

К ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ *SPHAGNUM RIPARIUM*
AONGSTR. (SPHAGNACEAE, MUSCI)
ON THE ECOLOGICAL VARIABILITY OF *SPHAGNUM RIPARIUM*
AONGSTR. (SPHAGNACEAE, MUSCI)

С. Ю. ПОПОВ¹

S. YU. POPOV¹

Abstract

The main ecological factor influencing the variability of *Sphagnum riparium* is the moisture of habitat. It affects some qualitative characters (Tabl. 1, Fig. 3). The relation of moisture of habitat and the length of branch leaf is found statistically comprehensive. However the latter character is found not dependant of the light and nutrient conditions.

Резюме

Исследование изменчивости *Sphagnum riparium* в зависимости от тропности, увлажненности и освещенности местообитания выявило достоверные различия в изменении длины веточных листьев по градиенту влажности. Морфологический градиент среди качественных признаков выявлен также только в зависимости от фактора влажности.

ВВЕДЕНИЕ

Sphagnum riparium Aongstr. является одним из наименее изменчивых видов секции *Cuspidata*, что, вероятно, связано с его относительно неширокой экологической амплитудой (Савич-Любицкая, 1968; Buen, 1961; Vitt, Andrus, 1977; Gignac et al., 1991 и др.). Очевидно, поэтому исследования его экологической изменчивости с использованием методов статистики никогда не проводилось. На качественном уровне его изменчивость была описана Е. Руссовым, который выделял разновидности, в значительной части связанные с произрастанием в различных условиях влажности и освещения (Warnstorf, 1903). Так, в обводненных местообитаниях *S. riparium* имеет крупные головки и длинные густо облиственные ветви (var. *speciosum* Russ.), полупогруженные растения имеют крупные головки и рыхло облиственные веточки (var. *coryphaeum* Russ.), а плавающие в воде – мелкие головки и длинные рыхло облиственные ветви (var. *fluitans* Russ.). Для последней формы сообщается также, что веточные листья в верхней половине состоят почти исключительно из хлорофиллоносных клеток, местами с включенными между ними мешковидными водоносными клетками без волокон и пор, и только в нижней половине имеются клетки обоих типов.

Л. И. Савич-Любицкая (1952, 1968) приводит описание разновидностей Варнсторфа, отмечая, однако, что они не имеют таксономического значения, а соответствуют определенным экоморфам.

Целью данной работы является выяснение того, каким образом экологические факторы влияют на признаки *Sphagnum riparium*.

МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории Костромской таежной станции ИЭМЭЖ РАН (58° 14' с.ш. – 44° 25' в. д.) в 1993 г.

Sphagnum riparium был встречен здесь в пяти типах местообитаний:

(1-3) Заболоченные леса со смешанным составом пород, где заболачивание происходит в результате поднятия уровня грунтовых вод. Здесь он произрастает на либо на кочках (1), либо образует ковер (2), либо заполняет топкие обводненные понижения (3).

(4) В небольших открытых водоемах, часто искусственного происхождения, где он произрастает плавающим в воде, часто вместе с *Calliergon giganteum* и *Carex rostrata*.

(5) По берегам лесных ручьев и речек, где он произрастает наполовину или полностью погруженным в воду, в хороших условиях прозрачности и минерального питания. В таких

¹ – Россия 111555 Москва, ул. Сталеваров, 8/22 –1–28. – Stalevarov str., 8/22 –1–28, Moscow 111555 Russia

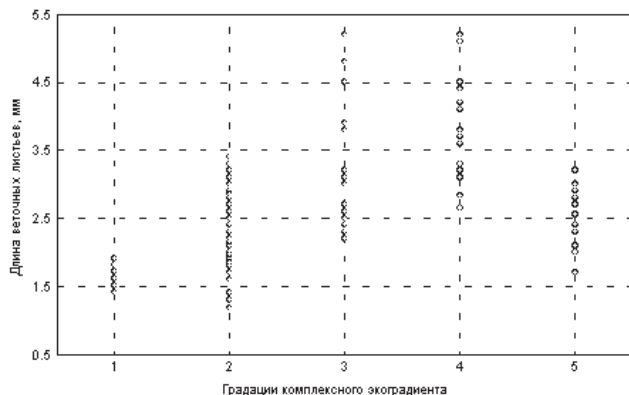


Рис. 1. Распределение длины веточных листьев *Sphagnum riparium* Aongstr. по типам местообитаний: 1 – кочки в заболоченном елово-лиственном лесу; 2 – ковер в заболоченном елово-лиственном лесу; 3 – мочажины в заболоченном елово-лиственном лесу; 4 – открытые водоемы; 5 – ковер вдоль лесных ручьев в черноольшанике.

Fig. 1. Distribution plot of the length of branch leaves of *Sphagnum riparium* Aongstr. in five types of habitats: 1 – hummock in swampy mixed forest; 2 – carpet in swampy mixed forest; 3 – hollow in swampy mixed forest; 4 – pond; 5 – cover along streams in mixed forest with *Alnus glutinosa*.

местах лес состоит либо из ели (*Picea abies*), либо из черной ольхи (*Alnus glutinosa*) с березой (*Betula pubescens*), а в травяном покрове – *Filipendula ulmaria*, *Carex rhynchophysa*, *Calamagrostis langsdorfii* и др. В последнем случае *Sphagnum riparium* произрастает вместе со *S. squarrosum* и *S. girgensohnii*.

Эти местообитания различаются по богатству минерального питания, освещенности и увлажнению. По этим факторам их можно ранжировать следующим образом:

мезоэвтрофные (5) – мезотрофные (1-4)
освещенные (4) – затененные (1-3, 5)

сильно увлажненные, где *S. riparium* полностью погружен в воду (3, 4) – умеренно увлажненные, где уровень воды находится в 5-20 см от поверхности головок (2, 5) – слабо увлажненные, т. е. кочки, где уровень воды находится на глубине 20-35 см от поверхности головок (1)

У растений изучались:

1. Длина и ширина стеблевых листьев; стеблевые листья брались с верхних 3 см стебля. С каждого растения было промерено по 10 стеблевых листьев.

2. Длина и ширина веточных листьев; веточные листья брались со средней части отстоящей веточки, причем веточки выбирались из трех различных пучков на одном и том же стебле, с верхней его части. С каждого растения было промерено по 10 веточных листьев.

3. Помимо измерений, отмечались качественные признаки: (а) наличие и характер пор и волокон в водоносных клетках; (б) положение хлорофиллоносных клеток на срезе веточного листа; (в) наличие или отсутствие апикальной поры в верхней части листа свисающей ветви с наружной поверхности; (г) внешний вид; (д)

цвет растения; (е) количество веточек в пучке.

Было исследовано 210 растений (местообитание (1) – 20; (2) – 119; (3) – 30; (4) – 20; (5) – 21). Количественные данные были обработаны на компьютере в программе STATISTICA for Win.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительное рассмотрение зависимости количественных признаков от экологических факторов с помощью критерия χ^2 выявило несущественное влияние трофности ($p < 0.95$) на рассматриваемые количественные признаки. Растения из освещенных местообитаний (4) в целом достоверно ($p > 0.999$) отличаются от растений затененных местообитаний (1+2+3+5), однако сравнение растений из освещенных обводненных местообитаний (4) и затененных обводненных (3), показывает недостоверные отличия ($p < 0.95$). Поэтому в дальнейшем мы анализировали распределения признаков *S. riparium* только вдоль градиента влажности.

Средняя длина стеблевых листьев *Sphagnum riparium* на исследованной территории составляет $1,36 \pm 0,18$ мм, средняя ширина – $1,00 \pm 0,16$ мм. Между этими параметрами существует хорошая корреляция ($r = 0,49$). Длина стеблевых листьев по градиенту влажности изменяется слабо ($r = 0,29$) (рис. 2б, табл. 1).

Форма стеблевых листьев слегка варьирует от треугольно-языковидных до языковидных и квадратно-языковидных (рис. 3). Вдоль градиента влажности она не обнаруживает закономерного распределения. Зато у молодых растений наблюдаются стеблевые листья без надорванной верхушки. В большинстве случаев на одном и том же гемизофильном растении обнаруживались листья как с ненадорванной, так и с глубоко рассеченной верхушкой, и все

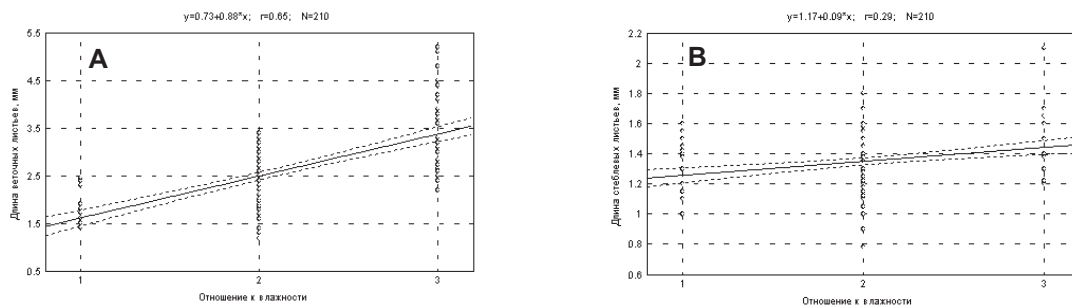


Рис. 2. Зависимость длины веточных (А) и стеблевых (В) листьев от влажности местообитания. По оси X – градации местообитаний по влажности: 1 – кочка, 2 – ковер, 3 – мочажина. Вверху над графиками: уравнение регрессии, коэффициент корреляции (r) между и количество измерений (N).

Fig. 2. Relationships of the length of branch (A) and stem (B) leaves on the moisture of habitat. Axis X: 1 – hummock, 2 – carpet, 3 – hollow. Axis Y: leaf length, mm. Above: an equation of regression, correlation (r), number of measurements (N).

переходы между ними (рис. 3). О растениях с ненадорванной верхушкой стеблевого листа сообщают также Р. Дэниельс и А. Эдди (Daniels, Eddy, 1985: 174).

Для веточных листьев средняя длина составляет $2.54 \pm 0,78$ мм, ширина - $0.86 \pm 0,23$ мм. Между этими параметрами прослеживается хорошая положительная корреляция ($r = 0.57$). Длина веточных листьев находится в явной зависимости от увлажненности местообитания ($r = 0,65$) (рис. 2а, табл. 1). Наиболее крупные листья обнаруживаются у плавающих в воде растений. Часто при этом в их верхней части отсутствуют водоносные клетки. Гемизофильные растения встречаются именно в этих условиях. По веточным листьям они, однако, ничем не отличаются от анизозофильных (рис 3).

Изменчивость качественных признаков растений, произрастающих в разных условиях увлажненности суммирована в таблице 1. Интересно отметить, что данные изменения строения *Sphagnum riparium* в разных по влажности местообитаниях наблюдались нами и в пределах одного и того же растения, если ему в своем росте удавалось обогнать подъем уровня воды. Это явление отмечала также Савич-Любицкая (1952: 164).

Таким образом, основным фактором среды, по которому распределяются экоморфы *Sphagnum riparium*, является влажность. Погруженные в воду растения резко отличаются фенотипически от растений ковра и кочек, комплекс признаков которых более сходен между собой (табл. 1). При увеличении

Таблица 1.

Изменчивость *Sphagnum riparium* в зависимости от увлажненности микроместообитания.

Признак	Отношение к влажности		
	Кочка	Ковер	Мочажина
Доля площади пластинки веточного листа, лишенная хлорофиллоносных клеток	1/5 - 1/10	1/3	2/3
Поры водоносных клеток на наружной поверхности листьев отстоящей ветви	нет	нет	нет
Поры водоносных клеток на внутренней поверхности листьев отстоящей ветви	неясные некольчатые поры		нет
Количество веточек в пучке (отстоящих/свисающих)	2/2	2/2	4 (не дифференцированы)
Стебель	гнувшийся	ломкий	ломкий
Головка	средних размеров, густая, компактная	крупная, густая, компактная	мелкая, рыхлая
Окраска растений	салатовые	от темно-зеленых до светло зеленых	темно-зеленая до бурой

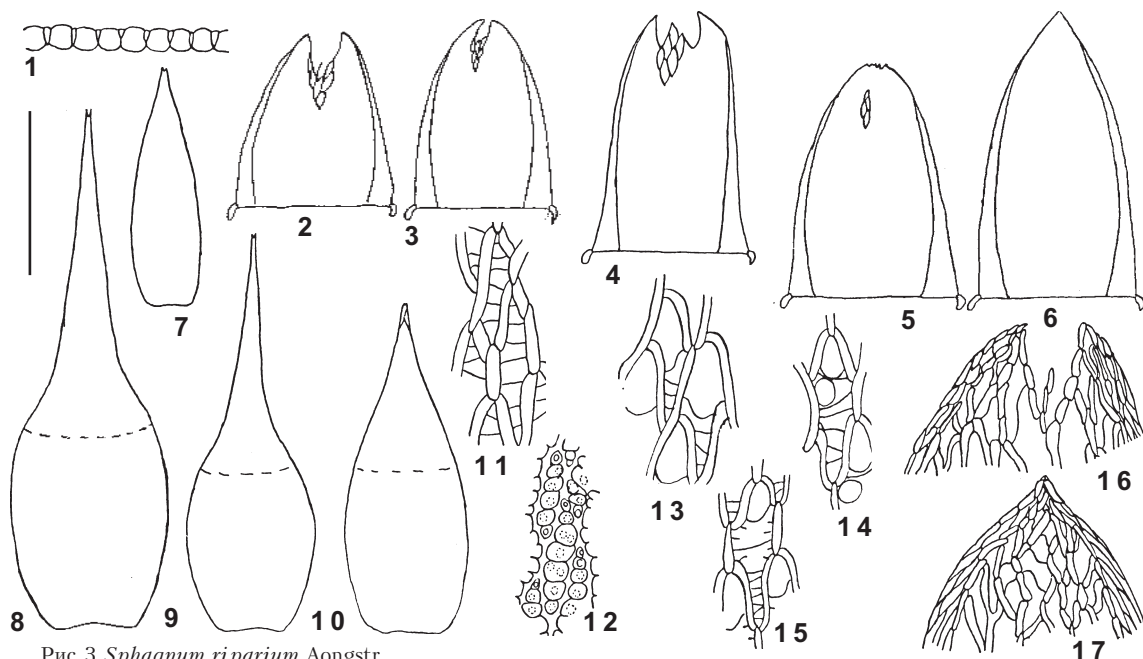


Рис. 3. *Sphagnum riparium* Aongstr.

1 – поперечный срез веточного листа; 2-6 – стеблевые листья; 7 – лист свисающей ветви; 8-10 – листья отстоящей ветви; 11-12 – водоносные клетки верхней части листа отстоящей ветви (погруженное в воду растение), с наружной (11) и внутренней (12) поверхности листа; 13-15 – водоносные клетки верхней части свисающих ветвей: 13 – наружная поверхность листа растения, образующего ковер; 14 – наружная поверхность листа плавающего растения; 15 – внутренняя поверхность листа плавающего растения. 16-17 – варианты верхней части стеблевых листьев. Размер линейки соответствует 1 мм для листьев и 0,1 мм для клеток.

1 – transverse section of branch leaf; 2-6 – stem leaves; 7 – leaf of pendent branch; 8-10 – leaves of divergent branch; 11-12 – hyaline cells of the upper part of divergent branch leaf (submerged plant), from convex (11) and concave (12) surfaces; 13-15 – hyaline cells of the upper part of pendent branch leaf: 13 – convex surface of leaf from plant forming cover; 14 – convex surface of leaf from submerged plant; 15 – concave surface of leaf from submerged plant; 16-17 – upper parts of stem leaves. Scale bar 1 mm for leaves and 0.1 mm for cells.

влажности местообитания медленно увеличивается длина стеблевых листьев и резко – веточных (рис. 2а, табл. 1), что совпадает с тенденциями, отмеченными для других видов секции *Cuspidata*, а именно *S. fallax*, *S. balticum*,

S. jensenii и *S. cuspidatum* (Слука, 1966; Flatberg, 1988а, б). Хорошая корреляция между длиной и шириной как веточных, так и стеблевых листьев показывает, что их размеры изменяются пропорционально.

ЛИТЕРАТУРА

- BUEN, H. 1961. *Sphagnum riparium* in Norway. – *Nytt. Mag. Bot.* **9**: 25-30.
- DANIELS, R. E., A. EDDY 1985. Handbook of European Sphagna. Great Britain. *Inst. of Terrest. Ecol.*, 252.
- FLATBERG, K. 1988a. *Sphagnum viridum* sp. nov., and its relation to *Sphagnum cuspidatum*. – *Skifter 1, Tapir forlag, Trondheim*: 63.
- FLATBERG, K. 1988b. Taxonomy of *Sphagnum annulatum* and related species. – *Ann. Bot. Fen.* **25**: 303-350.
- GIGNAC, L.D., D.H. VITT, S.C. ZOLTAI, S.E. BAYLEY 1991. Bryophyte response surfaces along climatic, chemical, and physical gradients in peatlands of Western Canada. – *Nova Hedwigia*, **53**(1-2): 27-71.
- [SAVICZ-LYUBITSKAYA, L. I.] САВИЧ-ЛЮБИЦКАЯ, Л. И. 1952. Сфагновые (торфяные) мхи – [Sphagnum (peat) mosses] В кн.: *Флора споровых растений СССР. Т.1. Листостебельные мхи (ред. Савиц В. П.) М.-Л. Изд-во АН СССР [In: Savicz, V.P. (ed.) Flora sporovykh rastenii SSSR. T. 1. Listostebel'nye mchi. Moskva-Leningrad, Izd. AN SSSR]* **1**: 1-254.
- [SAVICZ-LYUBITSKAYA L.I. & Z. N. SMIRNOVA] САВИЧ-ЛЮБИЦКАЯ, Л.И., З. Н. СМЕРНОВА 1968. Определитель сфагновых мхов СССР. – [The Handbook of Sphagnaceae of the USSR] *Л., Наука [Leningrad, Nauka]*, 112.
- [SLUKA, Z. A.] СЛУКА, З. А. 1966. Об изменчивости стеблевых листьев у *Sphagnum apiculatum* H.Lindb. – [On the variability of the stem leaves of *Sphagnum apiculatum* H. Lindb.] *Вестник Моск. Унив. [Vestnik Mosk. Univ.]* **5**: 73-77.
- WARNSTORF, C. 1903. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. I. Leber- und Torfmoose. – *Leipzig, Borntraeger*, 481.
- VITT, D. H., R. E. ANDRUS 1977. The genus *Sphagnum* in Alberta. – *Can. J. Bot.* **55**: 331-357.