

ЛЕСНЫЕ МХИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ В ЮЖНОЙ И СРЕДНЕЙ ТАЙГЕ

О.Ю. Писаренко

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: o_pisarenko@mail.ru

Дана сравнительная характеристика видового состава и участия листостебельных мхов в зональных темнохвойных лесных сообществах подзон средней и южной тайги Западной Сибири. В сумме для них приводится 64 вида мхов.

Ключевые слова: тайга, темнохвойные леса, мхи, бриофлора, Западная Сибирь.

MOSSES OF WEST SIBERIAN FORESTS: DISTRIBUTION DIFFERENTIATION IN SOUTH AND MIDDLE TAIGA

O.Yu. Pisarenko

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: o_pisarenko@mail.ru

Characteristics of moss species composition and occurrence in zonal dark coniferous forests West Siberian middle and south taiga subzones are given. 64 moss species are listed in sum.

Key words: taiga, dark coniferous forest, mosses, bryoflora, West Siberia.

Тажная зона занимает подавляющую часть территории Западной Сибири и имеет протяженность с севера на юг более 1000 км. Согласно широтной смене растительности, ее подразделяют на три подзоны (Растительный покров..., 1985). При этом северотаежная подзона отличается преобладанием лиственных лесов, а для подзон средней и южной тайги характерны физиономически сходные леса с полидоминантным темнохвойным древостоем. Широтный градиент смены растительности осложняют высокая степень заболоченности территории (от 20 до 60 % в разных районах) и распространение песчаных отло-

жений и связанных с ними сосновых лесов с затушеванными зональными фитоценоотическими особенностями. Детализация критериев разграничения средней и южной тайги остается актуальной проблемой (Лашинский, Королюк, 2012; Лашинский, 2013).

Настоящей работой предпринята попытка решения этой проблемы на бриологическом материале. Цель исследования – выявление и сопоставление видового разнообразия и места листостебельных мхов в плакорных сообществах средне- и южно-таежных лесов. Для Западной Сибири подобного исследования ранее не проводилось.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на собственных материалах, собранных в 2007–2010 гг. На серии меридиональных трансект от подтаежной до северотаежной зоны в центральной части Западной Сибири в лесных сообществах выполнялись полные геоботанические описания, сопровождаемые сборами мхов (Писаренко, 2012). К анализу приняты описания темнохвойных лесов плакорных местообитаний на почвах тяжелого

механического состава. Систематизация и обработка геоботанических описаний выполнялись с помощью интегрированной ботанической информационной системы IBIS 6.2 (Зверев, 2007). Собранные образцы мхов хранятся в NSK. Названия видов мхов в работе даны согласно “Списку мхов Восточной Европы и Северной Азии” (Ignatov et al., 2006); названия сосудистых растений – по С.К. Черепанову (1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первоначально требовалось разграничить объекты, для которых составлялись и сравнивались брио-

характеристики. Для этого имеющиеся 115 описаний плакорных темнохвойных лесов были сведены в таб-

лицу и подвергнуты сортировке по методу эколого-флористической классификации. В результате этого описания разделили на две группы.

Общими чертами для сообществ обеих групп являются сомкнутый древостой, образованный *Abies sibirica* и/или *Pinus sibirica*, часто при участии *Picea obovata*, и блок видов-умброфитов, встречающихся с примерно равными классами постоянства (III–V) – *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, *Ortilia secunda*.

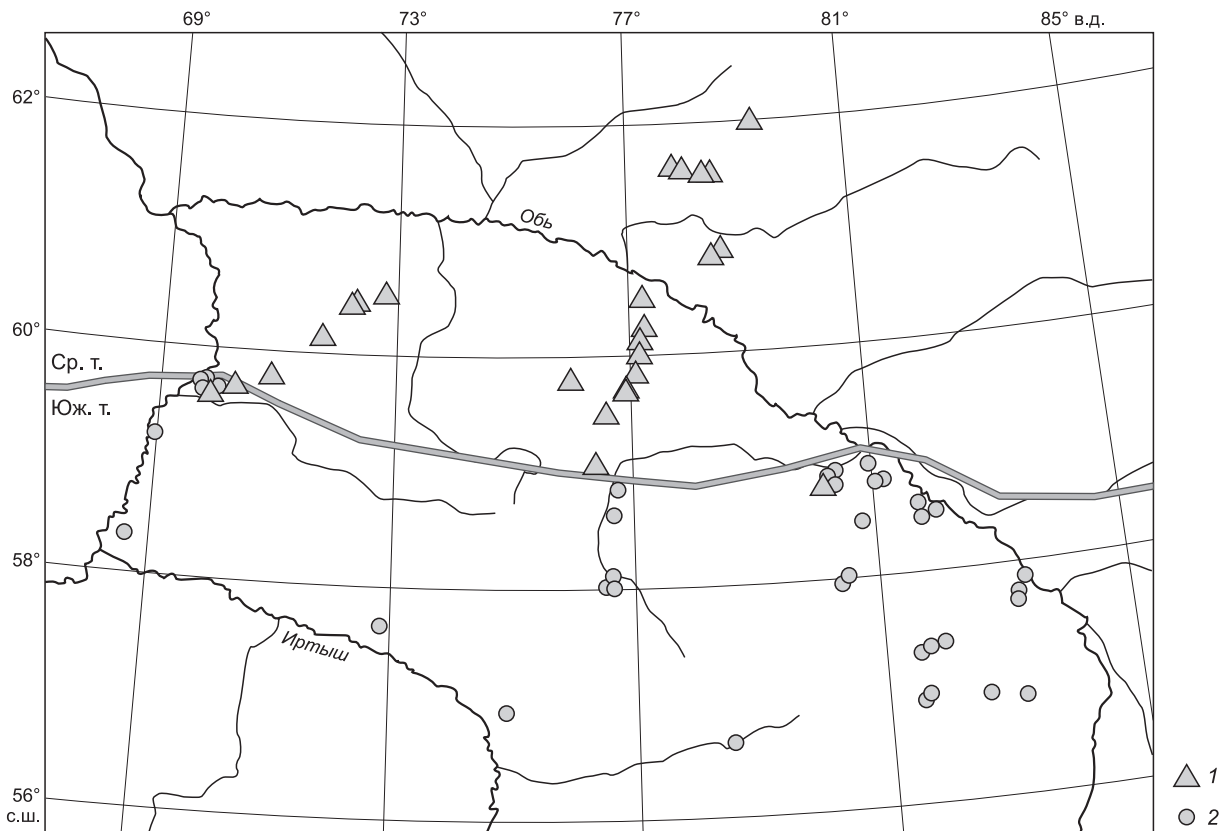
При этом леса первой группы отличаются бедным видовым составом при повышенном участии таежных видов: здесь обычны и обильны (с постоянством III–V класса по Браун-Бланке) *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, часто присутствуют *Lycopodium annotinum*, *Melampyrum pratense*, *Goodyera repens*, *Diphysastrum complanatum*; обычны гигрофильные олиготрофы *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*.

Леса второй группы характеризуются высоким видовым разнообразием. Они имеют развитый многовидовой кустарниковый ярус: постоянно присутствуют *Caragana arborescens*, *Daphne mezereum*, *Lonicera xylosteum*, *Ribes spicatum*, *Lonicera caerulea*, *Sambucus sibirica*. В сомкнутом богатом травяном ярусе обычны и часто обильны (до доминирования) *Carex macrou-*

ra, *Aconitum septentrionale*, *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis obtusata*. С высоким постоянством (III–V класса) присутствуют *Stellaria bungeana*, *Viola selkirkii*, *Paris quadrifolia*, *Galium triflorum*, *Rubus saxatilis*, *Gymnocarpium dryopteris*. Над ними отдельными побегами возвышаются высокорослые *Cacalia hastata*, *Angelica sylvestris*, *Pleurospermum uralense*, *Milium effusum*. В сообществах первой группы все перечисленные виды редки или отсутствуют.

По общему набору сосудистых растений леса второй группы более чем вдвое превосходят первые: число вошедших в геоботанические описания видов составляет 169 видов и 81 вид соответственно. Средствами IBIS проведено сопоставление сводных флористических списков этих двух групп – выявлено число общих видов и рассчитаны меры взаимовключения и коэффициенты сходства Сьеренса. Общими для обеих групп являются 66 видов (или 36 % от суммарного числа сосудистых растений); коэффициент сходства Сьеренса составляет 0.53; меры взаимовключения – 0.39 и 0.52 соответственно.

Кроме различий в видовом составе, две рассматриваемые группы темнохвойных лесов практически не перекрываются по широтному распространению (см. рисунок). Все описания первой группы собраны на пространстве между Сибирскими Увалами (самая



Картосхема района исследований.

Локалитеты сбора конкретных описаний: 1 – сообщества среднетаежных лесов; 2 – сообщества южно-таежных лесов. Граница между подзонами средней и южной тайги дана по: (Растительный покров..., 1985).

Состав и встречаемость видов листостебельных мхов в южно- и среднетаежных лесах Западной Сибири

Ярус	Вид	Юж. т	Ср. т.	Ярус	Вид	Юж. т	Ср. т.
d/z	<i>Hylocomium splendens</i>	V ²	V ³	z	<i>Campylidium sommerfeltii</i>	+	r
d/z	<i>Pleurozium schreberi</i>	V ²	V ³	z	<i>Pohlia nutans</i>	+	I
d/z	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	III ¹	+	d	<i>Sphagnum angustifolium</i>	+	I
d/z	<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	III	I	d/z	<i>Plagiomnium ellipticum</i>	I	.
d	<i>Polytrichum commune</i>	II	IV ¹	d/z	<i>P. medium</i>	I	.
d	<i>Dicranum polysetum</i>	II ¹	IV ¹	d	<i>Rhodobryum roseum</i>	I	.
d/z	<i>Ptilium crista-castrensis</i>	I ¹	III ¹	d	<i>Atrichum flavisetum</i>	+	.
z	<i>Pylaisia polyantha</i>	II	+	d	<i>A. undulatum</i>	+	.
z	<i>Orthotrichum speciosum</i>	I	I	d	<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	+	.
d/z	<i>Plagiomnium drummondii</i>	I	+	d	<i>B. mildeanum</i>	+	.
d/z	<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	I	+	z	<i>Callicladium haldanianum</i>	+	.
z	<i>Dicranum flagellare</i>	I	+	z	<i>Dicranella heteromalla</i>	+	.
d/z	<i>Brachythecium salebrosum</i>	I	+	d	<i>Drepanocladus aduncus</i>	+	.
d	<i>Polytrichum juniperinum</i>	I	I	z	<i>Haplocladium microphyllum</i>	+	.
d/z	<i>Sanionia uncinata</i>	I	I	z	<i>Helodium blandowii</i>	+	.
z	<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	I	I	z	<i>Mnium stellare</i>	+	.
z	<i>Neckera pennata</i>	I	I	d	<i>Plagiomnium confertidens</i>	+	.
z	<i>Tetraphis pellucida</i>	I	I	d	<i>Polytrichastrum longisetum</i>	+	.
z	<i>Dicranum fragilifolium</i>	I	I	z	<i>Schistostega pennata</i>	+	.
z	<i>D. fuscescens</i>	I	II	z	<i>Campylidium sommerfeltii</i>	+	r
d/z	<i>Climacium dendroides</i>	I	+	d/z	<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	+	.
z	<i>Pylaisia selwynii</i>	+	+	d	<i>Sphagnum centrale</i>	+	.
z	<i>Plagiothecium denticulatum</i>	+	+	d	<i>Warnstorfia pseudostraminea</i>	+	.
z	<i>P. laetum</i>	+	+	d/z	<i>Aulacomnium palustre</i>	+	I
z	<i>Amblystegium serpens</i>	+	+	d	<i>Sphagnum girgensohnii</i>	+	II
d/z	<i>Dicranum majus</i>	+	+	d	<i>Sph. wulfianum</i>	+	I
z	<i>Isopterygiopsis pulchella</i>	+	+	d	<i>Sph. warnstorffii</i>	.	I
z	<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	+	+	d	<i>Polytrichum strictum</i>	.	I
d	<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	+	+	d	<i>Sphagnum capillifolium</i>	.	+
d/z	<i>Dicranum scoparium</i>	+	+	d	<i>Sph. flexuosum</i>	.	+
d/z	<i>Thuidium recognitum</i>	+	+	d	<i>Sph. magellanicum</i>	.	+
z	<i>Dicranum montanum</i>	+	+	d	<i>Sph. russowii</i>	.	+
				d	<i>Polytrichum swartzii</i>	.	+

Примечание. Юж. т. – южно-таежные леса; Ср. т. – среднетаежные леса. **Классы постоянства;** встречается в описаниях, %: V – 81–100, IV – 61–80, III – 41–60, II – 21–40, I – 10–20, + – менее 10. Индексами указано **обилие**, %: 3 – 26–50, 2 – 6–25, 1 – 1–5.

северная точка 63°17' с.ш.) и широтными отрезками рек Васюган и Демьянка (наиболее южные точки описаний – 58°51' с.ш. в Томской области и 59°38' с.ш. в Тюменской). Описания лесов второй группы в большинстве собраны южнее: самые северные точки описаний – 59°43' с.ш. (севернее пос. Демьяновский, Тюменская обл.) и 58°57' с.ш. (южнее пос. Каргасок, Томская обл.); самые южные – 56°38' с.ш. (окр. нефтяного месторождения Верх-Тарское, Новосибирская обл.) и 56°56' с.ш. (окр. пос. Екатерининское, Омская обл.). Широтная граница между рассматриваемыми группами описаний практически совпадает с границей подзон средней и южной тайги (Растительный покров..., 1985). Иными словами, эти две группы темнохвойных лесов представляют собой зональную растительность плакорных местообитаний подзон средней и южной тайги; далее в тексте – среднетаежные и южно-таежные леса.

Всего в лесных геоботанических описаниях из подзон средней и южной тайги зарегистрировано 111 видов листостебельных мхов (Писаренко, 2012). Из них 47 видов найдены только в азональных сообществах – в долинных или заболоченных лесах. В зональных лесных сообществах, в описанных выше южно- и среднетаежных лесах отмечены в сумме лишь 64 вида – 55 и 46 соответственно (см. таблицу). Общими для обоих типов сообществ являются 35 видов (или 53 % от суммарного числа). Коэффициент сходства Сьеренса составляет 0.69; меры взаимовключения – 0.64 и 0.76. Таким образом, различия южно- и среднетаежных лесов по видовому составу мхов менее выражены, чем по составу сосудистых растений.

Заключаются они в следующем. В южно-таежных лесах несколько выше разнообразие эпифитных и эпиксильных видов (*Callicladium haldanianum*,

Haplocladium microphyllum), а также малообильных видов лесной подстилки (*Plagiomnium medium*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Polytrichastrum longisetum*, *Rhodobryum roseum*) и изредка встречающихся в микропонижениях мезо- и евтрофных гигрофитов (*Brachythecium mildeanum*, *Helodium blandowii*, *Mnium stellare*, *Plagiomnium ellipticum*). В среднетаежных лесах разнообразие эпифитов и эпиксиллов ниже. В почвенном покрове увеличивается постоянство и разнообразие гигрофильных видов, они уже не эпизодически по микропонижениям, а регулярно присутствуют в составе сообществ и образуют сомкнутые дерновинки площадью по несколько квадратных метров; одновременно мезо- и евтрофные виды замещаются на мезоолиготрофные и олиготрофные – появляются или увеличивают обилие *Sphagnum girgensohnii*, *S. warnstorffii*, *S. capillifolium*, *S. magellanicum*, *Polytrichum strictum* и др.

Примечательно, что описываемая разница в видовом составе мхов в большинстве случаев не связана с общим широтным распространением видов. Большинство отмеченных в лесах видов в широтном распространении вообще не ограничены пределами лесной зоны, но проникают далеко на север, до субарктических тундр (*Dicranum fuscescens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Plagiothecium laetum*, *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и др.) и даже северных арктических тундр (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Isopterygiopsis pulchella*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichum commune*, *Brachythecium mildeanum* и др.). Лишь для нескольких видов западно-сибирская часть ареала полностью ограничена лесной зоной (*Atrichum flavisetum*, *Callicladium haldanianum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Dicranum flagellare*, *D. fragilifolium*, *Haplocladium microphyllum*, *Neckera pennata*, *Orthotrichum obtusifolium*, *Plagiomnium confertidens*, *P. cuspidatum*, *P. drummondii*, *Rhodobryum roseum*, *Schistostega pennata*).

Однако, проникая далеко на север, очень немногие из перечисленных видов сохраняют свои позиции в плакорных сообществах (например *Hylocomium splendens*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum majus*). В северной части ареала большинство видов встречаются преимущественно или исключительно в сообществах в долинах рек или по логам. Так, например, находки на северном пределе распространения *Dicranum polysetum*, *Plagiothecium denticulatum*, *Plagiomnium ellipticum*, *Polytrichastrum longisetum*, *Brachythecium mildeanum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. curtum*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и др. приурочены к зарослям ив или ольховника на вогнутых элементах рельефа либо южных склонах логов (Волкова, Ребристая, 1989; Чернядьева, 1994; Czernyadjeva, 2001).

Аналогично, среди видов мхов, присутствующих в южно-таежных лесах и не отмеченных в среднетаежных (*Atrichum flavisetum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Callicladium haldanianum*, *Haplocladium microphyllum*, *Plagiomnium confertidens*, *P. medium*, *Rhodobryum roseum*, *Schistostega pennata*), нет ни одного, для которого самые северные местонахождения на Западно-Сибирской равнине лежали бы в пределах южно-таежной подзоны. Однако уже в пределах подзоны средней тайги находки всех перечисленных видов связаны исключительно с пойменными или долинными лесами (Писаренко, Таран, 2001; Чернядьева, Потемкин, 2002; Таран и др., 2006).

Иными словами, при обширности ареалов можно говорить, что фитоценотический оптимум этих видов в Западной Сибири находится в южно-таежных лесах, как это ранее показано для *Neckera pennata* (Писаренко, 2010).

Итак, южно- и среднетаежные леса Западной Сибири сходны по видовому составу обитающих в них мхов. Одновременно ценотическая роль мхов в рассматриваемых типах лесных сообществ резко различается.

В среднетаежных лесах проективное покрытие мхов в среднем составляет 80 % (варьируя от 30 до 100 %); при этом мхи формируют хорошо выраженный ярус – сомкнутый покров толщиной (с учетом нижних отмирающих частей стеблей) до 5–7 см и более. Этот рыхлый покров способен долго удерживать влагу, а в сухом виде обладает высокими теплоизолирующими свойствами; он оказывает влияние на температурный режим почвы и на характер увлажнения ее верхних слоев и, соответственно, – на прорастание семян и жизнь ювенильных растений и т. п. Наиболее постоянные виды – *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* – являются и самыми обильными; иногда может быть значительна примесь *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, а также видов *Sphagnum*.

В южно-таежных лесах позиции наиболее массовых сохраняются за теми же видами, что и в среднетаежных – *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, но моховой покров утрачивает пространственную гомогенность, становится фрагментарным: небольшие участки, площадью в несколько квадратных метров, занятые *Hylocomium splendens* или *Pleurozium schreberi*, перемежаются с участками, где мхи полностью отсутствуют или представлены рыхлыми дернинками *Plagiomnium medium*, *Rhodobryum roseum*, *Sciuro-hypnum* spp. и др. Развитие мохового покрова находится в обратной корреляции с сомкнутостью травяного яруса: в лесах с доминированием в *Carex macroura*, приуроченных к южной части южно-таежной подзоны, мхи полностью отсутствуют на почве; в лесах с разреженным травостоем, более обычных на севере подзоны покрытие мхов может достигать 60–80 %.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В плакорных лесных сообществах подзон южной и средней тайги Западной Сибири суммарно отмечено 64 вида листостебельных мхов. Из них общими для обоих типов сообществ являются 35 видов (или 53 % от суммарного числа). Разница южно- и среднетаежных лесов в видовом составе мхов менее выражена, чем в составе высших сосудистых растений.

Южно-таежные леса характеризуются большим видовым разнообразием мхов: 55 против 46 видов, отмеченных в среднетаежных лесах. Разница достигается в основном за счет большего разнообразия в южной тайге эпифитных и эпиксильных видов. В то же время для среднетаежных лесов имеется блок гигрофильных видов (главным образом олиго- и мезоолиготрофов), которые отсутствуют либо редко встречаются в южно-таежных лесах.

Изменения в видовом составе мхов в среднетаежных лесах по сравнению с южно-таежными обусловлены в большинстве случаев не широтной огра-

ниченностью ареалов видов, а смещением видов из плакорных сообществ в аazonальные.

При переходе от средней тайги к южной происходит резкая смена фитоценотической роли мхов: в среднетаежных лесах мхи образуют сомкнутый напочвенный покров, выраженный как ярус и оказывающий влияние на жизнь растительного сообщества; тогда как в южно-таежных лесах мхи приурочены к валежу и основаниям стволов деревьев, а в напочвенном покрове встречаются эпизодически.

Из отмеченных в южно- и среднетаежных лесах видов мхов лишь для 1/5 ареалы в Западной Сибири ограничены лесной зоной. Остальные виды проникают на север до тундровой зоны. Однако при обширности ареалов, фитоценотические оптимумы более чем половины видов лежат в таежной зоне.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 10-04-00078а.

ЛИТЕРАТУРА

- Волкова Л.А., Ребристая О.В.** К бриофлоре Тазовского полуострова (Западная Сибирь) // *Новости сист. низш. раст.* 1989. Т. 26. С. 150–157.
- Зверев А.А.** Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособие. Томск, 2007. 304 с.
- Лацинский Н.Н.** О понятии “бореальная лесная растительность” и ее распространении на Западно-Сибирской равнине // *Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы*: Тр. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию кафедры ботаники (Томск, 12–15 ноября 2013 г.). Томск, 2013. С. 99–101.
- Лацинский Н.Н., Королюк А.Ю.** Синтаксономия высших единиц лесной растительности южной тайги Западно-Сибирской равнины и гумидных низкогорий Алтае-Саянской горной области // *Изв. Самарского науч. центра Российской академии наук.* 2012. Т. 14, № 1 (4). С. 1047–1049.
- Писаренко О.Ю.** Материалы по распространению и экологии *Neckera pennata* Hedw. // *Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы IV Междунар. науч. конф.* (Томск, 1–3 ноября 2010 г.). Томск, 2010. С. 302–304.
- Писаренко О.Ю.** Лесные мхи Западной Сибири: встречаемость и распространение // *Раст. мир Азиатской России.* 2012. № 2 (10). С. 12–18.
- Писаренко О.Ю., Таран Г.С.** Мохообразные Елизаровского заказника (нижняя Обь) // *Krylovia.* 2001. Т. 3, № 2. С. 88–98.
- Растительный покров Западно-Сибирской равнины / И.С. Ильина, Е.И. Лапшина, Н.Н. Лавренко и др.** Новосибирск, 1985. 251 с.
- Таран Г.С., Казановский С.Г., Мульдьяров Е.Я.** Бриофлора Вах-Тымского отрезка поймы Оби в пространстве растительных сообществ // *Биологические ресурсы и природопользование.* Сургут, 2006. Вып. 9. С. 80–108.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Чернядьева И.В.** Листостебельные мхи низовьев р. Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова, Западносибирская Арктика) // *Бот. журн.* 1994. Т. 79, № 8. С. 57–67.
- Чернядьева И.В., Потемкин А.Д.** Флора мохообразных заповедника // *Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника.* СПб., 2002. С. 239–247.
- Czernyadjeva I.V.** Moss flora of Yamal Peninsula (West Siberian Arctic) // *Arctoa.* 2001. V. 10. P. 121–150.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al.** Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa.* 2006. V. 15. P. 1–130.