

УДК 582.32(476.6)

А. А. САКОВИЧ¹, Г. Ф. РЫКОВСКИЙ²

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МОХООБРАЗНЫХ НА ФОРТАХ ГРОДНЕНСКОЙ КРЕПОСТИ (БЕЛАРУСЬ)

¹*Гродненский государственный университет им. Я. Купалы, Гродно, Беларусь,
e-mail: anastasia_pryaz@inbox.ru*

²*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск,
e-mail: dr.rykovsky@yandex.by*

Многочисленные на территории Беларуси старые бетонные фортификации являются рефугиумами для поселения и сохранения видов мохообразных различной экологии, в том числе редких и исчезающих, прежде всего кальцефилов. Эти сооружения являются аналогами скальных карбонатных горных пород. В связи со спецификой данных антропогенных экотопов, необычных для природного комплекса Беларуси, возникла необходимость оценить важнейшие факторы экспансии мохообразных на данные сооружения. Объектом исследования стал один из крупнейших комплексов оборонных сооружений – Гродненская крепость. Здесь выявлены главные лимитирующие факторы при заселении мохообразными фортификаций – тип субстрата, воздушно-водный режим и поверхность субстрата.

Ключевые слова: бриофлора, Беларусь, бетонные фортификации, Гродненская крепость, экспансия, рефугиум, экологическая дифференциация.

A. A. SAKOVICH¹, G. F. RYKOVSKY²

ECOLOGICAL DIFFERENTIATION OF BRYOPHYTES AT GRODNO FORTRESSES (BELARUS)

¹*Yanka Kupala State University of Grodno, Grodno, Belarus, e-mail: anastasia_pryaz@inbox.ru*

²*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus,
e-mail: dr.rykovsky@yandex.by*

Old concrete fortifications, which are numerous on the territory of Belarus, are refugiums for population and conservation of ecologically different mosses, including rare and endangered species, mainly calciphilous. These structures are analogous to the rocky calcareous rocks. In view of specific these anthropogenic ecotopes that are unusual for a natural complex of Belarus, the need to assess the most important factors for the expansion of mosses to such facilities emerged. One of the largest complexes of fortifications – Grodno fortress is taken as a case study. The main limiting factors in the distribution of bryophytes on fortifications identified here. The main limiting factors are the type of substrate, air-water regime and substrate surface.

Keywords: bryophyte flora, Belarus, concrete fortifications, Grodno fortress, expansion, refugium, ecological differentiation.

Введение. С эволюционной точки зрения экологическая дифференциация мохообразных имеет свои особенности, которые связаны с большей эволюционной стабильностью представителей мохообразных по сравнению с сосудистыми растениями и с формированием у мохообразных на этой основе обширных географических ареалов. В результате мохообразные как бы уменьшают число экосистем, в состав которых входят. Экологическая дивергенция вызвана адаптацией к определенной экологической сфере. Это может приводить к определенной структурно-функциональной специфике и, в конечном итоге, к генетической изоляции. Однако родственные виды, изолированные пространственно, но с невысоким генетическим барьером, при наложении их ареалов могут подвергаться скрещиванию, образуя гибриды.

Мохообразные избирают места произрастания в соответствии с их исторически сложившимися экологическими требованиями. Однако, в отличие от сосудистых растений, они гораздо более свободны в выборе подходящих субстратов, прежде всего из-за отсутствия у них корневой системы. Вместе с тем им свойственны в той или иной мере избирательность к характеру субстрата, определенная степень специализации. Основная движущая сила в освоении новых субстратов – уклонение от конкуренции в сообществах, но именно конкуренция «включает» тонкие механизмы адаптации. С этой точки зрения позиции мхов и печеночников неодинаковы. Экологическая лабильность у бриевых мхов больше, чем у печеночников, что в значительной степени связано с широким распространением у них, как и у цветковых растений, полиплоидии. Эта лабильность проявляется и в старых бетонных фортификациях как антропогенных аналогов карбонатных скальных пород.

Экологическая дифференциация видов растений – это в первую очередь следствие экологической изоляции, а также разобщенности их функциональных мест в экосистеме. В экологии растений принципиально важно выявление механизмов данной дифференциации в режимах под влиянием одного или нескольких лимитирующих экологических (абиотических или биотических) факторов, действующих совместно или по отдельности с учетом перекрытия ниш близкородственных видов.

Для определения функционального места видов в экосистеме в настоящее время все чаще стали использовать факторный анализ, который позволяет решить две важные проблемы исследования: описать объект измерения всесторонне и вместе с тем комплексно [1, 2]. При этом необходимо выбирать конкретные экологические факторы, являющиеся наиболее значимыми, а в идеале и лимитирующими для выстраивания факторной структуры, т. е. необходимые и достаточные для полного анализа с учетом их совокупного воздействия на исследуемые таксоны. В связи с этим само местообитание рассматривается как показатель со многими переменными, воздействующими на вид или виды в целом [1]. Интерпретация факторов в большинстве случаев достаточно субъективна и зависит в первую очередь от экологической интуиции исследователя, его опыта и объема данных по конкретным таксонам и экологическим факторам.

Цель нашего исследования – выявление экологических факторов, определяющих распределение видов мохообразных на фортификационных сооружениях Гродненской крепости (Беларусь) времен Первой мировой войны.

Материалы и методы исследования. Объектом исследования являлись мохообразные антропогенных сооружений – аналогов карбонатных горных пород в равнинных условиях Беларуси, предметом исследования – комплексы видов мохообразных, произрастающих в условиях старых бетонных сооружений Гродненской крепости.

В качестве модельной группы нами использованы мохообразные-эпилиты – 90 видов, произрастающих на 11 фортификационных сооружениях времен Первой мировой войны в окрестностях г. Гродно (Беларусь) [3, 4]. Бриофлористические исследования на фортах проводили с 2008 по 2013 г. методом выборочных проб флоры (конкретных, локальных), используя детальный, детально-маршрутный подходы и тотальный учет мохообразных [5, 6]. Встречаемость таксонов определяли по [7, 8]. Для оценки (в баллах) обилия мхов на фортах использовали шкалу Ж. Браун-Бланке [9].

Определение гербарного материала мохообразных проведено по общепринятым сравнительно-морфологическому, морфологическому и анатомическому методам с применением микроскопии [7–9] согласно фундаментальным изданиям «Флора Беларуси. Мохообразные» [10, 11], а также ряду других литературных источников [12–15].

Для оценки комплексного влияния факторов на экологическую дифференциацию мохообразных использован метод главных компонент (*Principal component analysis (variance-covariance)*) в статистическом пакете PAST version 3.01 [16, 17].

Результаты и их обсуждение. В результате проведенной статистической обработки данных с помощью факторного анализа нами выделены три главные компоненты, регулирующие распределение видов по исследованным экотопам и определяющие 51,6 % дисперсии экспериментальных данных (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Первые три главные компоненты корреляционной матрицы распределения мохообразных по фортификациям

Главная компонента	Собственное значение	Дисперсия, %	Кумулятивная дисперсия, %
1	0,65	27,9	27,9
2	0,32	13,8	41,7
3	0,23	9,9	51,6

Анализ факторных нагрузок по выделенным главным компонентам позволил нам получить их условно однозначную экологическую интерпретацию. При этом первая главная компонента, связанная с распределением видов в зависимости от характера субстрата и определенная нами как *тип субстрата* (биотопическое распределение), составила 27,9 %, вторая главная компонента, связанная с *воздушно-водным режимом* данных местообитаний (определялась по спектру гидроморф), – 14 % от общей дисперсии, третья главная компонента, связанная с распределением видов и определенная нами как *поверхность субстрата* (степень деструкции (целостности) и характер поверхности субстрата), – 9,9 % от общей дисперсии. Отмечено, что третья главная компонента нами определена с невысокой долей вероятности, так как степень дисперсии невысока, и в такой ситуации, когда в анализе находится большое количество видов, имеющих разную экологическую приуроченность, сложно судить об однозначности определения фактора. Тем не менее, при анализе полученных показателей мы исходили из наиболее вероятной интерпретации данного экологического фактора.

Первая главная компонента определена нами как *тип субстрата* на основании невысоких выровненных факторных нагрузок на биотопы (+0,02...+0,38), а также по сходству субстратов по составу – все форты являются скально-бетонными сооружениями карбонатного состава (табл. 2). Отмечены положительные факторные нагрузки на виды мхов, имеющих в большей степени ксероморфные признаки с относительно широкой амплитудой толерантности к субстрату, тогда как отрицательные нагрузки более выражены для облигатных эпилитов. Таким образом, увеличение положительной факторной нагрузки ведет к преобладанию эвритопных видов, тогда как отрицательная нагрузка в большей степени касается стенотопов.

Т а б л и ц а 2. Значение факторных нагрузок на первые три главные компоненты корреляционной матрицы распределения видов по фортам

№ форта	Главная компонента		
	Первая	Вторая	Третья
1	0,3099	0,5775	0,2902
2	0,2693	0,1839	0,3582
3	0,3756	-0,03445	-0,1253
4	0,3529	0,176	0,2926
5	0,3155	0,1044	-0,3818
6	0,323	0,1917	-0,5896
7	0,3476	-0,2025	0,1136
8	0,2916	-0,5714	0,1287
9	0,346	-0,3026	-0,1895
11	0,1127	0,08243	0,07104
12	0,01649	0,1107	-0,1114
13	0,1532	-0,2737	0,3315

Вторая главная компонента нами интерпретирована как *воздушно-водный режим биотопа*. Доказательством этого служит относительно максимальная факторная нагрузка (0,6) на биотоп в окружении лугового фитоценоза (форт № 1) и минимальная на форт в лесном фитоценозе (-0,6) (форт № 8) (табл. 2), а также группировки видов бриофитов относительно положительных и отрицательных нагрузок: 90 % видов с высокими отрицательными значениями нагрузок имеют мохообразные гигрофильного ряда, а положительные факторные нагрузки имеют виды ксерофильного ряда и мезофиты (67 %), т. е. при усилении отрицательной факторной нагрузки увели-

чивается количество гигрофильных видов. Таким образом, интерпретация факторных нагрузок второй главной компоненты составлена на основе спектра гидроморф бриофитов и положения биотопов относительно уровня освещенности, который во многом определяет воздушно-водный режим.

Третья главная компонента, на наш взгляд, определяет *поверхность субстрата*. Основанием для этого служит максимальная факторная нагрузка (–0,59) на форт № 6 (табл. 2). Для него характерна высокая степень фрагментации субстрата и неровность поверхности в связи с наличием в строительном материале достаточного количества силикатных включений, что создает мозаичное сочетание фрагментов бетона со щелочной реакцией и силикатного материала с кислой реакцией. По нашему представлению, подтверждением тому являются отрицательные факторные нагрузки на следующие виды: *Tortella tortuosa* Hedw. (–0,87), *Orthotrichum anomalum* Hedw. (–0,47), *Orthotrichum cupulatum* Brid. (–0,62), *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr. (–0,96), *Schistidium apocarpum* (Hedw.) Bruch et al. (–0,38).

Tortella tortuosa является представителем степной карбонатной бриофлоры аридного семейства (*Pottiaceae* Schimp.), предпочитает субстрат, обогащенный карбонатами. Из этого, по нашему мнению, следует, что главным лимитирующим фактором для нее является дефицит карбонатности, а не климатические показатели, поскольку ареал *Tortella tortuosa* охватывает различные растительные климатические зоны [18].

Orthotrichum anomalum и *Orthotrichum cupulatum* – представители эпифитного семейства умеренных широт (*Orthotrichaceae* Arn.), но вторично устойчиво адаптированы и к карбонатным скально-каменистым субстратам [18].

Leucodon sciuroides является представителем эпифитов (*Leucodontaceae* Schimp.), характерных для широколиственных пород третичного генезиса, предпочитает субстраты, близкие к нейтрально-щелочной реакции [18].

Schistidium apocarpum – эпилит (*Grimmiaceae* Arn.), который выбирает для произрастания карбонатные скальные субстраты и является одним из самых широко распространенных видов, встречающихся на антропогенных карбонатных субстратах [18].

Заключение. Таким образом, нами предполагается следующая картина экспансии мохообразных-эпилитов на новые местообитания в условиях равнины, в частности на бетонно-каменные сооружения. Главным лимитирующим фактором при заселении мохообразными местообитаний является тип субстрата (абсолютная потребность в скальных породах), т. е. по этому критерию у видов-эпилитов наименьшая экологическая пластичность. При заселении местообитаний с таким типом субстрата, как каменно-бетонный, предпочтение отдается в первую очередь местообитаниям с подходящим воздушно-водным режимом (дифференциация среди гелиоморф и гидроморф), а затем – местообитаниям скальных субстратов с подходящей поверхностью и площадью экотопа.

Авторы выражают благодарность за любезно оказанную консультативную помощь при анализе материала заведующему кафедрой ботаники ГрГУ им. Я. Купалы доценту О. В. Солинову.

Список использованной литературы

1. Тихомиров, В. Н. Анализ факторов экологической дифференциации близкородственных видов (на примере рода *Pilosela* Hill.) / В. Н. Тихомиров // Вес. НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2001. – № 2. – С. 52–55.
2. Мойсейчик, Е. В. Экологическая дифференциация прибрежно-водных фитоценозов р. Нача в условиях антропогенной трансформации // Е. В. Мойсейчик, О. В. Солинов // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: лекции и материалы докл. Всерос. школы-конф., п. Борок, 18–21 ноября 2008 г. – Борок, 2008. – С. 201–204.
3. Пивоварчик, С. А. Белорусские земли в системе фортификационных строений Российской империи и СССР (1772–1941 гг.) / С. А. Пивоварчик. – Гродно: ГрГУ, 2006. – 252 с.
4. Люттик, Д. Сто лет одиночества. Неизвестная крепость Российской империи / Д. Люттик, А. Семенчук. – Минск: Юстмаж, 2012. – 48 с.
5. Толмачев, А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике / А. И. Толмачев // Журн. рус. бот. об-ва. – М., 1931. – Т. 16, № 1. – С. 111–124.
6. Толмачев, А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза / А. И. Толмачев. – Новосибирск: Наука, 1986. – 197 с.

7. Федорук, А. Т. Ботаническая география: полевая практика: учеб. пособие / А. Т. Федорук. – Минск: БГУ, 1976. – 224 с.
8. Лемеза, Н. А. Геоботаника: учеб. пособие / Н. А. Лемеза, М. А. Джус. – Минск: Выш. шк., 2008. – 255 с.
9. Жукова, Л. А. Полевой экологический практикум: учеб. пособие / под ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : Мар. гос. ун-т, 2000. – Ч. 1. – 112 с.
10. Рыковский, Г. Ф. Флора Беларуси. Мохообразные: в 2 т. / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский; под ред. В. И. Парфенова. – Минск: Тэхналогія, 2004. – Т. 1: Andreopsida–Bryopsida. – 2004. – 437 с.
11. Рыковский, Г. Ф. Флора Беларуси. Мохообразные: в 2 т. / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский; под ред. В. И. Парфенова. – Минск: Беларус. навука, 2009. – Т. 2: Hepaticopsida – Sphagnopsida. – 2009. – 213 с.
12. Игнатов, М. С. Флора мхов Средней России: в 2 т. / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – М.: КМК Scientific Press Ltd, 2003. – Т. 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. – С. 1–608.
13. Бардунов, Л. В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири / Л. В. Бардунов. – Л.: Наука, 1969. – 329 с.
14. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР / А. Л. Абрамова [и др.]. – М., Л.: Изд. АН СССР, 1968. – 716 с.
15. Мельничук, В. М. Определитель лиственных мхов средней полосы и юга Европейской части СССР / В. М. Мельничук. – Киев: Навук. думка, 1970. – 120 с.
16. Past 3.x – the Past of the Future [Electronic resource]. – Режим доступа: <http://folk.uio.no/ohammer/past/>. – Дата доступа: 16.06.2015.
17. Шитиков, В. К. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. / В. К. Шитиков, Г. С. Розенберг. – Тольятти: Кассандра, 2013. – 314 с.
18. Бойко, М. Ф. Чекліст мохоподібних України / М. Ф. Бойко. – Херсон: Айлянт, 2008. – 232 с.

Поступила в редакцию 27.07.2015