

М. Ю. Черепанова, В. С. Ипатов

ВЛИЯНИЕ ДРЕВОСТОЯ НА МОХОВОЙ ПОКРОВ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ МХОВ В ЗАБОЛОЧЕННЫХ ЕЛЬНИКАХ*

Взаимодействия видов в растительных — центральная проблема фитоценологии. Взаимоотношения в заболоченных ельниках не изучены. Цель настоящей статьи — исследование влияния факторов среды, формируемых древостоем, на виды мохового покрова и взаимоотношения между ними.

Объектами исследования послужили ельники чернично-сфагновые и хвоево-сфагновые на торфянисто-подзолистых и торфяно-подзолистых почвах. Почвы сильно увлажненные. Во влажный период уровень верховодки достигает почвенного горизонта А₀. Древостои не тронуты рубками, разновозрастные, III — IV класса бонитета, сомкнутостью от 0,3 до 0,9. Возраст деревьев колеблется от 60 до 140 лет, высота 9–13 м, диаметр 9–32 см. В напочвенном покрове представлены 33 вида высших сосудистых растений и 20 видов мхов. Основные виды травяно-кустарничкового яруса (со встречаемостью 0,15 и более), *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum* [11], могут доминировать в напочвенном покрове, их проективное покрытие достигает 80%.

Моховой покров пятнистый. На фоновом пространстве господствуют виды рода *Sphagnum* и *Polytrichum commune*, на пристволовых повышениях — зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*). Травяно-кустарничковый ярус развит неравномерно: от отсутствия его до проективного покрытия на отдельных площадках 90%. Доминирующими видами являются *Vaccinium myrtillus* и *Equisetum sylvaticum*.

Методы сбора полевого материала. На 32 пробных площадях закладывались трансекты из прилегающих друг к другу площадок размером 20х20 см, на которых оценивалось проективное покрытие всех видов. Всего заложено 1164 площадки на 130 трансектах.

Для выявления роли микрорельефа измерялась высота пристволовых повышений и кочек, при этом за нулевой уровень принималась средняя высота сфагнового ковра на фоне. Для определения насыщенности почвы корнями использовалась спица длиной 70 см. На пристволовых повышениях, на склоне и фоне делалось по 100 протыканий почвы на глубину до 50 см. Подсчитывалось число случаев, когда спица натыкалась на корень, и это число выражалось в процентах от 100. Полученные значения присваивались площадкам соответствующей части трансекты. По всей ее длине выкапывался почвенный разрез на глубину до 50 см и выполнялось описание почвенных горизонтов.

Для участков трансекты у ствола дерева, под кроной и за пределами кроны определялась сквозистость древостоя по 15 направлениям небесной полусферы (рассчитывалось среднее значение) и в зенит [8]. Площадкам, соответствующим указанным частям трансекты, присваивались полученные значения сквозистости.

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

Методы обработки исходных данных. Для оценки роли отдельных видов и групп видов в сложении мохового ковра на элементах микрорельефа по формуле рассчитывался

$$KY = \frac{\Sigma}{n} \cdot \frac{m}{n},$$

где KY — коэффициент участия вида (или группы видов) на элементах микрорельефа, m — число встреч вида, n — число площадок, a — ранг вида [4]. Для определения ранга вида (a) вычисляется относительное проективное покрытие (о.п.) как отношение абсолютного покрытия вида к общему проективному покрытию: $a = \frac{\text{о.п.}}{\Sigma \text{о.п.}}$, где $\Sigma \text{о.п.}$ — сумма относительных покрытий всех видов. Результаты представлены в табл. 1.

Таблица 1. Коэффициент участия видов в моховом покрове разных элементов микрорельефа

Вид	Во всем покрове	На пристоволовом повышении	На фоновом пространстве
Зеленые мхи	0,06	0,11	0,05
<i>Pleurozium schreberi</i>	0,01	0,04	0,02
Сфагновые мхи	0,39	0,17	0,52
<i>Sphagnum girgenhsohnii</i>	0,35	0,13	0,47
<i>Polytrichum commune</i>	0,07	0,004	0,10

Сила влияния факторов среды определялась при помощи дисперсионного анализа и выражена знаком η^2 (доля варьирования проективного покрытия, зависящая от данного фактора). Определен знак тренда линии регрессии. Нами использованы следующие обозначения: (+) — с увеличением значений фактора проективное покрытие увеличивается; (–) — уменьшается; (+–) — сначала увеличивается, затем уменьшается; (×–) — значение проективного покрытия представлено только при минимальном значении фактора; (×) — значения проективного покрытия представлены только при значении фактора, близкого к среднему. Рассчитано относительное количество изменения (КИ) признака (проективного покрытия) при регрессии по формуле

$$КИ = \frac{\Sigma |(X_{i+1} - X_i)|}{\Sigma X_i},$$

где X_i — значение признака для градаций фактора.

Определена сила влияния на всю совокупность мхов — η^2_{Σ} [6]. Результаты представлены в табл. 2.

Для оценки связи пар видов друг с другом и сопоставления ее с экологическими амплитудами видов по увлажнению рассчитаны следующие показатели.

Виды (A и B) рассматриваются попарно, для этого используется коэффициент Дайса (D) [3]:

$$D_{AB} = \frac{a}{a+c}; \quad D_{BA} = \frac{a}{a+b},$$

где a — число встреч на площадках вида A и B ; $(a+c)$ — число встреч вида A на всех учетных площадках; $(a+b)$ — число встреч вида B на всех учетных площадках. D_{AB} отражает связь вида A с B ; D_{BA} , наоборот, — вида B с A . Эти же коэффициенты выражены в шкале от -1 до $+1$: $D^0_{AB} = 2 D_{AB} - 1$; $D^0_{BA} = 2 D_{BA} - 1$.

Таблица 2. Влияние экологических факторов на виды мхов

Вид	Встречаемость	Средняя сквозистость, 12-33%. Освещенность, температурный режим, влажность воздуха			Сквозистость в зенит 1-75%. Смывные воды, опад			Высота микроповышений +45-(-13). Увлажнение			Насыщенность корнями 1-63%. Дренаж		
		η^2	Тренд	КИ	η^2	Тренд	КИ	η^2	Тренд	КИ	η^2	Тренд	КИ
<i>Pleurozium schreberi</i>	0,23	0,22	+-	0,22	0,18	+-	0,42	0,13	+-	0,05	0,04	X	0,29
<i>Dicranum polysetum</i>	0,04	0,13	+-	0,25	0,95	-	0,31	0,44	+-	0,45	0,08	X	0,35
<i>D. scoparium</i>	0,02	0,48	+	0,35	0,99	-	0,61	0,47	-	0,21	0,58	-	0,51
<i>Hypocotium splendens</i>	0,03	0,43	+-	0,42	0,74	-	-	0,74	-	0,26	0,38	+-	0,65
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	0,80	0,22	-	0,21	0,18	+	0,19	0,20	+	0,19	0,07	X	0,13
<i>S. magellanicum</i>	0,01	0,10	-	0,17	0	X	X	0	+-	X	0,09	X	0,07
<i>S. centrale</i>	0,01	X	X-	X	0,34	+	0,19	0,44	+	0,17	0,33	+-	0,02
<i>S. wulfianum</i>	0,04	0,17	-	0,37	0	X	X	0	X-	X	0,24	-	0,23
<i>Polytrichum commune</i>	0,24	0,31	-	0,47	0,33	+-	0,73	0,16	-	0,51	0,30	+	0,35
η^2_{Σ}		0,24			0,19			0,19			0,57		

Примечание. КИ — количественная изменчивость, η^2_{Σ} — суммарная совокупность; при обозначении тренда «+» — увеличение проективного покрытия, «-» — уменьшение проективного покрытия, «+-» — увеличение, а затем уменьшение, «X» — значение проективного покрытия представлено только при минимальном значении фактора, «X» — значение представлено только при значении фактора, близкого к среднему.

Таблица 3. Связи между видами

Пары видов	Встр.	Аэ	D	ДП	Знаки тренда регрессии и сила связи (η^2)			Увлажнение	Дренаж	Альтернативная изменчивость*	Интерпретация
					Видов друг с другом	Свет, температура, влажность воздуха	Осадки				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Pleurozium schreberi</i> — <i>Dicranum polysetum</i>	0,23	0,63	0,80	+0,16	-0,23	+0,13	X 0,04	+0,18	+0,22	Эк.	Изж.
<i>D. polysetum</i> — <i>P. schreberi</i>	0,04	0,96	0,58	+0,60	-0,22	+0,44	X 0,08	-0,95	+0,13	Диск.	«
<i>P. schreberi</i> — <i>Hylocomium splendens</i>	0,23	0,45	0,55	+0,10	-0,33	+0,13	X 0,04	+0,18	+0,22	Эк.	«
<i>H. splendens</i> — <i>P. schreberi</i>	0,03	1,0	0,46	-0,08	-0,60	-0,74	+0,38	-0,74	+0,42	Диск.	«
<i>P. schreberi</i> — <i>Dicranum scoparium</i>	0,23	0,20	0,68	+0,36	-0,85	+0,13	X 0,04	+0,18	+0,22	Ком.	«
<i>D. scoparium</i> — <i>P. schreberi</i>	0,02	1,0	0,79	+0,58	-0,82	-0,47	-0,58	-0,99	+0,48	Эк.	«
<i>D. polysetum</i> — <i>H. splendens</i>	0,04	1,0	0,03	-0,94	0	+0,44	X 0,08	-0,95	+0,13	Диск.	«
<i>H. splendens</i> — <i>D. polysetum</i>	0,03	0,32	0,03	-0,94	0	0	0	-0	+0,42	«	«
<i>D. polysetum</i> — <i>D. scoparium</i>	0,04	0,19	0,02	-0,96	0	+0,44	X 0,08	-0,95	+0,13	«	«
<i>D. scoparium</i> — <i>D. polysetum</i>	0,02	0,68	0,03	-0,94	0	0	0	-0,99	+0,48	«	«
<i>H. splendens</i> — <i>D. scoparium</i>	0,03	0,47	0,06	-0,88	0	-1,0	-0,74	+0,38	-0,74	«	«
<i>D. scoparium</i> — <i>H. splendens</i>	0,02	1,0	0	-0,80	0	-1,0	-0,47	-0,58	-0,99	«	«
<i>Sphagnum girgensohnii</i> — <i>S. wulfianum</i>	0,80	0,31	0,68	+0,36	+0,26	+0,20	-0,07	+0,18	-0,22	Комф.	Эк.
<i>S. wulfianum</i> — <i>S. girgensohnii</i>	0,04	1,0	0,93	+0,86	+0,24	0	+0,24	0	+0,17	Эк.	«
<i>S. girgensohnii</i> — <i>Sphagnum magellanicum</i>	0,80	0,43	0,28	-0,44	+0,58	+0,20	-0,07	+0,18	-0,22	Диск.	Адапт.
<i>S. magellanicum</i> — <i>S. girgensohnii</i>	0,01	0,54	0,86	+0,72	+0,38	0	+0,96	0	-0,10	Комф.	«
<i>S. girgensohnii</i> — <i>Sphagnum centrale</i>	0,80	0,34	0,8	-0,80	+0,65	+0,20	-0,07	+0,18	-0,22	Диск.	Изж.
<i>S. centrale</i> — <i>S. girgensohnii</i>	0,01	0,47	1,0	+1,0	+1,0	+0,44	-0,33	+0,34	0	Комф.	Адапт.
<i>S. wulfianum</i> — <i>S. magellanicum</i>	0,04	1,0	0,02	-0,96	0	0	+0,24	0	-0,17	Диск.	Изж.
<i>S. magellanicum</i> — <i>S. wulfianum</i>	0,01	0,38	0,15	-0,70	0	0	+0,96	0	-0,10	«	«

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>S. wulfianum</i> — <i>S. centrale</i>	0,04	1,0	0	-1,0	0	0	+0,24	0	-0,17	«	«
<i>S. centrale</i> — <i>S. wulfianum</i>	0,01	0,24	0	-1,0	0	+0,44	-0,30	+0,34	0	«	«
<i>S. magellanicum</i> — <i>S. centrale</i>	0,01	0,15	0,13	-0,74	0	0	0	0	-0,10	Эк.	«
<i>S. centrale</i> — <i>S. magellanicum</i>	0,01	0,12	0,15	-0,70	0	+0,44	-0,30	+0,34	0	«	«
<i>P. schreberi</i> — <i>S. girgensohnii</i>	0,23	0,34	0,16	+0,16	+0,23	+0,13	X 0,04	+0,18	+0,22	«	Адапт.
<i>S. girgensohnii</i> — <i>P. schreberi</i>	0,80	0,69	0,58	-0,68	-0,21	+0,20	+0,07	+0,18	-0,22	«	Изж.
<i>P. schreberi</i> — <i>S. wulfianum</i>	0,23	0,13	0,04	-0,92	+0,49	+0,13	X 0,04	+0,18	+0,22	Диск.	Адапт.
<i>S. wulfianum</i> — <i>P. schreberi</i>	0,04	1,0	0,22	-0,56	-0,60	0	+0,24	0	-0,17	«	Эк.
<i>P. schreberi</i> — <i>S. magellanicum</i>	0,23	0,20	0,05	-0,90	0	+0,13	X 0,04	+0,18	+0,22	«	Изж.
<i>S. magellanicum</i> — <i>P. schreberi</i>	0,01	0,57	0,81	-0,72	0	0	+0,96	0	-0,10	«	«
<i>P. schreberi</i> — <i>S. centrale</i>	0,23	0,68	0,01	-0,98	0	+0,13	+0,18	+0,22	-0,22	«	«
<i>S. centrale</i> — <i>P. schreberi</i>	0,01	0,39	0,22	-0,56	0	-0,33	+0,34	0	0	«	«
<i>D. polysetum</i> — <i>S. girgensohnii</i>	0,04	0,25	0,66	+0,32	+0,38	+0,44	X 0,08	-0,95	+0,13	Комф.	Адапт.
<i>S. girgensohnii</i> — <i>D. polysetum</i>	0,80	0,21	0,03	-0,94	+0,11	+0,20	+0,07	+0,18	-0,22	Диск.	Эк.
<i>D. polysetum</i> — <i>S. wulfianum</i>	0,04	0	0,07	-0,84	0	+0,44	X 0,08	-0,95	+0,13	Эк.	Изж.
<i>S. wulfianum</i> — <i>D. polysetum</i>	0,01	0	0,15	-0,73	0	0	+0,24	0	-0,17	«	«
<i>D. polysetum</i> — <i>S. centrale</i>	0,04	0	0,01	-0,98	0	+0,44	X 0,08	-0,95	+0,13	«	«
<i>S. centrale</i> — <i>D. polysetum</i>	0,01	0	0,05	-0,90	0	+0,44	-0,33	+0,34	0	«	«
<i>H. splendens</i> — <i>S. girgensohnii</i>	0,03	0,88	0,85	+0,70	+0,47	-0,74	+0,38	-0,74	+0,42	«	«
<i>S. girgensohnii</i> — <i>H. splendens</i>	0,80	0,70	0,03	-0,94	-0,55	+0,20	-0,07	+0,18	-0,22	Диск.	«
<i>H. splendens</i> — <i>S. wulfianum</i>	0,03	0,10	0,03	-0,94	0	-0,74	+0,38	-0,07	+0,42	Эк.	«
<i>S. wulfianum</i> — <i>H. splendens</i>	0,01	0,40	0,02	-0,96	0	0	+0,24	-0,74	-0,17	Диск.	«
<i>H. splendens</i> — <i>S. magellanicum</i>	0,03	0,11	0,12	-0,76	-1,0	-0,74	+0,38	-0,74	+0,42	Эк.	Адапт.
<i>S. magellanicum</i> — <i>H. splendens</i>	0,01	0,14	0,57	+0,14	-1,0	0	+0,96	0	-0,10	Комф.	Эк.
<i>H. splendens</i> — <i>S. centrale</i>	0,03	0,07	0,02	-0,96	0	-0,74	+0,38	-0,74	+0,62	Эк.	Адапт.
<i>S. centrale</i> — <i>H. splendens</i>	0,01	0,06	0,05	-0,90	0	+0,44	-0,33	+0,34	X 0	«	«
<i>D. scoparium</i> — <i>S. girgensohnii</i>	0,02	1,0	0,02	-0,96	-0,16	-0,47	-0,58	-0,99	+0,48	Диск.	Эк.
<i>S. girgensohnii</i> — <i>D. scoparium</i>	0,80	0,19	0,01	-0,98	-0,83	+0,20	-0,07	+0,18	-0,22	«	Изж.
<i>D. scoparium</i> — <i>S. wulfianum</i>	0,02	0	0,15	-0,70	0	-0,47	-0,58	-0,99	+0,48	Эк.	«
<i>S. wulfianum</i> — <i>D. scoparium</i>	0,04	0	0,07	-0,86	0	0	+0,24	0	+0,17	«	«
<i>D. scoparium</i> — <i>S. magellanicum</i>	0,02	0	0,02	-0,96	0	-0,47	-0,58	-0,99	+0,48	«	«
<i>S. magellanicum</i> — <i>D. scoparium</i>	0,01	0	0,04	-0,92	0	0	+0,96	0	-0,10	«	«

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>D. scorpiarium</i> — <i>S. centrale</i>	0,02	0	0,03	-0,94	0	-0,47	-0,58	-0,99	+0,48	«	«
<i>S. centrale</i> — <i>D. scorpiarium</i>	0,01	0	0,03	-0,94	0	+0,44	+0,33	+0,34	-0	«	«
<i>P. schreberi</i> — <i>Polytrichum commune</i>	0,23	0,41	0,15	-0,70	-0,20	+0,13	+0,04	+0,18	+0,22	Диск.	«
<i>P. commune</i> — <i>P. schreberi</i>	0,24	0,59	0,15	-0,70	+0,83	-0,16	+0,30	+0,33	-0,31	«	«
<i>D. polysetum</i> — <i>P. commune</i>	0,04	0,29	0,02	-0,96	-0,38	+0,44	X 0,08	-0,95	+0,13	«	Изж.
<i>P. commune</i> — <i>D. polysetum</i>	0,24	0,19	0,18	-0,78	-0,32	-0,16	+0,30	+0,33	-0,31	«	Эк.
<i>H. splendens</i> — <i>P. commune</i>	0,03	0,14	0,12	-0,76	-0,04	-0,74	+0,38	-0,74	+0,42	Комф.	Изж.
<i>P. commune</i> — <i>H. Splendens</i>	0,24	0,52	0,02	-0,96	-0,33	-0,16	+0,30	+0,33	-0,31	Диск.	«
<i>D. scorpiarium</i> — <i>P. commune</i>	0,02	1,0	0,01	-0,96	0	+0,13	-0,58	+0,18	+0,22	«	«
<i>P. commune</i> — <i>D. scorpiarium</i>	0,24	0,23	0,02	-0,98	0	-0,16	+0,30	+0,33	-0,31	«	«
<i>S. girgensohnii</i> — <i>P. commune</i>	0,80	1,0	0,02	-0,96	+0,27	+0,20	-0,07	+0,18	-0,22	«	Адапт.
<i>P. commune</i> — <i>S. girgensohnii</i>	0,24	0,72	0,91	+0,82	-0,22	-0,16	+0,30	+0,33	-0,31	«	Изж.
<i>S. wulfianum</i> — <i>P. commune</i>	0,04	0,27	0,12	-0,76	+0,82	0	+0,24	0	-0,17	Диск.	Благ.
<i>P. commune</i> — <i>S. wulfianum</i>	0,24	1,0	0,02	-0,96	-0,95	-0,16	+0,30	+0,33	-0,31	«	Изж.
<i>S. magellanicum</i> — <i>P. commune</i>	0,01	0,83	0	-1,0	0	0	+0,96	0	-0,10	«	«
<i>P. commune</i> — <i>S. magellanicum</i>	0,24	0,45	0	-1,0	0	0	+0,30	+0,33	-0,31	«	«
<i>S. centrale</i> — <i>P. commune</i>	0,01	0,41	0,11	-0,78	0	+0,44	-0,33	+0,34	X-0	«	«
<i>P. commune</i> — <i>S. centrale</i>	0,24	0,43	0,07	-1,0	0	-0,16	+0,30	+0,33	-0,31	«	«
<i>D. polysetum</i> — <i>S. magellanicum</i>	0,04	0	0,01	-0,98	0	+0,44	X 0,08	-0,95	+0,13	«	Эк.
<i>S. magellanicum</i> — <i>D. polysetum</i>	0,01	0	0,07	-0,86	0	0	-0,09	+x-0	-0,10	«	«

Примечание. Встр. — встречаемость, Аэ — пересечение экологических амплитуд, D — коэффициент Дайса, ДП — преобразованный коэффициент Дайса, отсутствующий тренд — отрицается знак тренда регрессии, если связь между видами вызвана внешними факторами, * интерпретация связи между видами при альтернативной изменчивости, ** интерпретация связи между видами при количественной изменчивости.

Использование коэффициентов D^0_{AB} и D^0_{BA} удобно тем, что позволяет оценить зависимости между парами видов или групп растений как отрицательные или положительные.

Для расчета пересечения экологических амплитуд видов по увлажнению использована шкала Л. Р. Раменского [10]:

$$P_{AB} = \frac{a^0}{a^0 + c^0}; \quad P_{BA} = \frac{a^0}{a^0 + e^0},$$

где a^0 — число ступеней увлажнения, при которых амплитуды видов пересекается, $(a^0 + c^0)$ и $(a^0 + e^0)$ — число ступеней амплитуды вида A и B соответственно. Очевидно, что содержание коэффициентов перекрытия адекватно коэффициентам Дайса. Перекрытия встречаемости (D) и перекрытия амплитуд (P) могут совпадать и не совпадать, и их соотношение является предметом анализа.

Для оценки связи видов друг с другом использованы корреляционные отношения (η^2) и направление тренда регрессии проективного покрытия. При этих расчетах принимались во внимание только значения проективного покрытия видов, отличающиеся от 0. Результаты представлены в табл. 3. Обращает внимание то, что в каждой паре видов влияющим на партнера является второй вид, первый рассматривается как испытывающий влияние.

Анализ результатов обработки данных и обсуждение. Роль основных доминантов в сложении мохового ковра на разных элементах микрорельефа показана в табл. 1. Сфагновые мхи, среди которых основной доминант *Sphagnum girgensohnii*, принимают в три раза большее участие в ковре фонового пространства, чем на пристволовых повышениях. Зеленые мхи, среди которых основным доминантом является *Pleurozium schreberi*, наоборот, в два раза больше участвуют в ковре на пристволовых повышениях. Значительное участие *Sphagnum girgensohnii* на пристволовых повышениях объясняется шириной экологической амплитуды этого вида. *Polytrichum commune* участвует в моховом ковре практически только на фоне.

Рассмотрим влияние на мхи параметров древостоя и экологических факторов, формируемых ими (см. табл. 2). Связи между параметрами средней сквозистости, параметрами сквозистости в зенит, насыщенность почвы корнями, превышение площадки над фоном либо ничтожны, либо незначительны. Это позволяет нам рассматривать их как независимые факторы (табл. 4).

Таблица 4. Связь факторов (r^2), рассматриваемых как влияющие на виды мхов

	Сквозистость средняя	Сквозистость в зенит	Превышения	Насыщенность корнями
Сквозистость средняя	1,0	0,08	0,22	(-) 0,21
Сквозистость в зенит	0,08	1,0	0,02	0,01
Превышения	0,22	0,02	1,0	(-) 0,01
Насыщенность корнями	(-) 0,21	0,01	(-) 0,01	1,0

Исследованные параметры мы экологически интерпретируем следующим образом. Средняя сквозистость определяет освещенность площадок, температурный режим и влажность воздуха [8]. С увеличением сквозистости увеличивается освещенность. От сквозистости в зенит зависит количество осадков, проникающих под полог древостоя и смываемой с крон воды, а также опада. Насыщенность почвы корнями определяет уровень дренажа подстилки, на которой «умещаются» мхи. Чем больше насыщенность

корнями (дренаж), тем меньше увлажнение подстилки за счет капиллярного поднятия воды верховодки и лучше аэрация [5]. Высоту микроповышений, точнее отличие по высоте от средней поверхности фона, мы рассматриваем как величину, отражающую увлажнение верхнего горизонта почвы за счет верховодки. Определялась глубина верховодки, но результаты оказались не поддающимися анализу. По-видимому, из-за сильного колебания таковой в течение вегетационных сезонов, в продолжение которых делались описания. По этой причине она не рассматривается.

Все факторы заметно влияют на проективные покрытия совокупности видов — $\eta \sum_2$ (см. табл. 2). При этом наиболее сильное влияние оказывают осадки (смывные воды) и опад. Это вызвано тем, что смывные воды являются основным источником питания мхов.

Дренаж (насыщенность корнями) влияет по-разному на группу зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*) и группу сфагновых с политрихумом (*Sphagnum girgensohnii*, *Sphagnum wulfianum*, *Sphagnum centrale*, *Sphagnum magellanicum*, *Polytrichum commune*). Сфагнумы и политрихум лучше развиваются при увлажнении их ковра за счет верховодки и осадков. Для развития зеленых мхов достаточно увлажнения только за счет осадков. Оценка отношения видов к увлажнению (высота микроповышений) в целом не противоречит реакции мхов на дренаж. Отсутствие влияния микроповышений на *Sphagnum wulfianum* и *Sphagnum magellanicum*, по-видимому, объясняется тем, что часть сфагнумов образует подушки, тем самым влияя на высоту микроповышений. Поэтому и не обнаружено влияние этого фактора на данные виды. Разнообразие реакции видов на освещенность и смывные воды свидетельствует об их экологической индивидуальности и не позволяет дифференцировать по этим факторам виды на группы. Исключение составляет лишь *Polytrichum commune*, явно благоприятно реагирующий на смывные воды.

Оценивая в целом влияние рассматриваемых факторов на виды, их можно разделить на три экологические группы: зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*), политрихум (*Polytrichum commune*) и сфагновые мхи (*Sphagnum girgensohnii*, *Sphagnum wulfianum*, *Sphagnum centrale*, *Sphagnum magellanicum*). Данные виды сфагнумов М. С. Боч, Е. О. Кузьмина [1] относят к лесным видам, что и подтверждает их сложившуюся экологическую репутацию.

Рассматривая связи между видами (см. табл. 3), мы различаем взаимоотношения и взаимодействия между видами. Под взаимоотношениями следует понимать любые соотношения видов друг с другом (например, соотношение их экологических амплитуд, связи, возникающие в результате воздействия на них внешних факторов, пространственное расположение видов относительно друг друга) и собственно взаимодействия как результат кого-либо материального влияния растений друг на друга.

При анализе связей между видами в случае альтернативной изменчивости (учитывается присутствие и отсутствие вида на учетных площадках) был использован коэффициент перекрытия экологических амплитуд по увлажнению ($A\bar{z}$, см. табл. 3, столбец 3), коэффициент Дайса, т. е. перекрытие встречаемостей (D , табл. 3, столбец 4) и преобразованный коэффициент Дайса, показывающий знак связи ($D\Pi$, табл. 3, столбец 5).

Для каждой пары видов имеем по 2 $A\bar{z}$, D , $D\Pi$, при этом второй вид в паре рассматривается как влияющий на первый. Главная задача при анализе — выяснить, чем вызвана данная связь, — соотношением экологических амплитуд или воздействием вида. Ответ находим при сопоставлении $A\bar{z}$ и D . В случае $A\bar{z} \approx D$ (пересечение экологи-

ческих амплитуд совпадает с пересечением встречаемости) возникающая связь может объясняться совпадением требований видов к увлажнению (в столбце 12 табл. 3 обозначается как Эк.). При этом приблизительным равенством считается соотношение, когда $(Aэ - D)$ деленное на наибольший коэффициент меньше 0,33. Если имеет место соотношение $Aэ > D$, мы считаем, что связь возникла в результате воздействия вида и обозначаем как дискомфорт, т. е. в куртине воздействующего вида создаются неблагоприятные условия для его партнера. Случай $Aэ < D$ мы рассматриваем как воздействие вида, обозначенное комфортом.

Ход анализа можно проследить на примере двух видов. В паре *Pleurozium schreberi* — *Dicranum polysetum*, где влияющим видом является *Dicranum polysetum*, $Aэ$ и D примерно равны, поэтому положительная связь может объясняться соотношением их экологических амплитуд, а не взаимодействием. При отношении *Dicranum polysetum* — *Pleurozium schreberi* $Aэ > D$, из чего делаем вывод, что хотя связь между ними, точнее *Dicranum polysetum* по *Pleurozium schreberi*, положительна, имеет место взаимодействие, которое квалифицируется как создание дискомфорта для *Dicranum polysetum* в ковре *Pleurozium schreberi*.

Среднее перекрытие экологических амплитуд видов группы зеленых мхов составляет 0,66, в группе сфагнов — 0,50, а между зелеными мхами и сфагновыми — 0,25. Этот факт означает более тесную экологическую взаимосвязь видов внутри группы, чем между видами разных групп, и подтверждает обоснованность выделения этих групп. Среднее перекрытие экологических амплитуд у видов зеленых мхов и *Polytrichum commune* равно 0,42, у видов сфагнов и *Polytrichum commune* — 0,56, т. е. приблизительно одинаково, что позволяет отнести *Polytrichum commune* к отдельной группе, состоящей из одного вида.

Рассмотрим структуру связей видов в этих группах, т. е. соотношение зависимостей, возникающих в результате взаимодействия и в результате совпадения или несовпадения экологических амплитуд. Между зелеными мхами, так же как и между сфагновыми, взаимодействие обнаружено в 75% случаев, между зелеными и сфагновыми мхами — 44%, между зелеными мхами и *Polytrichum commune* — 100%, между сфагновыми и *Polytrichum commune* — 88%. Связи, объясняющиеся взаимодействием, существенно чаще возникают у видов, имеющих экологическое сходство, при этом в основном дискомфорта характера.

Взаимозависимость видов при количественной изменчивости (по проективному покрытию) измерена в дисперсионном анализе и выражена значениями корреляционного отношения (η^2) и знаком тренда регрессии (табл. 3, столбец 6). Здесь, как и при альтернативной изменчивости, влияющим рассматривается второй вид в паре. При дисперсионном анализе не принимались во внимание случаи отсутствия проективного покрытия. Поскольку растения мхов находятся в одном слое (ярусе), может возникнуть подозрение, что корреляционное отношение отражает эффект пространственного исключения [2]. В таком случае все связи должны были бы иметь отрицательное значение. У нас треть связей двузначные. Кроме того, общее проективное покрытие мхов лишь в 25% случаев составляет 100%, при которых возможно пространственное исключение. Оценки проективного покрытия видов проводились независимо друг от друга, в результате чего сумма проективных покрытий видов почти всегда больше общего проективного покрытия мохового яруса. Проведенный нами эксперимент заключался в том, что из плотного мохового ковра (покрытие 100%) осторожно извлекались особи. В результате только при удалении более 30% особей начинает уменьшаться проективное покрытие. Мы не сомневаемся в том, что в моховой ковер в любом его состоянии возможно внедре-

ние новых особей (конечно, попадающих в виде спор), а дальнейшее их существование зависит от взаимодействия.

В большинстве случаев (51%) связь между видами не обнаружена, а перекрытия встречаемости (D) крайне низкие. По-видимому, этот факт отражает тенденцию образования небольших ковриков с одним доминантом.

Связи между видами могли возникнуть в результате как взаимодействия между ними, так и влияния на них внешних факторов. Для решения вопроса, могла ли образоваться конкретная связь между видами под воздействием внешних факторов, мы использовали следующий алгоритм. Если на пару видов внешний фактор влияет с одинаковым знаком (+ и +; - и -; +- и +-), то, очевидно, это должно привести к положительной связи между видами. Если же влияние противоположно, то можно ожидать отрицательную межвидовую связь.

При двузначном воздействии фактора на вид A (+-) и любом однозначном (+ или -) влиянии на вид B ожидается связь вида A по B (влияющий вид B) двузначная (+-). Сложнее определение знака связи в этом случае вида B по A . Если вид, имеющий однозначную регрессию (+ или -) по фактору, и регрессия прямолинейна, то следует ожидать отсутствие влияния (0) на него другого вида. При криволинейной регрессии ожидается знак «-» (табл. 5).

Таблица 5. Анализ влияния одного фактора на возможную связь между парой видов (знаки регрессии)

Влияние фактора на вид B	Влияние фактора на вид A				
	+		-		+-
	+	+	-	-	+-
-	-	-	+	+	+-
+-	+-	0~-	0~-	0~-	+
		+-	+-	+	

Рассмотрим влияние четырех факторов. Для определения совокупного влияния факторов, которое может быть неодинаковым, на связь между видами рассчитываемый знак регрессии взвешиваем значением η^2 . Знак регрессии, имеющий наибольшую сумму η^2 , считается теоретически ожидаемым для связи между видами (см. табл. 3, столбец 11).

Далее сопоставляется реальный знак связи с ожидаемым в результате влияния внешних факторов. При совпадении знаков связь интерпретируется как вызванная влиянием факторов и обозначается в табл. 3, столбец 11 экологической (Эк.). При несовпадении знаков связь определяется как вызванная взаимодействием и квалифицируется, по нашей классификации [7]: в случае отрицательной связи — изживание, при положительной — благоприятствование, при двусторонней — адаптация.

В целом обнаружено, что большая часть связей видов (79%) вызвана их взаимодействием и лишь небольшая часть (21%) — соотношением их экологических амплитуд и влиянием внешних экологических факторов. Это означает, что соотношение видов в мховом ковре определяется прежде всего их взаимодействием. Преобладают связи типа изживания, что, по-видимому, приводит к формированию латок преимущественно с 1-2 доминантами. Наблюдаются некоторые различия в характере взаимодействия мхов разных групп. Между видами зеленых мхов имеет место только изживание, между

сфагномами, сфагномами и зелеными мхами по три случая адаптивного взаимодействия. Изживание между зелеными мхами, возможно, объясняется их сходными требованиями к режиму увлажнения ковра, в результате чего возникает микросукцессия, приводящая к изживанию. Адаптивное отношение обнаружено у *Pleurozium schreberi* к *Sphagnum girgensohnii* и *Sphagnum wulfianum*, у *Dicranum polysetum* к *Sphagnum girgensohnii*. По-видимому, поскольку эти сфагнумы нередко образуют рыхлый ковер, то при определенной (небольшой) плотности ковра создаются благоприятные условия для развития указанных видов зеленых мхов.

Особый интерес представляет взаимоотношение *Sphagnum girgensohnii* и *Sphagnum wulfianum* с *Polytrichum commune*. Оба вида сфагнумов приводят к изживанию *Polytrichum commune*, тогда как *Polytrichum commune* благоприятствует развитию *Sphagnum wulfianum* и вызывает адаптивную реакцию *Sphagnum girgensohnii*. Такие взаимодействия должны приводить к смене политрихового ковра на сфагновый.

Механизмы взаимодействия требуют специального исследования. Мы предполагаем, что они могут заключаться во влагоемкости разных видов мхов, интенсивности поглощения ими влаги, плотности ковра, с одной стороны, в уровне требовательности видов к влажности ковра, благоприятной для их развития, — с другой.

Итак, от основных параметров древостоя, формирующих экологические факторы, — средняя сквозистость древостоя (отражает световой режим), сквозистость в зенит (отражает количество осадков, проникающих под полог древостоя в определенной точке), насыщенность корнями (дренаж), положения растительной группировки в микрорельефе, существенно зависит варьирование проективного покрытия как всей совокупности, так и отдельных видов. Факторы влияют и на взаимоотношения между видами. Наиболее сильное влияние оказывают осадки (смывные воды) и опад. Дренаж противоположным образом воздействует на зеленые мхи и сфагнумы. Этот факт, а также значительное перекрытие экологических амплитуд в группе зеленых мхов и в группе сфагновых, и незначительное перекрытие экологических амплитуд зеленых и сфагновых мхов позволяют разделить их на три экологические группы.

При альтернативной изменчивости между видами одной группы большая часть связей (75%) возникает в результате их взаимодействия, а в 25% случаев — из-за соотношения их экологических амплитуд по увлажнению. Между видами разных групп половина связей вызвана взаимодействием, а половина — их экологическим соотношением.

При количественной изменчивости большинство связей (79%) также определяется взаимодействием, а остальное — влиянием внешних факторов.

Связь имеет в основном отрицательный характер, что приводит к тенденции формирования небольших пятен мхов с 1–2 доминантами.

Взаимоотношение вида рода *Sphagnum* и *Polytrichum commune* приводит, по-видимому, к замещению политрихового ковра сфагновым.

Summary

M. Y. Tcherepanova, V. S. Ipatov. The tree-layer influence on moss species interactions in the bog fire forests.

The influence of environment (the density of canopy, the density of roots in soil, the level of ground water) on moss sinusia development in bog fire forests is investigated. Different positive and negative interactions are described for some pairs of species.

Литература

1. Боч М. С., Кузьмина Е. О. О сфагновых мхах Северо-Рупада РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1337–1346. 2. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 3. Васи-

левич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 4. Ипатов В. С. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1998. 5. Ипатов В. С., Аверинцева С. Г. Об условиях произрастания сфагнов и зеленых мхов в заболоченных ельниках // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. №3. М., 1967. С. 67–69. 6. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 10. С. 1441–1445. 7. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Классификация отношений между растениями // Бот. журн. 2000. №7. С. 92–100. 8. Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибииков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 11. С. 1615–1624. 9. Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 10. Раменский Л. Р., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 11. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995.

Статья поступила в редакцию 17 марта 2003 г.