781	-2,603	0,407	1,357	-0,337	-1,774
<i>S. warnstorffii</i>	-0,077	-0,257	1,721	5,737	0,907	4,774

Проводя анализ тенденций сдвигов, можно отметить, что для 5 видов (*S. angustifolium*, *S. balticum*, *S. fallax*, *S. fuscum* и *S. girgensohnii*) расчетные данные с использованием всех трех экологических шкал сместились в одном направлении: в сторону увеличения трофности. Сдвиги по ряду видов можно оценить, рассматривая только результаты одной или двух шкал, т.к. по другим шкалам нет оригинальных данных авторов. По двум шкалам определен статус большого минерального питания для 3 видов (*S. fimbriatum*, *S. majus* и *S. riparium*), по одной шкале – для 5 (*S. aongstroemii*, *S. flexuosum*, *S. lenense*, *S. palustre* и *S. wulfianum*). Только у 3 сфагнов (*S. centrale*, *S. jensenii* и *S. russowii*) расчетные статусы сдвинулись в сторону уменьшения трофности.

Для 10 видов (*S. capillifolium*, *S. magellanicum*, *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. plathyphyllum*, *S. rubellum*, *S. squarrosum*, *S. subsecundum*, *S. teres* и *S. warnstorffii*) сдвиги произошли в разных направлениях. Так статус *S. plathyphyllum* имеет значительный сдвиг (2,78 ступени, или 9,26%) в сторону увеличения трофности по шкале И.А. Цаценкина, по шкале Д.Н. Цыганова почти такое же по значению смещение произошло в другую сторону (–1,86 ступени, или –9,77%), по Л.Г. Раменскому оптимум сдвинулся на небольшую величину (–0,11 ступени, или

–0,36%). При этом данный вид, по расчетным данным всех трех шкал, относится к одной экологической группе мезотрофитов, в то время как оригинальные данные авторов определяли его представителем трех разных групп. Для *S. squarrosum* сдвиги получились противоречивыми, но не столь значительными, и в результате по всем шкалам он остается в группе мезотрофитов. Разнонаправленные сдвиги оптимумов *S. contortum* и *S. compactum*, относительно имеющихся оригинальных по двум шкалам, сводят их в одну группу мезоолиготрофитов.

Для 7 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 [21]). Расчеты сделаны по 25 описаниям, которые выбраны программой из базы данных случайным образом в трех повторностях для каждого мха. *S. balticum* имеет практически неизменные статусы во всех трех растительных подзонах по трем шкалам (наибольший сдвиг 0,4 ступени) и относится к свите олиготрофитов (рис. 2).

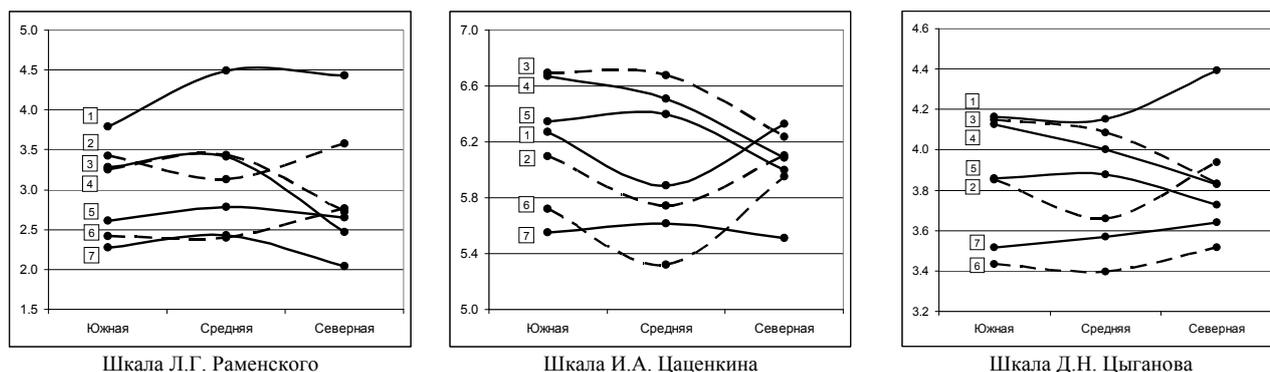


Рис. 2. Изменение отношения 7 видов рода *Sphagnum* к фактору трофности в трех таежных подзонах на территории Западно-Сибирской равнины: 1 – *S. fallax*; 2 – *S. jensenii*; 3 – *S. angustifolium*; 4 – *S. magellanicum*; 5 – *S. fuscum*; 6 – *S. papillosum*; 7 – *S. balticum*; шкалы трофности оцифрованы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

Однако по шкале Л.Г. Раменского *S. balticum* является представителем экологической группы ортоолиготрофитов, а по двум другим шкалам – это мезоолиготрофит. *S. angustifolium* и *S. magellanicum* имеют по всем шкалам очень близкие графики, которые показывают уменьшение их трофности на севере. При этом по шкалам Л.Г. Раменского и Д.Н. Цыганова эти два вида на всей исследуемой территории принадлежат к свите олиготрофитов, а по И.А. Цаценкину в южной и средней тайге они относятся к более требовательным мезотрофитам и лишь в северной переходят в олиготрофиты. У *S. fuscum* меняются оптимумы по трофности в пределах одной ступени, и он никогда не покидает границы одной экологической группы (по Л.Г. Раменскому – это ортоолиготрофит, по Д.Н. Цыганову и И.А. Цаценкину – мезоолиготрофит) и является типичным представителем свиты олиготрофитов. В средней тайге вид находится в условиях относительно лучшего питания, на севере оно остается примерно на том же уровне (по шкале Л.Г. Раменского) или немного ухудшается. *S. papillosum*

имеет примерно одинаковую направленность графика по трем шкалам с минимальным минеральным питанием в средней тайге, никогда не покидая пределы свиты олиготрофитов. Но по Л.Г. Раменскому он обитает на крайне бедных субстратах (ортоолиготрофит), а по остальным шкалам требует немного большего питания (мезоолиготрофит). Топяные сфагновые мхи *S. fallax* и *S. jensenii* изменяются практически параллельно по шкалам Д.Н. Цыганова и И.А. Цаценкина, имея минимум в средней, а максимум в северной тайге. *S. jensenii* и по Л.Г. Раменскому имеет такую же картину, а вот у *S. fallax* по этой шкале максимум находится в средней тайге, хотя следует учесть, что изменения трофности происходят в пределах одной ступени. Оба вида из свиты олиготрофитов, группы мезоолиготрофитов, при этом *S. fallax* всегда остается более требовательным к минеральному питанию, а *S. jensenii*, по Л.Г. Раменскому, в южной и средней тайге попадает даже на границу беднейшей экологической группы ортоолиготрофитов. Таким образом, рямовые мхи (*S. angustifolium*, *S. fuscum* и

S. magellanicum) имеют тенденцию к уменьшению трофности с юга на север, иногда с незначительным улучшением минерального питания в средней тайге. Такое поведение этих растений совпадает с условиями их увлажнения на исследуемой территории [8]. Напротив, топяные виды (*S. balticum*, *S. fallax*, *S. jenseni* и *S. papillosum*) в средней тайге имеют наименьшие требования к условиям питания, или они практически не реагируют на изменение растительной подзоны. При этом более наглядную картину дают шкалы Д.Н. Цыганова и И.А. Цаценкина. Полученные по Л.Г. Раменскому графики изменения отношения к фактору трофности у *S. fallax* и *S. balticum* сходны с графиками рямовых видов. Однако максимальная разница между статусами по подзонам всего 0,95 ступени (у *S. magellanicum* по шкале Л.Г. Раменского, что составляет 4,1% градиента шкалы, для других изученных мхов и шкал разница значительно меньше). Такое смещение нельзя считать существенным (выборочное попарное сравнение значений по подзонам с помощью *t*-критерия Стьюдента не показало достоверных отличий на 5%-м уровне значимости для большинства видов), а значит, следует говорить лишь о тенденциях изменения трофности, хотя и выявленных на массовом материале, а также об отсутствии прямой зависимости условий минерального питания сфагновых мхов от широтного положения в пределах таежной зоны.

Таким образом, в результате исследований для 29 видов рода *Sphagnum* приведены уточненные региональные фитоиндикационные статусы по экологическим шкалам трофности Л.Г. Раменского, И.А. Цаценкина и Д.Н. Цыганова. Для 13 видов данные получены впервые хотя бы по одной из трех шкал. *Sphagnum lindbergii* ранее вообще не был определен на градиенте трофности. Наиболее «бедную» оценку местообитаний исследуемых рас-

тений мы получили, используя шкалу Л.Г. Раменского: 9 видов сфагновых мхов относятся к экологической группе ортоолиготрофитов, 16 – к мезоолиготрофитам и 4 – к мезотрофитам. Тогда как расчетные данные по шкале И.А. Цаценкина и Д.Н. Цыганова распределяют сфагны только по двум группам: мезоолиготрофитов и мезотрофитов (9+20 и 17+12 соответственно). При этом все исследуемые виды рода *Sphagnum* входят в две экологические свиты: олиготрофитов и мезотрофитов. Учитывая расчетные границы толерантности мест обитания мхов, в условиях евтрофного питания могут расти 4 вида: максимальный статус *S. fimbriatum*, *S. squarrosum*, *S. teres* (по шкале И.А. Цаценкина) и *S. fallax* (по шкале Л.Г. Раменского и Д.Н. Цыганова) соответствует группе мезоэтрофитов свиты мегатрофитов. Однако сдвиг расчетных оптимумов относительно оригинальных значений часто осуществлялся в сторону увеличения трофности видов. Только для *S. russowii* расчетные статусы сдвинулись в сторону уменьшения трофности по всем трем шкалам, и для 6 видов (*S. centrale*, *S. jenseni*, *S. papillosum*, *S. plathyphyllum*, *S. subsecundum*, *S. teres*) сдвиг в этом направлении произошел по двум шкалам.

Кроме того, проанализировано поведение 7 наиболее распространенных видов сфагновых мхов в отношении фактора трофности в трех широтных подзонах лесной зоны Западно-Сибирской равнины. Прямой зависимости уровня минерального питания сфагновых мхов от подзоны не выявлено. Есть лишь свидетельство того, что рямовые виды *S. angustifolium*, *S. fuscum* и *S. magellanicum* имеют тенденцию к уменьшению трофности с юга на север, иногда с незначительным улучшением минерального питания в средней тайге. При этом наиболее наглядную картину дают шкалы Д.Н. Цыганова и И.А. Цаценкина.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кац Н.Я., Нейштадт М.И. Болота // Западная Сибирь. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 230–249.
2. Кац Н.Я. Болота земного шара. М.: Наука, 1971. 295 с.
3. Романова Е.А. Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим. Л.: Гидрометеоздат, 1976. С. 19–46.
4. Романова Е.А. Некоторые морфологические характеристики олиготрофных болотных ландшафтов Западно-Сибирской низменности как основа их типологии и районирования // Природа болот и методы их исследований. Л.: Наука, 1967. С. 63–67.
5. Лисс О.Л., Березина Н.А. Болота Западно-Сибирской равнины. М.: Изд-во МГУ, 1981. 205 с.
6. Смоляницкий Л.Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 9. С. 1262–1272.
7. Горожанкина С.М., Константинов В.Д. Экология растений гидроморфных местообитаний в приенисейской Сибири // Экология. 1999. № 4. С. 276–282.
8. Бабешина Л.Г., Зверев А.А. Оценка условий местообитаний сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины: фактор увлажнения // Вестник Томского государственного университета. 2010. № 331. С. 185–192.
9. Смоляницкий Л.Я. Исследование некоторых особенностей водного обмена сфагнума в связи с малой реакцией верховых болот на осушение // Лесной журнал. 1971. № 4. С. 12–19.
10. Храмов А.А., Валуцкий В.И. Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васюганья. Новосибирск: Наука, 1977. С. 40–61.
11. Львов Ю.А. К экологии сфагновых мхов Томской области // Проблемы экологии. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. Т. 3. С. 91–98.
12. Мульдьяров Е.Я. К экологии сфагновых мхов Томской области // Чтения памяти Ю.А. Львова: Материалы II Межрегион. экологич. конф. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1998. С. 23–24.
13. Бабешина Л.Г., Дмитрук В.Н., Дмитрук С.Е. Экологические группы сфагновых мхов Томской области // Доклады ТУСУРа. Томск: Изд-во Том. гос. ун-та систем управления и радиоэлектроники, 2004. № 1(9). С. 61–63.
14. Раменский Л.Г., Цаценкин И.И., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
15. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
16. Прокотьев Е.П. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы): Учебник для биологических факультетов вузов. Томск: Томский государственный университет, 2001. 340 с.
17. 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.
18. Ценофонд лесов Европейской России: характеристика экологических шкал. Режим доступа: <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm>
19. Зверев А.А., Бабешина Л.Г. Оценка экологических условий местообитаний мхов рода *Sphagnum* Западно-Сибирской равнины по ведущим экологическим факторам: Материалы и методические подходы // Вестник Томского государственного университета. 2009. № 325. С. 167–175.
20. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
21. Горожанкина С.М., Константинов В.Д. География тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. 190 с.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 6 мая 2010 г.