

УДК 581.524

© Е. Н. Журавлева, В. С. Ипатов

**ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ РОДА *SPHAGNUM* (*SPHAGNACEAE*) И *POLYTRICHUM COMMUNE* (*POLYTRICHACEAE*) В ЗАБОЛОЧЕННЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ**E. N. ZHURAVLEVA, V. S. IPATOV. INTERRELATIONS BETWEEN *SPHAGNUM* (*SPHAGNACEAE*) AND *POLYTRICHUM COMMUNE* (*POLYTRICHACEAE*) IN BOG PINE FORESTS

Санкт-Петербургский государственный университет  
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9  
Тел./Факс (812) 328—14—72  
E-mail: ipatov@gs.bio.pu.ru  
Поступила 05. 02. 2003

Исследованы параметры стебля (длина зеленой части, диаметр «головки», число ветвлений) и их распределения по частоте встречаемости для видов рода *Sphagnum* и *Polytrichum commune* как в одновидовом моховом ковре, так и в ковре из других видов. Проанализированы данные по частоте встречаемости одновидовых латок мхов и латок с примесью другого вида. Проведен анализ распределений проективного покрытия видов мхов по частоте встречаемости на площадках в заболоченных сосняках.

Ключевые слова: взаимоотношения, заболоченные сосняки, *Sphagnum*, *Polytrichum commune*.

В настоящее время взаимоотношения между растениями в сообществах являются одной из основных проблем фитоценологии. Имеется значительное количество работ, посвященных растительности болот и изучению взаимоотношений между растениями в сосновых лесах, но в заболоченных сосняках они остаются малоизученными.

Задачей данного исследования является изучение как внутривидовых, так и межвидовых взаимоотношений мхов в заболоченных сосняках.

**Материал и методика**

Исследования проводились в пределах Ленинградской обл. и в южной Карелии. Изучались чернично-сфагновые, бруснично-сфагновые, багульниково-сфагновые, кустарничково-сфагновые и осоково-сфагновые сообщества.

Для изучения распределения мхов по проективному покрытию закладывались сплошные трансекты из площадок  $30 \times 30$  см. Всего описано 2700 площадок. На каждой площадке определялось проективное покрытие мхов, трав и кустарничков. Кроме того, для исследования взаимоотношений между различными видами мхов был выбран из уже описанных ранее участок с наибольшим разнообразием сфагновых мхов.<sup>1</sup> На этом участке проводился учет латок сфагновых мхов различного размера и видового состава. Латки делились по размеру на 3 группы: до  $15 \times 15$  см, от  $15 \times 15$  до  $50 \times 50$  см и более  $50 \times 50$  см. Отмечались латки одновидовые, с незначительным включением еще какого-либо вида (до 5 %) и с участием групп видов мхов, которые уже не являются обособленными латками.

Для проверки и уточнения полученных результатов собран также материал по каждому виду мхов. Для этого были измерены длина зеленой части мха и диаметр головки

<sup>1</sup> Латинские названия видов мхов приведены по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

стебля, учтено количество стеблей у каждой особи как в куртине того же вида, так и в куртинах других видов мхов. При этом соблюдались следующие условия: проективное покрытие особей вида-примеси в латке не должно было превышать 5 %, каждая особь вида-примеси окружена особями «основного» вида. При анализе данных использованы средние арифметические значения и их ошибки. Анализ распределений отдельных параметров (признаков) по частоте встречаемости проводился методом отношения частот (Ипатов, 1969), позволяющим выявить неоднородность исследуемой совокупности объектов по данному признаку. При анализе распределений использован критерий  $\chi^2$  (Рокицкий, 1967).

## Результаты и обсуждение

Распределения проективного покрытия большинства видов сфагновых мхов и *Polytrichum commune* оказались деформированными и состоящими из 2 однородных совокупностей — с низким и высоким проективным покрытием (см. рисунок). Поскольку в пределах учетной площадки мхи образуют сплошной ковер, высокая частота встреч видов с низким проективным покрытием в смеси с другими видами свидетельствует, с одной стороны, о пересечении их экологических амплитуд, а с другой — об отсутствии полного антагонизма видов. Повышенная же частота встреч видов с высоким проективным покрытием отражает самоблагоприятствование организмов в отношении одновидовых синузиях (Ипатов, Кирикова, 1989).

Иначе ведут себя *Sphagnum angustifolium* и *S. russowii*. На площадках, где присутствуют эти виды, все значения проективного покрытия (кроме наименьшего) имеют примерно одинаковую встречаемость. Это может означать безразличие видов к разнообразию биотопических условий и к смешению с другими видами. Но этот вывод должен быть подтвержден другими методами. Возможно, намечающиеся деформации распределений в области значений проективного покрытия 70—80 % не выявились статистически. Если деформации имеют место, то и для этих видов наблюдаются признаки самоблагоприятствования.

Сфагновый ковер обычно представляет собой чередующуюся мозаику из латок, образованных одним видом и смесью разных видов. Мы попытались выяснить, какой размер имеют одновидовые латки сфагнов в разновидовом моховом ковре. На исследованном участке обнаружены латки для 4 видов: *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. russowii*, *S. capillifolium*. Чистых одновидовых латок учтено 99 штук. Способ анализа данных на примере *S. angustifolium* показан в табл. 1.

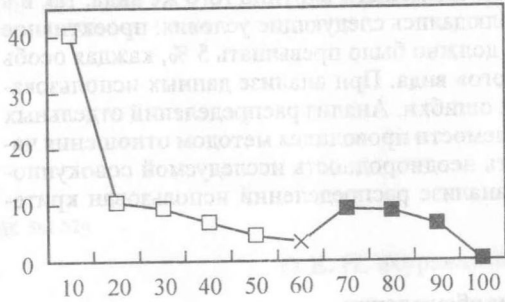
Число степеней свободы — 2,  $\chi^2_{0.05} = 5.99$  (значение  $\chi^2$  при уровне значимости 0.05). Поскольку  $\chi^2$  больше табличной, нулевая гипотеза отвергается. Нулевая гипотеза — латки всех 3 градаций должны встречаться одинаково часто. В результате проверки по  $\chi^2$  нулевая гипотеза отвергается.

Аналогичный результат получен и для остальных трех видов (табл. 2). Одновидовые латки встречаются преимущественно небольших размеров.

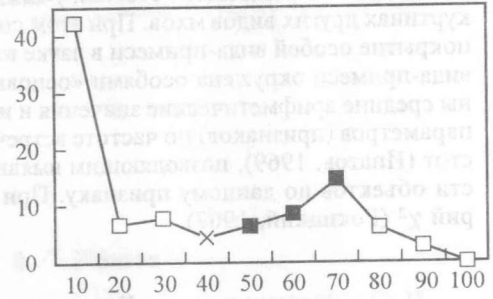
Далее был проведен анализ соотношения чистых (одновидовых) латок и латок с небольшой примесью другого вида (до 5 %). Рассматривались только латки небольших размеров (до 15 × 15 см включительно). При проверке нулевой гипотезы: число латок каждого вида должно быть пропорционально встречаемости участвующих видов. Встречаемость видов нами определена по всему массиву площадок на трансектах в данном сообществе (400 площадок): *Sphagnum magellanicum* — 0.20, *S. angustifolium* — 0.39, *S. capillifolium* — 0.49, *S. russowii* — 0.22. Пример расчета для *S. magellanicum* дан в табл. 3.

Число степеней свободы — 1,  $\chi^2_{0.05} = 3.84$ . Нулевая гипотеза отвергается ( $\chi^2 > \chi^2_{0.05}$ ), т. е. число одновидовых латок оказалось большим, чем при пропорциональной представленности. Для *S. russowii* получен аналогичный результат. Можно сделать вывод, что особи этих видов чаще произрастают в окружении особей себе подобных, что свидетельствует о внутривидовом самоблагоприятствовании. Для остальных

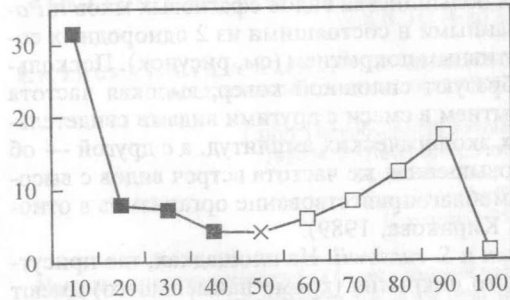
1



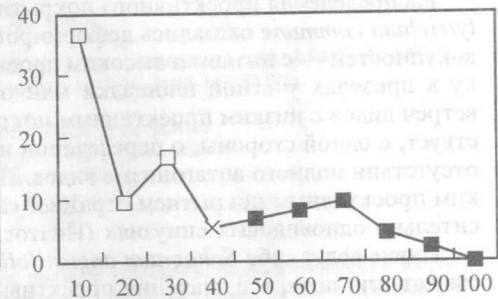
2



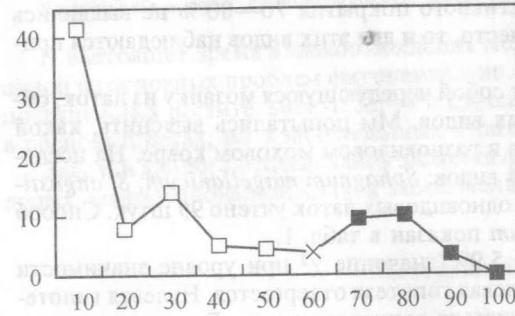
3



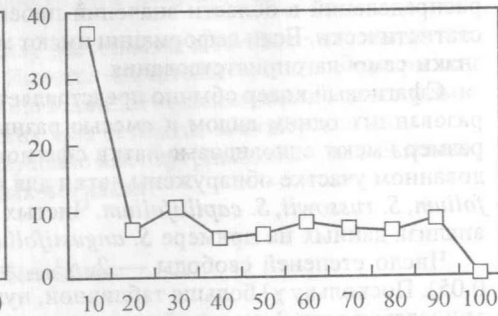
4



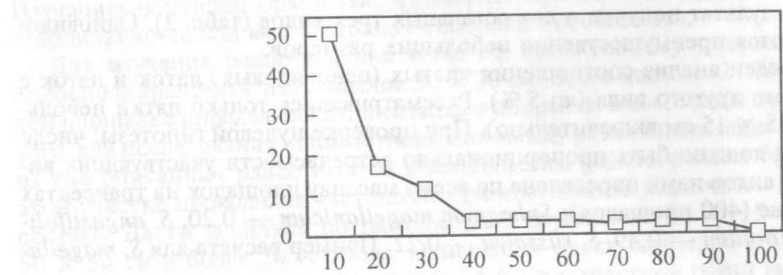
5



6



7



Распределение проективного покрытия видов мхов по встречаемости.

1 — *Polytrichum commune*, n = 962; 2 — *Sphagnum girgensohnii*, n = 438; 3 — *S. capillifolium*, n = 1319; 4 — *S. magellanicum*, n = 537; 5 — *S. centrale*, n = 178; 6 — *S. angustifolium*, n = 1061; 7 — *S. russowii*, n = 596, где n — частота встреч вида; x — деформация; одним цветом (черным или белым) обозначены зоны однородных совокупностей. По оси абсцисс — проективное покрытие, %; по оси ординат — встречаемость, %.

ТАБЛИЦА 1

Анализ распределения размеров латок *Sphagnum angustifolium*

Размер латок, см	n	n <sub>1</sub>	Встречаемость		χ <sup>2</sup>
			реальная	теоретическая	
До 15×15	16	8	0.66	0.33	8.00
От 15×15 до 50×50	4	8	0.17	0.33	2.00
Более 50×50	4	8	0.17	0.33	2.00
Сумма	24	24	—	—	12.00

Примечание. n — реальное число латок; n<sub>1</sub> — теоретическое число латок, исходя из H<sub>0</sub> (нулевой гипотезы: латки разного размера встречаются с одинаковой частотой); χ<sup>2</sup> — критерий соответствия нулевой гипотезе.

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость одновидовых латок разного размера в процентах

Размер латок, см	<i>Sphagnum magellanicum</i>	<i>Sphagnum russowii</i>	<i>Sphagnum angustifolium</i>	<i>Sphagnum nemoreum</i>	Встречаемость по H <sub>0</sub>
До 15×15	88	52	66	64	33
От 15×15 до 50×50	12	30	17	16	33
Более 50×50	0	18	17	20	33
χ <sup>2</sup>	21.55	5.63	12.00	10.64	

ТАБЛИЦА 3

Анализ распределения латок *Sphagnum magellanicum*

Латки	n	n <sub>1</sub>	Встречаемость		χ <sup>2</sup>
			реальная	теоретическая	
Одновидовые	14	5.85	0.20	0.15	11.35
С примесью других видов	25	33.15	1.10	0.85	2.00
Сумма	39	39.00	1.30	1.00	13.35

Примечание. Приведенные обозначения соответствуют обозначениям в табл. 1.

видов нулевая гипотеза также отвергается. Небольшие латки *S. angustifolium* и *S. capillifolium* встречается либо чистые, либо смешиваются в разновидовом моховом ковре (примесь других видов достигает 30—50 %). Таким образом, если примесь других видов сфагновых мхов в большинстве случаев в латках присутствует, то она составляет более 30 %. Среди более крупных латок мхов латки с примесью составляют 80—90 %; в них создаются благоприятные условия для всех видов сфагновых мхов.

В табл. 4 представлены результаты измерений зеленой части стебля 4 видов мхов — *S. magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. russowii* и *Polytrichum commune* как в одновидовых латках, так и в латках других видов мхов, где искомым видом присутствует как незначительная примесь (до 5 %).

В распределениях длины зеленой части стебля статистически выявились деформации. Как уже указывалось выше, наличие деформаций свидетельствует о качествен-

ТАБЛИЦА 4

Распределение длины зеленой части стебля мхов

Длина, мм	Частота встречаемости															
	<i>Sphagnum angustifolium</i> в ковче				<i>Sphagnum russowii</i> в ковче				<i>Sphagnum magellanicum</i> в ковче				<i>Polytrichum commune</i> в ковче			
	<i>S. agusti- folium</i>	<i>S. russowii</i>	<i>S. magel- lanicum</i>	<i>P. com- mune</i>	<i>S. russowii</i>	<i>S. magel- lanicum</i>	<i>S. agusti- folium</i>	<i>P. com- mune</i>	<i>S. magel- lanicum</i>	<i>S. agustifol- ium</i>	<i>S. russowii</i>	<i>P. com- mune</i>	<i>P. com- mune</i>	<i>S. magel- lanicum</i>	<i>S. agusti- folium</i>	<i>S. russowii</i>
20			4													
25			15													
30	3	7	29	2										2		
35	26	43	96	3	4	34	1	20	2							
40	85	66	94	10	45	38	38	2	74	22				41	2	5
45	53	21	53	6	54	12	8	3	56	25	29	7				
50	111	23	48	47	60	17	61	31	113	62	32	10	16	42	29	67
55	42	13	27	19	16	24	5	17	50	49	42	33				
60	31	12	23	42	58	19	65	41	112	38	62	23	20	33	50	56
65	9	7	0	21	42	4	0	1	27	12	19	53				
70	18	17	11	40	32	5	1	3	62			20	42	25	83	16
75	10	18		40	8	2		1	8			12				
80					16	6							29	10	89	1
85	12	2		4	2				5			6				
90													44		64	
95									1			13				
100													9		10	
105									5			4				
110													20		8	
120													33		2	
130													18			
140													12			
150													9			
$\bar{x} \pm S_x$	50.4± 0.58	48.5± 0.93	42.2± 0.50	61.5± 0.80	55.7± 0.64	48.4± 0.95	51.5± 0.58	55.5± 0.64	54.0± 0.49	52.0± 0.48	55.3± 0.46	66.5± 1.07	94.8± 1.70	56.1± 1.00	76.5± 0.80	57.3± 0.60

Примечание. Выделены достоверно установленные деформации распределения. Длина зеленой (фотосинтезирующей) части стебля рассматривается как показатель жизнеспособности мха условно на уровне особи. Чем больше длина, тем выше жизнеспособность.  $\bar{x}$  — средние значения,  $S_x$  — стандартные ошибки средних, мм.

ной неоднородности исследуемой совокупности. В случае одной деформации она состоит из 2, а при двух деформациях — из 3 качественно однородных совокупностей. Образование разных совокупностей в соответствии с разработанной В. С. Ипатовым концепцией конкуренции (Ипатов, 1968, 1969, 1970; Ипатов, Кирикова, 1999) можно рассматривать как дифференциацию особей в результате конкуренции.

Совокупность особей с наименьшими размерами интерпретируется как угнетенные, с наибольшими размерами — господствующие, с промежуточными размерами — индетерминантные (с неопределившейся тенденцией хода роста). Совокупность индетерминантных особей не обязательно должна быть представлена.

Анализ распределения значений длины зеленой части стебля всех изученных видов показывает, что в одновидовых ковриках мха имеются деформации, что свидетельствует о конкуренции. Конкуренция в одновидовых синузиях является обычным явлением и может рассматриваться как норма. Сомкнутые «головки» особей одного вида сокращают испарение с поверхности мха и делают возможной значительную дифференциацию роста (Смоляницкий, 1977). Присутствие особей других видов может изменять ситуацию как в одну, так и в другую сторону.

Рассмотрим характеристики каждого из видов сфагнума в собственной одновидовой синузии и в синузиях других видов мхов. Имеют место следующие ситуации.

1. У особей вида, являющегося примесью, имеются признаки конкуренции (распределение по длине зеленой части стебля деформировано), жизненность не отличается от нормы (в собственной синузии). Пример — *Sphagnum russowii* в ковре *Polytrichum commune*. Это свидетельство того, что особи вида-примеси выступают равноправными партнерами в конкурентном процессе с особями основного вида и имеют здесь столь же благоприятные условия, что и в своих одновидовых синузиях.

2. У вида-примеси признаки конкуренции есть, а жизненность выше нормы. Очевидно, что основной вид оказывает благоприятное воздействие на вид-примесь. Это *Sphagnum angustifolium* в ковре *Polytrichum commune* и *S. magellanicum* в *P. commune*.

3. У особей вида, являющегося примесью, имеются признаки конкуренции, но жизненность снижена. Примером являются *Sphagnum angustifolium* в ковре *S. russowii*, *S. russowii* в *S. angustifolium*. В этом случае негативное воздействие основного вида на совокупность особей вида-примеси хотя и наблюдается, но не приводит к угнетению всех особей.

4. У вида нет признаков конкуренции, жизненность снижена. Все особи вида-примеси находятся в угнетенном состоянии. Основной вид оказывает негативное влияние на вид-примесь. Пример — *Polytrichum commune* в *Sphagnum magellanicum*.

5. Кривая распределения особей вида-примеси по длине зеленой части стебля не имеет деформаций, но ряд распределения усечен в области малых и самых больших значений, а мода примерно соответствует моде в одновидовой синузии для господствующих особей. Пример — *Sphagnum magellanicum* в *S. russowii*. Жизненность вида-примеси в норме, видимо, особи этого вида находятся в благоприятных условиях и при конкуренции все они являются господствующими.

Взаимное влияние видов можно оценить, сравнив характеристики видов попарно. Особи *Sphagnum angustifolium* и *S. russowii* участвуют при их смешении в одном конкурентном процессе. Жизненность первого находится в норме (не отличается от жизненности в одновидовой синузии), а у *S. russowii* понижена, что свидетельствует о некотором негативном влиянии на него со стороны *S. angustifolium*. Можно предположить, что при смешении этих видов количественно преобладает *S. angustifolium*. У них существует взаимное благоприятствование, и в двухвидовых синузиях они могут сосуществовать благополучно в любых соотношениях. При смешении *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* конкуренция у обоих видов подавлена и жизненность снижена относительно нормы. Виды негативно влияют друг на друга. Тенденция изменения их количественного соотношения с течением времени непредсказуема. Однако при появлении третьего вида, в частности *S. russowii* (этот вид благоприятно влияет на оба вида), негативное взаимное воздействие может смягчиться и количественное соотношение этих видов может быть тогда в любой пропорции. *S. magellanicum* и *S. russo-*

ТАБЛИЦА 5

Диаметр головки стебля (мм) и число стеблей в одновидовых синузиях и в синузиях других видов мхов

Сочетание видов мхов	n	Диаметр головки, мм, $\bar{x} \pm S_x$	Число стеблей $\bar{x} \pm S_x$
<i>Sphagnum angustifolium</i> в собственном ковре	400	11.2 ± 0.11	1.3 ± 0.03
<i>S. angustifolium</i> в ковре <i>S. russowii</i>	229	10.7 ± 0.19	1.2 ± 0.03
<i>S. angustifolium</i> в ковре <i>S. magellanicum</i>	400	10.6 ± 0.11	1.1 ± 0.02
<i>S. angustifolium</i> в ковре <i>Polytrichum commune</i>	234	10.0 ± 0.11	1.1 ± 0.02
<i>S. magellanicum</i> в собственном ковре	528	18.3 ± 0.19	1.6 ± 0.03
<i>S. magellanicum</i> в ковре <i>S. angustifolium</i>	210	16.3 ± 0.31	1.4 ± 0.05
<i>S. magellanicum</i> в ковре <i>S. russowii</i>	184	16.1 ± 0.17	1.3 ± 0.04
<i>S. magellanicum</i> в ковре <i>P. commune</i>	181	17.0 ± 0.30	1.1 ± 0.02
<i>S. russowii</i> в собственном ковре	337	12.4 ± 0.14	1.2 ± 0.03
<i>S. russowii</i> в ковре <i>S. magellanicum</i>	161	13.0 ± 0.16	1.3 ± 0.04
<i>S. russowii</i> в ковре <i>S. angustifolium</i>	178	11.0 ± 0.15	1.1 ± 0.03
<i>S. russowii</i> в ковре <i>P. commune</i>	100	13.2 ± 0.21	1.3 ± 0.05
<i>P. commune</i> в собственном ковре	252	17.1 ± 0.18	1
<i>P. commune</i> в ковре <i>S. magellanicum</i>	153	15.2 ± 0.21	1
<i>P. commune</i> в ковре <i>S. angustifolium</i>	337	13.0 ± 0.12	1
<i>P. commune</i> в ковре <i>S. russowii</i>	142	12.4 ± 0.19	1

Примечание. n — количество измерений,  $\bar{x}$  — средние значения,  $S_x$  — стандартные ошибки средних. Выделены значения, отличающиеся на уровне значимости 0.05 от значений в одновидовых синузиях.

*wii* одинаково конкурентноспособны, у первого жизненность в ковре *S. russowii* в норме, а у *S. russowii* в ковре *S. magellanicum* жизненность несколько снижена. Это свидетельствует об отрицательном влиянии *S. magellanicum* на *S. russowii*. По всей видимости, в смешанных синузиях *S. magellanicum* должен количественно преобладать. Таким образом, наиболее благоприятные условия создаются у сфагнумов в чистых одновидовых синузиях. Взаимного благоприятствования не обнаружено. Взаимное угнетение наблюдается при смешении *S. angustifolium* и *S. magellanicum*. Наиболее слабые позиции у *S. russowii*.

Иначе складываются взаимоотношения сфагновых мхов с *Polytrichum commune*, который имеет наибольшие средние показатели — длину зеленой части стебля и диаметр «головки» стебля только в собственной куртине. Этот вид образует плотный ковер, причем длина его стеблей превышает длину стеблей сфагновых мхов. Поскольку скорость роста сфагновых мхов сильно зависит от влажности воздуха и достигает максимума при наибольшей ее величине (Смоляницкий, 1977), длинные стебли *P. commune* защищают отдельные особи сфагновых мхов от излишнего испарения и таким образом способствуют их росту и дифференциации и (при достаточном уровне стояния воды) повышают их жизненность. У сфагновых мхов при их смешении с *P. commune* наблюдается конкуренция. *Sphagnum russowii* в ковре *P. commune* имеет такую же жизненность, как и в своих одновидовых синузиях, а у *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* жизненность значительно выше нормы. С другой стороны, у *P. commune* в ковре сфагновых мхов конкуренция подавлена, а жизненность в 1.5—2 раза ниже нормы. Такие взаимоотношения должны приводить к вытеснению *P. commune* сфагновыми мхами и соответственно к смене политрихового мохового покрова на сфагновый.

Результаты измерения диаметров «головки» стебля и подсчета числа ветвлений стебля приведены в табл. 5. Мы не связываем размер головки и число ветвлений стеб-

ля сфагновых мхов с их жизненностью. По данным Л. Я. Смоляницкого (1977), эти показатели в значительной степени зависят от условий увлажнения. Густоветвистость растений является реакцией на крайние уровни стояния воды: при избыточном увлажнении она способствует капиллярному поглощению воды, а при недостаточной влажности за счет увеличения числа "ветвлений" стебля и смыкания длинноветвистых головок происходит увеличение сомкнутости мохового ковра. Влажность нижнего слоя воздуха в значительной степени влияет на рост растений. При низкой влажности воздуха наблюдается малая дифференциация растений по высоте. Любое растение, обогнавшее в росте соседние, оказывается быстро обезвоженным, в первую очередь подсыхают и съеживаются головки. Таким образом, наибольший размер головки в одновидовых синузиях *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* можно трактовать как свидетельство наиболее благоприятных по влажности воздуха условий в одновидовых синузиях. Для *S. russowii* таковыми условиями можно считать как одновидовые синузии, так и присутствие в качестве примеси в ковре *S. magellanicum* и *Polytrichum commune*. Такое объяснение вполне согласуется с вышеприведенными выводами.

### Заключение

В одновидовых синузиях исследованных мхов наблюдаются одновременно конкуренция и самоблагоприятствование. В смешанных двухвидовых синузиях имеет место либо взаимное, либо одностороннее угнетение, выражающееся в подавлении конкуренции (не всегда) и в снижении жизненности мхов. Результатом этого является существование одновидовых небольших латок мхов. При смешении видов их количественное соотношение зависит от конкретных локальных условий биотопа. В смеси сфагновых мхов с *Polytrichum commune* первые имеют благоприятные условия существования, а жизненность *P. commune* значительно снижена, что приводит к его вытеснению сфагновыми мхами и тем самым к смене сосняков долгомошных сосняками сфагновыми.

### Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и по программе «Университеты России».

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии. СПб., 1998. 390 с.  
Ипатов В. С. Дифференциация древостоя I // Вестн. ЛГУ. 1968. № 21. С. 59—69.  
Ипатов В. С. Дифференциация древостоя II. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине // Вестн. ЛГУ. 1969. № 15. С. 43—53.  
Ипатов В. С. Дифференциация древостоя III // Вестн. ЛГУ. 1970. № 3. С. 66—77.  
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Самоблагоприятствование в растительных сообществах // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 14—22.  
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1999. 316 с.  
Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. М., 1967. 328 с.  
Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1262—1272.

### SUMMARY

The distributions of parameters are investigated for individuals of *Sphagnum* species and *Polytrichum*. The proportion of pure moss patches and patches with additions of other species is analyzed. The investigated mosses in pure patches are competitive and self-favourable. Onesided or mutual oppression takes place in mixed two-species patches.