

БИОЛОГИЯ

УДК 581.5; 574.21

А.А. Зверев, Л.Г. Бабешина

ОЦЕНКА УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЙ СФАГНОВЫХ МХОВ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ ПО ВЕДУЩИМ ЭКОЛОГИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ: ОБЪЕКТЫ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ

В первой из серии статей дается краткое введение в проблему использования экологических шкал для фитоиндикации условий среды. Обосновываются преимущества получения синэкологических статусов местообитаний с использованием амплитуд толерантности и обилия таксонов, а также с учетом маркера неполноты их данных по конкретным шкалам. Анализируются видовой состав и характер распространения 32 видов рода сфагнум на территории Западной Сибири. Приводится характеристика массива из 1839 геоботанических описаний, использованных для расчета региональных статусов сфагновых мхов по шкалам увлажнения и трофности почв.

Ключевые слова: фитоиндикация; экологические шкалы; сфагновые мхи; Западная Сибирь; информационная система IBIS.

Использование экологических шкал для фитоиндикации условий среды

Одна из сложных проблем современной фитоценологии и синэкологии при изучении растительного покрова – учет и оценка роли важнейших факторов среды, влияющих на его развитие и приводящих к формированию сообществ определенного облика и строения, как результат различий в экологических предпочтениях конкретных видов растений.

Использование растений в качестве индикаторов условий местообитаний вместо прямых измерений физических или химических параметров среды имеет несколько важных преимуществ: 1) экономит время и средства на проведение исследований; 2) дает интегральную, сглаженную по времени (усредняются суточные, сезонные и многолетние флуктуации) оценку абиотических параметров; 3) дает возможность в ряде случаев провести ретроспективный анализ изменения условий среды (например, при использовании палеопалинологических материалов или данных о флористическом составе торфяных залежей); 4) позволяет оценить комплексные непрямые факторы, не поддающиеся прямому инструментальному измерению (например, степень антропогенной трансформации местообитаний).

Определение точных амплитуд и оптимумов каждого вида по большинству факторов требует трудоемких аутэкологических исследований. Однако, разбивая факторы на некоторое количество градаций, представляя их в виде ранжированного по возрастанию ряда и используя приемы непрямого ординации сообществ, возможно рассчитать синэкологические значения, выражающие отношение конкретных видов к изучаемым факторам среды, что дает возможность построить экологические шкалы [1, 2]. Каждой градации, или ступени, экологической шкалы соответствует определенный уровень напряженности экологического фактора.

Известно более 25 опубликованных экологических шкал [3]. Набор факторов, для которых определяются предпочтения растений, а также количество выделяемых градаций различаются у разных авторов.

По характеру предоставляемой информации все шкалы можно разделить на три базовых типа: *оптимумные*

шкалы, когда для каждого вида указывается только точка экологического оптимума (шкалы многих западноевропейских авторов, например Р. Хундта [4], Э. Ландольта [5], Г. Эллэнберга [6], из поздних отечественных работ – шкалы А.Ю. Королюка [7], Н.Г. Ильминских [8]; *амплитудные* (или медианные) шкалы, где указываются пределы толерантности вида (шкалы Д.Н. Цыганова [9], Д. Франка и С. Клотца [10]), за точку оптимума при этом принимается медиана; *амплитудно-оптимумные*, наиболее информативные, при этом амплитуды толерантности указываются для градаций обилия или проективного покрытия, а точка оптимума может не совпадать с медианой при наименьшем обилии, показывая асимметричное распределение (шкалы Л.Г. Раменского с соавт. [11], И.А. Цаценкина [12], И.А. Цаценкина с соавт. [13, 14], а также В.П. Селедца [15, 16]).

В практике отечественной ботаники и экологии наиболее востребованы вышеупомянутые стандартные экологические шкалы Л.Г. Раменского [11] и Д.Н. Цыганова [9] для европейской части России, И.А. Цаценкина для Сибири [13, 14]. Чаще в фитоиндикационных исследованиях используются экологические шкалы по факторам увлажнения и богатства почв, поскольку не вызывает сомнения их ведущая роль в определении состава фитоценозов. *Статусы*¹ таксонов по этим факторам определены практически у всех авторов, причем на градиенте по данным факторам различается обычно максимальное число градаций.

Существуют известные трудности в применении экологических шкал. Например, информация об экологических предпочтениях для части таксонов, входящих в сообщество, отсутствует. При обработке материалов, территориально отличающихся от данных, использованных для создания этих шкал, происходит смещение амплитуд и оптимумов из-за экологической вариабельности видов [17–22]. П.С. Широких и В.Б. Мартыненко [23] сравнивали результаты, полученные с помощью шкал по одинаковым факторам, составленных различными авторами. К. Тер Браак и Н. Греммен [24] использовали два подхода (метод взвешенного среднего и метод максимального подобия) для установления точек оптимума и амплитуд для «индифферентных» видов по шкале увлажнения Г. Эллэнберга [6], а также пришли к выводу о необходи-

мости обязательного учета взаимодействия разных факторов при вычислении индикаторных значений видов. Известны работы, посвященные коррекции существующих экологических шкал и дополнению их значениями по новым видам [1, 7, 25–29]. Обычно такие исследования требуют трудоемкой ручной обработки или написания отдельных компьютерных программ.

Целью нашего исследования является выявление предпочтений видов сфагновых мхов по ведущим экологическим факторам для оценки параметров местообитаний сфагновых мхов в условиях Западно-Сибирской равнины.

Объекты исследования

Сфагновый мох (сфагнум, торфяной мох) – *Sphagnum* L. относится к листостебельным мхам и является единственным родом семейства Sphagnaceae, насчитывающим по разным оценкам от 150 до 250 видов. Он распространен от гор тропиков до арктической и субарктической зоны. Особенно широко род представлен в умеренных широтах Северного полушария, где на больших пространствах образует растительность верховых болот. Заболоченная территория Западно-Сибирской равнины оценивается примерно в 100 млн га. На ней расположены

крупнейшие в мире торфяные болота, в том числе Большое Васюганское, занимающее значительную часть Обь-Иртышского водораздела и имеющее площадь около 5,4 млн га. По площади это самое крупное болото в мире. Основу болотного покрова образуют олиготрофные сфагновые ассоциации. Эдификаторами этих сообществ являются сфагновые мхи. Очень часто эти растения образуют сплошной сфагновый ковер и выступают также в качестве доминантов. Поэтому исследование видов рода *Sphagnum* в качестве индикаторов болотных сообществ Западно-Сибирской равнины является актуальным.

Видовой состав сфагновых мхов на исследуемой территории представлен 32 видами. Номенклатура дана по последнему чек-листу М.С. Игнатова с соавт. [30]. Принадлежность к секциям приводится по Флоре мхов средней части европейской России [31]. Виды отличаются по условиям произрастания, характеру распространения и относятся к 8 секциям (табл. 1). Частоту встречаемости видов мы оценивали следующим образом: «часто» – вид встретился более чем в 50 описаниях, «нередко» – число описаний с этим видом – 11–50, «редко» – число описаний 6–10, «единично» – вид встретился в 1–5 описаниях. При единичных встречах вида при характеристике распространения указывали приуроченность к южным или северным участкам исследуемой территории.

Т а б л и ц а 1

Видовой состав сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины

Вид рода <i>Sphagnum</i>	Характер встречаемости на территории	Секция
<i>S. magellanicum</i> Brid.	Часто. Обычен по всей территории	<i>Sphagnum</i> (<i>Palustria</i> C. Jens.)
<i>S. papillosum</i> Lindb.	Часто. Спорадически по всей территории	
<i>S. centrale</i> C. Jens.	Часто. Обычен по всей территории	
<i>S. palustre</i> L.	Единично. Преимущественно на юге	
<i>S. compactum</i> Lam. & DC.	Нередко. Спорадически по всей территории	<i>Rigida</i> (Lindb.) Schlieph.
<i>S. fimbriatum</i> Wilson	Нередко. Спорадически по всей территории	<i>Acutifolia</i> Wils.
<i>S. girgensohnii</i> Russow	Нередко. Обычен по всей территории	
<i>S. russowii</i> Warnst.	Нередко. Обычен по всей территории	
<i>S. fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.	Часто. Обычен по всей территории	
<i>S. warnstorffii</i> Russ.	Часто. Обычен по всей территории	
<i>S. rubellum</i> Wils.	Единично. Преимущественно на севере.	
<i>S. capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	Нередко. Спорадически по всей территории	
<i>S. subnitens</i> Warnst.	Единично. Преимущественно на юге	
<i>S. squarrosum</i> Crome	Часто. Обычен по всей территории	<i>Squarrosa</i> (Russ.) Schimp.
<i>S. teres</i> (Schimp.) Ångstr.	Нередко. Преимущественно на юге	<i>Polyclada</i> (C. Jens.) Horell
<i>S. wulfianum</i> Girg.	Редко. Спорадически по всей территории	
<i>S. lindbergii</i> Schimp.	Часто. Преимущественно на севере	<i>Cuspidata</i> (Lindb.) Schlieph
<i>S. riparium</i> Ångstr.	Нередко. Спорадически по всей территории	
<i>S. fallax</i> (H. Klinggr.) H. Klinggr.	Часто. Обычен по всей территории	
<i>S. flexuosum</i> Dozy et Molk.	Нередко. Спорадически по всей территории	
<i>S. angustifolium</i> (C. Jens. ex Russ.) C. Jens.	Часто. Обычен по всей территории	
<i>S. balticum</i> (Russow) C. Jens.	Часто. Обычен по всей территории, чаще на севере	
<i>S. lenense</i> H. Lindb. ex Savicz	Редко. Исключительно на севере	
<i>S. jensenii</i> H. Lindb.	Часто. Спорадически по всей территории, чаще на севере	
<i>S. majus</i> (Russow) C. Jens.	Часто. Обычен по всей территории	
<i>S. obtusum</i> Warnst.	Часто. Преимущественно на юге	
<i>S. annulatum</i> H. Lindb. ex Warnst.	Единично. Преимущественно на юге	
<i>S. cuspidatum</i> Ehrh ex Hoffm.	Единично. Преимущественно на юге	
<i>S. plathyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst.	Нередко. Преимущественно на юге	<i>Subsecunda</i> (Lindb.) Schlieph
<i>S. subsecundum</i> Ness	Часто. Спорадически по всей территории	
<i>S. contortum</i> Schultz	Редко	
<i>S. aongstroemii</i> Hartm.	Единично. Преимущественно на севере	<i>Insulosa</i> Isov.

Наиболее часто встречаются 11 видов. Это *S. balticum*, *S. lindbergii*, *S. fallax*, *S. angustifolium*, и *S. majus*, относящиеся к секции *Cuspidata*, три представителя секции *Sphagnum*: *S. papillosum*, *S. magellanicum*, *S. Centrale*, два из секции *Acutifolia*: *S. fuscum* и *S. Warnstorffii*, а также

единственный вид из секции *Squarrosa*: *S. squarrosum*. Именно для них приведем краткую характеристику. *Sphagnum fuscum* – сфагнум бурый. Крайний олиготроф, способный не только существовать, но и процветать из-за отсутствия конкуренции со стороны других видов исклю-

чительно при атмосферном водно-минеральном режиме питания. Является эдификатором сосново-кустарничково-сфагнового сообщества (ряма). Сфагнум бурый образует плотную дерновину, которая насчитывает от 600 до 1200 головок на один кв. дм. Она окрашена в бурый цвет [32]. Отмершая часть *S. fuscum* на глубине от 25 до 50 см постепенно уплотняется и превращается в фускум-торф, который почти всегда на 80–100% состоит из его остатков. Он имеет низкую степень разложения (до 15%) и зольность (1,5–3,0%). Пласты фускум-торфа в рямах средней и южной тайги достигают от 2,5–3,0 м, а в отдельных случаях 7,0–9,0 м [33].

Sphagnum magellanicum – сфагнум магелланский. Крупный мох, экологически близкий к предыдущему виду, часто образует с ним смешанную дерновину, особенно в отрицательных формах рельефа, сырых плоских межкочьях и на низких кочках. В рямах во влажные периоды климатических колебаний он активно прогрессирует и может полностью вытеснять сфагнум бурый. Дерновина указанного сфагнового мха всегда окрашена в красно-фиолетовые тона, довольно рыхлая (от 100 до 150 головок на один кв. дм), легко распадающаяся на отдельные крупные дерновинки. Отмирающая нижняя часть сфагнома магелланского образует магелланикум-торф, встречающийся гораздо реже и пластами меньшей толщины, чем фускум-торф. Однако он участвует в сложении торфяных залежей во всех ботанико-географических зонах Западной Сибири и по встречаемости занимает второе место после фускум-торфа.

Sphagnum angustifolium – сфагнум узколистный. Дерновина указанного вида напоминает дерновину сфагнома бурого, но она всегда более рыхлая (от 150 до 300 головок на один кв. дм), окрашена в зеленый цвет. Типичное местообитание – рослый рям. Растет на олиготрофных и мезотрофных болотах, как на открытых, так и на облесенных. Этот вид формирует ангустифолиум-торф, который отличается слоями небольшой мощности и обычно встречается в отложениях террас и водоразделов с поверхности до глубины 1,5–2,0 м.

Sphagnum balticum – сфагнум балтийский. Дерновина рыхлая: от 200 до 300 головок на один кв. дм, желтовато-бурого или соломенно-желтого цвета. Выступает в качестве эдификатора в мочажинах и топях верховых комплексных болот. После отмирания образуется балтикум-торф или входит в состав многокомпонентного мочажинного торфа. Эти виды торфов располагаются пластами до глубины 1,0–2,0 м от поверхности. В редких случаях мощность пласта достигает 4,5–4,6 м.

Sphagnum majus – сфагнум большой. Является эдификатором в мочажинах верховых комплексных болот, может образовывать водные формы в болотных озерах. Его остатки, обычно вместе с предыдущим видом, входят в состав мочажинного торфа.

Sphagnum papillosum – сфагнум папиллозный. Растения желтоватые до коричнево-бурых. Дерновина достаточно плотная: от 100 до 300 головок на один кв. дм. Растет большей частью в обводненных мочажинах, на топях по берегам болотных озер. Его остатки входят в состав мочажинного торфа и реже образуют папиллозум-торф.

Sphagnum lindbergii – сфагнум Линдберга. Растения крупные ярко-желто-оранжевые до ржаво-бурых, реже грязно-зеленые. Дерновина рыхлая или несколько уплотненная

(140–200 дерновинок на 1 кв. дм). Растет в сильно обводненных топях в пределах олиготрофных болотных массивов. Может участвовать в образовании мочажинного торфа.

Sphagnum fallax – сфагнум обманчивый. Растения довольно крупные, бледно- или желто-зеленые до буроватых. Дерновина достаточно густая (от 100 до 210 головок на один кв. дм), низкая и жестковатая. Один из наиболее частых топяных видов, доминирующий на небольших открытых сфагновых болотах переходного и верхового типа. Обычно принимает участие в формировании мочажинного торфа.

Sphagnum centrale – сфагнум центральный. Доминирует на кочках и микроповышениях низинных и переходных болот, sporadически встречается на приствольных повышениях в заболоченных лесах и сограх. Дерновина рыхлая, обычно до 50 головок на 1 кв. дм. Его остатки часто входят в состав древесно-сфагнового торфа.

Sphagnum warnstorffii – сфагнум Варнсторфа. Встречается в покрове сырых и заболоченных лесов. Доминирует по невысоким кочкам в гипновых топях. Нередок в моховом покрове низинных и переходных болот. Образует рыхлую дернину с малым количеством головок на единицу площади (от 35 до 100 на квадратный дециметр). Обычно принимает участие в формировании древесно-сфагнового торфа.

Sphagnum squarrosum – сфагнум оттопыренный. Его рыхлая дерновина насчитывает около 80 особей на квадратный дециметр. Встречается вид в сырых и заболоченных лесах, обычен по сырым межкочьям на низинных болотах. Нередко произрастает совместно со *S. warnstorffii*. Его остатки часто входят в состав древесно-сфагнового торфа.

Материалы и методы

Материалом для настоящего исследования послужила выборка из 1839 полных геоботанических описаний гидроморфной растительности, полученных большим коллективом ботаников преимущественно в ходе выполнения международного проекта по гранту фонда Darwin Initiative «Bogs of Tomsk Province: Inventory, Assessment and Biodiversity Action Plan» под руководством Sausan Shaw (университет г. Шеффилд, Великобритания) и Е.Д. Лапишиной (Югорский государственный университет, г. Ханты-Мансийск, Россия) [34] с привлечением материалов других авторов и литературных данных по изучаемой территории. Описания выполнены по методике школы Ж. Браун-Бланке, в большинстве описаний учитывались не только виды сосудистых растений и мхи-доминанты, но также выявлялся полный список листостебельных мхов, печеночников и лишайников: среднее число регистраций таксонов на одно описание без учета распределения по ярусам по всей выборке составило $23,59 \pm 0,46$ (здесь и далее по тексту, а также в табл. 2 средние арифметические значения приводятся со стандартной ошибкой среднего). Колебания весьма значительны: от 7–10 видов в олиготрофных топях до 90–100 в пойменных заболоченных лесах (сограх).

Описания организованы в базу данных с помощью интегрированной ботанической информационной системы IBIS v.6.0 [35], в ней же были подготовлены выборки описаний для каждого вида сфагнового мха (табл. 2). Таксоны

в табл. 2 приведены в порядке убывания объема выборки. Три отсутствующих в таблице вида (*S. annulatum*, *S. subnitens* и *S. cuspidatum*), зарегистрированные менее чем в 3 описаниях, исключены из дальнейшего анализа. Для остальных видов было создано два набора описаний: в первую выборку вошли все описания, в которых был представлен данный вид, во вторую – описания, где вид зарегистрирован с массовым обилием/покрытием (26 и более процентов, была использована аппроксимация баллов

шкалы Ж. Браун-Бланке процентами покрытия). Первая выборка использовалась для вычисления экологической амплитуды вида (по крайним фитоценотическим средним), вторая – для калькуляции точки оптимума. Для видов, не встреченных массовым обилием в достаточном числе описаний (5 и менее), в качестве второй выборки использовались описания, где вид участвует с обилием 5–25% (в табл. 2 отмечены звездочкой) или все описания (отмечены двумя звездочками).

Таблица 2

Параметры статистических выборок описаний по видам рода *Sphagnum*

Вид рода <i>Sphagnum</i>	Все описания		Описания с массовым обилием (26–100%)	
	Число описаний	Среднее число таксонов в описании	Число описаний	Среднее число таксонов в описании
<i>S. magellanicum</i>	694	19,584 ± 0,438	99	19,404 ± 1,006
<i>S. angustifolium</i>	620	23,013 ± 0,601	203	17,778 ± 0,692
<i>S. warnstorffii</i>	448	45,621 ± 1,057	161	40,050 ± 1,647
<i>S. fuscum</i>	392	20,969 ± 0,588	142	19,894 ± 0,525
<i>S. obtusum</i>	304	19,039 ± 0,607	112	14,125 ± 0,458
<i>S. fallax</i>	303	12,746 ± 0,440	195	10,656 ± 0,372
<i>S. centrale</i>	296	34,291 ± 1,257	64	27,516 ± 1,906
<i>S. balticum</i>	274	12,967 ± 0,298	132	11,811 ± 0,354
<i>S. jenssenii</i>	218	11,651 ± 0,280	54	8,296 ± 0,348
<i>S. squarrosum*</i>	210	46,576 ± 1,622	51	38,000 ± 3,255
<i>S. papillosum</i>	210	12,910 ± 0,225	106	12,915 ± 0,283
<i>S. majus</i>	152	11,125 ± 0,318	58	9,224 ± 0,371
<i>S. subsecundum</i>	136	19,669 ± 0,696	8	18,125 ± 2,531
<i>S. lindbergii</i>	119	10,975 ± 0,389	38	7,921 ± 0,440
<i>S. teres</i>	76	28,158 ± 1,226	13	26,923 ± 2,508
<i>S. riparium</i>	76	12,092 ± 1,093	27	7,593 ± 0,493
<i>S. capillifolium</i>	64	28,656 ± 2,282	6	15,333 ± 1,498
<i>S. russowii</i>	57	32,333 ± 2,477	21	32,905 ± 4,341
<i>S. flexuosum</i>	48	17,375 ± 0,850	14	15,143 ± 0,533
<i>S. fimbriatum*</i>	38	37,789 ± 3,711	18	30,333 ± 2,881
<i>S. contortum*</i>	36	25,028 ± 1,196	6	20,500 ± 1,821
<i>S. girgensohnii</i>	35	48,514 ± 3,209	8	46,125 ± 8,857
<i>S. compactum</i>	30	11,133 ± 0,406	10	11,100 ± 0,379
<i>S. plathyphyllum</i>	24	18,042 ± 1,469	9	19,556 ± 1,464
<i>S. wulfianum**</i>	14	49,286 ± 5,521	14	49,286 ± 5,521
<i>S. lenense**</i>	9	19,667 ± 2,409	9	19,667 ± 2,409
<i>S. rubellum**</i>	4	17,000 ± 2,972	4	17,000 ± 2,972
<i>S. palustre**</i>	3	31,333 ± 17,333	3	31,333 ± 17,333
<i>S. aongstroemii**</i>	3	31,000 ± 18,000	3	31,000 ± 18,000

Мы использовали преимущество системы IBIS – объединение под одной программной оболочкой экстенсивной базы геоботанических описаний и системы управления универсальными градиентными шкалами. Для расчета фитоценологических средних по экологическим шкалам для описаний использовался модуль градиентного анализа, который работает со всеми тремя типами экологических шкал (в данной работе мы использовали амплитудные и амплитудно-оптимумные шкалы). Дальнейшая статистическая обработка проведена в системах IBIS [35] и Statistica for Windows [36].

Для расчетов мы использовали факторы увлажнения и трофности (богатства и засоленности) по шкалам Л.Г. Раменского с соавт. [11], И.А. Цаценкина с соавт. для тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока [14], Д.Н. Цыганова [9] (табл. 3). По фактору увлажнения Л.Г. Раменского часть таксонов (около 100 из 1421 определенных по шкале) имеют параллельные статусы для разных широтных зон; мы использовали условно «северный» вариант (лесная зона, северная и южная части лесной зоны) как наиболее приближенный к условиям территории нашего исследования.

Таблица 3

Параметры экологических шкал

Автор шкал	Фактор	Авторский индекс шкалы	Тип шкалы	Количество градаций (ступеней)
Л.Г. Раменский	Увлажнение	У	АО	120
	Богатство и засоленность почв	БЗ	АО	30
И.А. Цаценкин	Увлажнение	У	АО	120
	Богатство и засоленность почв	БЗ	АО	30
Д.Н. Цыганов	Увлажнение	Нд	А	23
	Трофность	Тг	А	17

Примечание. АО – амплитудная; АО – амплитудно-оптимумная.

Существует несколько вариантов получения средних синэкологических статусов местообитаний с использованием фитоиндикационных шкал. Часть из них использует структурные параметры сообщества, например метод табличных ограничений («метод засечек») Л.Г. Раменского [11; 37. С. 203–216], метод расчета линии минимального экологического конфликта с учетом коэффициентов экологического консенсуса [35, 38, 39]. Другая группа методов основана на усреднении статусов всех таксонов, входящих в описание и определенных по используемой шкале. В данном исследовании мы использовали наиболее точный, по нашему мнению, вариант усреднения – с учетом амплитуд толерантности и обилия (проективного покрытия) каждого таксона:

$$\bar{S} = \frac{\sum_{i=1}^N S_i * A_i * U_i}{\sum_{i=1}^N A_i * U_i},$$

где $\bar{S}$ – синэкологический статус (фитоценоотическое среднее значение) по определенной экологической шкале; S_i – оптимум вида i (медиана для амплитудных шкал, медиана высшего обилия для амплитудно-оптимумных); A_i – индекс толерантности вида, $A_i = 1/(S_{i,max} - S_{i,min} + 1)$, где $S_{i,max}$ – верхняя граница и $S_{i,min}$ – нижняя граница в градациях (A_i всегда равно 1 для оптимумных шкал); U_i – проективное покрытие (обилие) вида i в процентах; N – число видов в описании, имеющих статусы по данной шкале.

Отдельно нужно отметить метод учета доминантов², который реализован в системе IBIS и оценку эффективности которого еще предстоит дать на репрезентативном геоботаническом материале. Существенно то, что при любом варианте экологического счета приходится принимать формальную равномерность шкал (равенство всех градаций на градиенте шкалы), что не соответствует хорошо известному в аутоэкологии растений нелинейному характеру их реакции на изменение факторов среды. Балльные оценки, которыми и являются статусы, выраженные в градациях экологических шкал, с позиций математической статистики нельзя использовать в качестве непрерывных переменных, измеренных в шкале отношений. Поэтому следует с известной осторожностью подходить к прямому сравнению синэкологических статусов, особенно в случае использования шкал с разным количеством градаций, а также использованию параметров изменчивости таких переменных – стандартной ошибки и среднеквадратического отклонения. Выражение числа градаций одной экологической шкалы в долях градаций другой также не позволяет сравнивать абсолютные значения фитоценоотических средних, а дает лишь возможность ординировать сообщества по разным шкалам, используя единый масштаб [23].

Отдавая предпочтение вышеприведенной формуле, мы исходим из предположения о более высокой индикаторной способности стенотопных видов (видов с узкой экологической амплитудой) при условии правильного определения границ при составлении экологических шкал. Однако это выполняется не во всех случаях.

Характерным примером могут служить амплитудно-оптимумные шкалы Л.Г. Раменского [11], особенно факторы аллювиальности и переменности увлажнения местообитаний, для которых типична неполнота данных в определении статусов таксонов. Большая часть видов имеют открытые амплитуды, т.е. известны экологические ограничения растений только с одной стороны на градиенте этих факторов. Использование точек оптимума или границ для более высоких обилий (Л.Г. Раменский использовал 5 градаций для учета обилия видов в сообществах) искусственно сужает их экологическую амплитуду и приводит к появлению «псевдостенотопных» видов, которые способны значительно повлиять на синэкологический статус. Так, на нашем материале включение в экологический счет довольно обычного в наших описаниях гипнового мха *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske (варнсторфия плавающая) изменяет оценку увлажнения местообитаний на 5,25–11,75 ступеней в сторону увеличения (в зависимости от степени участия этого вида в сообществе, а в некоторых описаниях он имеет покрытие более 60%). Причина такого смещения – неполнота данных для данного мха: он определен в шкале увлажнения Л.Г. Раменского (под синонимичным названием *Drepanocladus fluitans* (L.) Warnst.) только одним значением для меньшего обилия, равным 100, которое, вероятно, является правой границей на градиенте (тогда как в шкале увлажнения И.И. Цаценкина с таким же количеством градаций данный вид имеет амплитуду 64–90, а у Д.Н. Цыганова при 23 ступенях – 12–21). Для исключения влияния таких таксонов на расчет фитоценоотических средних в системе IBIS по каждой шкале используется специальный маркер неполноты данных таксонов, который позволяет вывести при необходимости их из анализа, перемещая в группу видов, вообще не имеющих статусов по данной шкале.

Преимущества одновременного учета амплитуд толерантности и обилия видов при экологическом счете можно проиллюстрировать следующим примером (рис. 1). Для наглядности мы приводим построенные в системе IBIS по фактору увлажнения градиентные профили маловидового сообщества (описание растительности (полевой номер 556 min, Лапшина Е.Д., 21.07.1997, Волосистоплодноосоковая (с *Carex lasiocarpa* O. Lang) топь, Томская область, окр. д. Минаявка, периферийная топь крупного болотного массива на террасе) с *Warnstorfia fluitans*. В первом случае (рис. 1, А) параметры толерантности и обилия не учитывались, во втором случае (рис. 1, Б) были учтены. Использована шкала увлажнения Л.Г. Раменского, 12 из входящих в состав сообщества видов имеют статусы по этой шкале, участие видов в сообществе приведено по модифицированной шкале Ж. Браун-Бланке в редакции Ж. Баркмана [40]. Точные значения среднего статуса описаний: – 91,167 и 98,020, линий минимального конфликта – 95,250 и 93,667 (для первого и второго варианта расчетов соответственно). Таким образом, в первом случае мы получаем значительные отклонения в абсолютных значениях фитоценоотических средних, а также инверсию статусов местообитания, полученных методами усреднения и вычисления линии минимального конфликта.

Таким образом, для выявления экологических предпочтений разных видов растений рода *Sphagnum* и оценки их местообитаний в условиях Западно-Сибирской равнины на сегодняшний момент проведена работа по классификации имеющегося материала и выбраны методики его обработки. По итогам проделанной работы можно сделать следующие выводы:

1. По 1839 полным геоботаническим описаниям даны параметры повидовых статистических выборок описаний, включающих сфагновые мхи, проведен анализ встречаемости этих растений на территории Запад-

но-Сибирской равнины и дано краткое описание 11 широко распространенных видов.

2. С помощью интегрированной ботанической информационной системы IBIS v.6.0 были подготовлены выборки описаний для каждого вида сфагнового мха. Для расчета фитоценологических средних по экологическим шкалам предлагаем использовать модуль градиентного анализа.

3. Приведены обоснования получения синэкологических статусов местообитаний с использованием специального маркера неполноты данных, а также с учетом амплитуд толерантности и обилия каждого таксона.

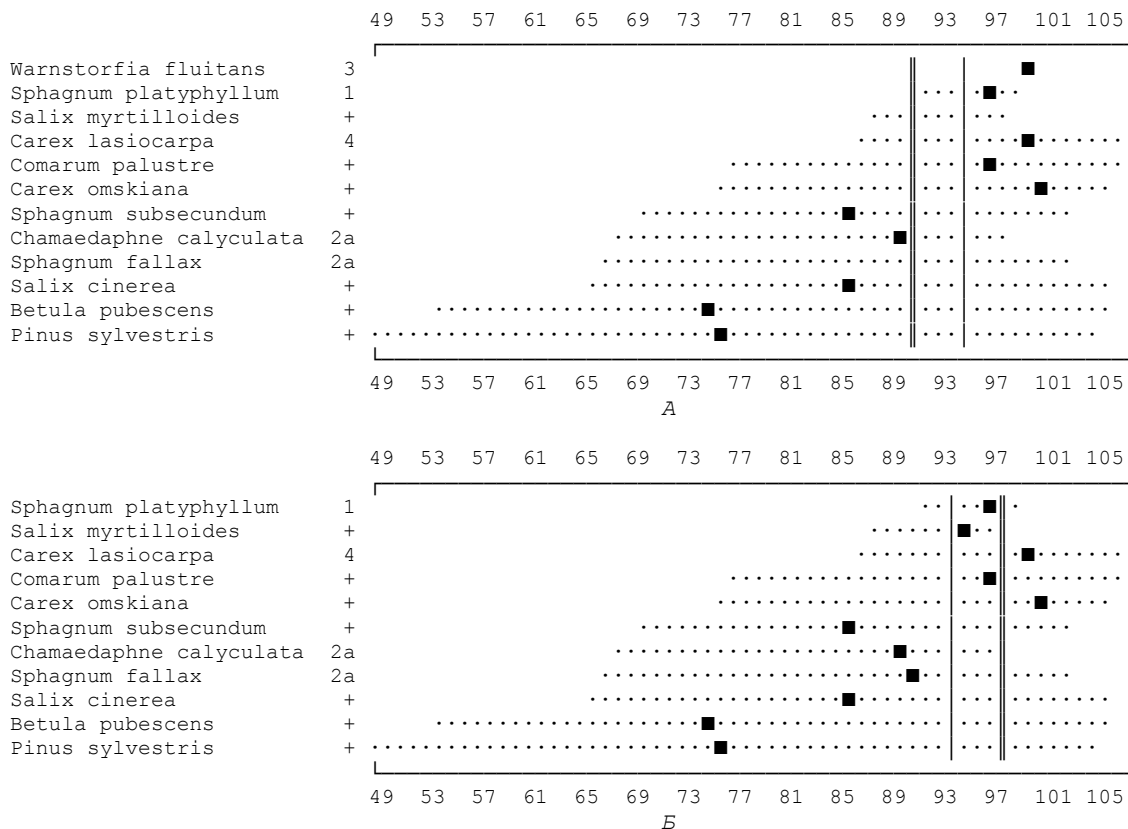


Рис. 1. Составные градиентные (экологические) профили по шкале увлажнения Л.Г. Раменского [11]; количество таксонов: исходное в описании – 13, включенных в профиль – 12 (А) и 11 (Б); вертикальная иерархическая сортировка таксонов: по минимуму, по оптимуму, по максимуму. А – при расчете не учтено обилие, не включена толерантность; Б – учтено обилие, включена толерантность. Обозначения: – экологическая амплитуда таксона; ■ – экологический оптимум; || – средний фитоценологический статус описания; | – линия минимального конфликта

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Термин статус sensu Королук [22, 29] означает оригинальное индикаторное значение в грациях для таксона по определенной экологической шкале. В зависимости от типа шкалы и варианта экологического счета может быть представлен оптимумом и/или минимумом и максимумом (например, для амплитудно-оптимумных шкал Л.Г. Раменского [11] применимы все три категории). Мы также используем этот термин (в форме «статус описания», «статус местообитания», «синэкологический статус») для обозначения усредненного фитоценологического значения.

² Метод учета доминантов заключается в ранжировании всех таксонов в описании в порядке убывания обилия или проективного покрытия, пропуске одного или нескольких доминантов в начале списка и усреднении статусов некоторого определенного числа таксонов, следующих за ними. При расчете система IBIS позволяет исследователю управлять параметрами отбора доминантов [35].

ЛИТЕРАТУРА

1. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. Київ, 1994. 280 с.
2. Игатов В.С., Кирикова Л.А., Самойлов Ю.И. Некоторые методические аспекты построения экологических амплитуд видов // Экология. 1974. № 1. С. 13–23.
3. Игатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология: Учебник. СПб, 1999. 316 с.
4. Hundt R. Ökologisch-geobotanische Untersuchungen an Pflanzen der mitteleuropäischen Wiesenvegetation // Botanische Studien. 1966. № 16. VEB G. Fischer Verlag, Jena. S. 1–176.

5. Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich, 1977. Vol. 64. P. 1–208.
6. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßspflanzen Mitteleuropas // Scripta geobotanica. 1974. Vol. 9. 197 p.
7. Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. тр. / Под. ред. А.Н. Куприянова. Барнаул; Кемерово: Ирбис, 2006. Вып. 12. С. 3–28.
8. Ильминских Н.Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды (на примере городов Вятско-Камского края): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 35 с.
9. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
10. Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle, 1990. 167 p.
11. Раменский Л.Г., Цаценкин И.И., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
12. Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе: Дониш, 1967. 226 с.
13. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М.: ВНИИК им. В.Р. Вильямса, 1974. 246 с.
14. 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.
15. Дикорастущие кормовые злаки советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 240 с.
16. Селедец В.П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2000. 245 с.
17. Ниценко А.А. (рецензия) Л.Г. Раменский, И.И. Цаценкин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипин. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову // Ботанический журнал. 1957. Т. 42, № 7. С. 1110–1114.
18. Самойлов Ю.И. Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Ботанический журнал. 1973. Т. 58, № 5. С. 646–655.
19. Thompson K., Hodgson J.G., Grime J.P. et al. Ellenberg numbers revisited // Phytocoenologia. 1993. Vol. 23. P. 277–289.
20. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкал терморегима и эдафических) // Экология. 1993а. № 2. С. 34–43.
21. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкалы увлажнения почвы) // Экология. 1993б. № 5. С. 32–40.
22. Королюк А.Ю. Растительность степного биотома Южной Сибири: ценоотическое разнообразие, пространственная организация: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2002. 32 с.
23. Широких П.С., Мартыненко В.Б. Сравнение эффективности оценок экологических условий лесов Южно-Уральского региона при использовании различных экологических шкал // Экология. 2009. № 9, в печати.
24. ter Braak C.J.F., Gremmen N.J.M. Ecological amplitudes of plant species and the internal consistency of Ellenberg's indicator values for moisture // Vegetatio. 1987. Vol. 69. P. 79–87.
25. Зверев А.А. О создании региональных фитоиндикационных шкал // Материалы 44-й студенческой научной конференции. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1990. С. 72.
26. Hill M.O., Roy D.B., Mountford J.O., Bunce R.G.H. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach // Journal of Applied Ecology. 2000. Vol. 37. P. 3–15.
27. Королюк А.Ю. Подходы к разработке экологических шкал растений южной Сибири // Проблемы создания ботанических баз данных. М., 2000. С. 26–29.
28. Королюк А.Ю. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 176–197.
29. Королюк А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М. и др. Экологическая оценка флоры и растительности центральной Якутии. Якутск, 2005. 108 с.
30. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. № 15. P. 1–130.
31. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. М.: КМК, Arctoa, 2003. Т. 1. 608 с.
32. Бабешина Л.Г., Дмитрук В.Н., Келус Н.В. Характеристика сфагновых мхов флоры Томской области: Учеб. пособие. Томск: Технопарк, 2008. 92 с.
33. Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А. и др. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула: Гриф и К, 2001. 584 с.
34. Shaw S., James J., Money R.P. et al. Botanical diversity in the wetlands of Tomsk Province (Western Siberia) and its conservation // Proceedings of the International Peat Symposium. Finland, Jyväskylä, Finland, 1998. P. 150–151.
35. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
36. Hill T., Lewicki P. STATISTICS Methods and Applications. StatSoft. Tulsa, 2006. 832 p.
37. Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 335 с.
38. Зверев А.А. Компьютерный банк геоботанических описаний как основа биогеоценологических и ландшафтно-экологических исследований // Чтения памяти Ю.А. Львова: Сб. ст. Томск, 1995а. С. 127–129.
39. Зверев А.А. Применение коэффициентов экологического согласия в численных методах исследования растительного покрова // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск, 1995б. С. 233–235.
40. Barkman J.J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes, including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. Assen: Van Gorcum, 1958. 628 p.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 8 июня 2009 г.