

УДК 55:57:58:59:61:91
ISSN 2500-2961

СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
ТЕХНОЛОГИИ

4.2016

УЧРЕДИТЕЛЬ:

Московский
педагогический
государственный
университет

Издается с 2011 г.

ПИ № ФС 77–67765
от 17.11.2016 г.

Выходит 4 раза в год

Адрес редакции:
109240, Москва,
ул. В. Радищевская,
д. 16–18

Сайт: www.mpgu.rf,
см. раздел «Издания МПГУ»
E-mail: izdat_mgoru@mail.ru

ISSN 2500-2961

SOTSIAL'NO-EKOLOGICHESKIE
TEKHNOLOGII

4.2016

Environment and human:
ecological studies

THE FOUNDER:
Moscow State
University
of Education

The journal has been published
since 2011

Mass media
registration
certificate
ПИ № ФС 77-67765
as of 17.11.2016г.

The journal is published 4 times a year

Editorial office:
Moscow, Russia,
Verhnyaya
Radishchevskaya str.,
16-18, room 223,
1092403

E-mail: izdat_mgopu@mail.ru
Information on journal can be
accessed via: www.mpgu.pf

А.А. Сакович

Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича
Национальной академии наук Беларуси,
220072, г. Минск, Республика Беларусь;
Гродненский государственный университет им. Я. Купалы,
220023, г. Гродно, Республика Беларусь

Изменчивость ценотических параметров бриофитов фортификационных сооружений Первой и Второй мировых войн в Беларуси¹

На территории Беларуси широко распространены бетонные фортификации времен Первой и Второй мировых войн. Данные сооружения являются важным объектом для ботанических исследований, т.к. имеют скалистую основу с карбонатным составом (что является редким явлением для равнинной страны), являются разновозрастными (70 и 100 лет), с разной степенью деструкции, расположенными в различном фитоценотическом окружении объектами.

Целью нашей работы является сравнительная характеристика ценотических параметров бриофитов фортификационных сооружений Первой и Второй мировых войн на территории Республики Беларусь для выявления видоспецифичного поведения бриофитов при освоении искусственных скалистых субстратов в условиях Русской равнины.

Бриофлористические исследования проводили на более чем 140 фортификациях, составляющих 9 укрепрайонов, в период с 2008 по 2015 гг. методом конкретных или локальных флор. Использовали детальный и детально-маршрутный подходы, метод тотального учета мохообразных. Таксономическое определение гербарного материала мохообразных проводили согласно

¹ Выражаю благодарность заведующему кафедрой ботаники Гродненского государственного университета им. Я. Купалы, кандидату биологических наук О.В. Созинову за обсуждение, помощь в обработке и ценные рекомендации по работе, а также своему научному руководителю – главному научному сотруднику Института экспериментальной ботаники Национальной академии наук Беларуси, доктору биологических наук Г.Ф. Рыковскому за бесценный научный и личный опыт в изучении такой сложной формы растительного мира, как мохообразные.

общепринятому сравнительно-морфологическому и анатомическому методам с применением микроскопии. Оценку обилия мхов на фортификациях проводили с использованием шкалы Ж. Браун-Бланке. Частоту встречаемости видов определяли для каждого укрепрайона, а затем для каждой фортификационной группы (комплекс сооружений Первой и Второй мировых войн). Встречаемость таксонов классифицировали по классам константности: I (1–20%), II (21–40%), III (41–60%), IV (61–80%), V (81–100%).

Изучены ценотические параметры 144 мохообразных. Исследована изменчивость константности и обилия видов мохообразных как маркеров стадий сукцессий на разновозрастных сооружениях. Разработана авторская классификация бриофитов по изменчивости их встречаемости (стабильные, убывающие, возрастающие, из них выделены подгруппы реактивные и проактивные) и обилия (положительно динамичные, отрицательно динамичные, устойчивые), на основе которой выявлены раннесукцессионные и поздне-сукцессионные виды. Анализ относительного положения ценопопуляций мхов к их аут- и синэкологическим оптимумам показал, что большинство таксонов изменяют встречаемость и обилие синхронно. Выявленные закономерности позволяют проводить природоохранные мероприятия более целенаправленно и результативно.

Ключевые слова: бриофлора Беларуси, мохообразные, встречаемость мхов, демуляция мхов, мохообразные на скальном субстрате, мохообразные как маркер стадий сукцессий, освоение мохообразными искусственных скалистых субстратов в условиях Русской равнины.

A.A. Sakovich

V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany,
of the National Academy Sciences of Belarus,
Minsk, 220072, Republic of Belarus

Yanka Kupala State University of Grodno,
Grodno, 220023, Republic of Belarus

The variability of coenotic parameters of bryophytes on the fortification of Belarus in the time gradient¹

Concrete fortifications of the times of the First and Second World Wars are widespread on the territory of Belarus. These structures are an important object for botanical research, because they have a rocky base with carbonate composition (which is a rare phenomenon for a lowland country), are of different age (70 and 100 years old), with different degrees of destruction, located in different phytocenotic environments.

The purpose of our work is a comparative description of the cenotic parameters of the bryophytes of the fortification structures of the First and Second World Wars on the territory of the Republic of Belarus to identify the species-specific behavior of bryophytes during the development of artificial rocky substrates in the Russian Plain. Bryofloristic studies were carried out on more than 140 fortifications, constituting 9 fortified areas, in the period from 2008 to 2015 by the method of specific or local floras. Detailed and detailed route-based approaches, a method of total counting of bryophytes were used. The taxonomic determination of the herbarium material of bryophytes was carried out according to the generally accepted comparative morphological and anatomical methods using microscopy. Assessment of the abundance of mosses on fortifications was carried out using the scale of J. Brown-Blanke. The frequency of occurrence of species was determined for each fortified area, and then for each fortification group (the complex of structures of the First and Second World Wars). The occurrence

¹ I express my gratitude to the Chair of the Department of Botany of Grodno State University named after Ya. Kupala, O.V. Sozinov, PhD in Biology for the assistance and valuable recommendations on the work, and to my scientific advisor – Chief scientific officer of the Institute of Experimental Botany of the National Academy of Science of Belarus G.F. Rykovsky, Doctor of Biology, for the invaluable scientific and personal experience in studying such a complex form of the plant world as bryophytes.

of taxa was classified by the constancy class: I (1–20%), II (21–40%), III (41–60%), IV (61–80%), V (81–100%).

The cenotic parameters of 144 bryophytes have been studied. The variability of the constancy and abundance of bryophyte species as markers of the succession stages on different-age structures has been studied. The authors' classification of bryophytes based on the variability of their occurrence (stable, decreasing, increasing, of which the reactive and proactive subgroups were singled out) and abundance (positively dynamic, negatively dynamic, stable) were developed on the basis of which early succession and late succession species were identified. Analysis of the relative position of the cenopopulations of mosses to their out- and synecological optimums showed that most taxa change the occurrence and abundance synchronously. The revealed regularities will allow to carry out nature protection measures more purposefully and effectively.

Key words: bryoflora of Belarus, bryophytes, occurrence of mosses, moss de-mutation, bryophytes on a rocky substrate, bryophytes as a marker of the stages of succession, development of moss-like artificial rocky substrata in the conditions of the Russian Plain.

Введение

Беларусь унаследовала от войн XX в. на своей территории значительное фортификационное наследие, которое настолько велико, что позволяет ей называться «Крепость Беларусь» [Лютюк и др., 2012]. Фортификации не могли не привлечь внимание ученых-ботаников, т.к. данные сооружения успешно осваивают пионеры растительного мира, *r*-стратеги – мохообразные и лишайники. Широко распространенные на территории Беларуси в ее западной половине, комплексы железобетонных фортификаций оборонительного характера времен Первой и Второй мировых войн, имея карбонатный состав, о чем свидетельствует наличие внушительных сталактитов и сталагмитов, являются аналогами карбонатных горных пород на территории равнинной страны, к которым относится и Беларусь. Среди них имеется ряд крупных сооружений (крепости и линии), которые достаточно хорошо сохранились до настоящего времени. Особенно впечатляющи фортификации времен Первой мировой войны, сооруженные отечественными специалистами. В промежутке между Первой и Второй мировыми войнами, помимо советских строителей, также некоторые работы вели и поляки: чаще всего они достраивали уже имеющиеся немецкие долговременные огневые точки – доты [Данилов, 1997; Пивоварчик, 2006; Тадра, 2010; Шорох, Борисов, 2011].

Для освоения мохообразными фортификационных сооружений важную роль играет фактор времени и характер экотопов. Со временем поверхность старых бетонных сооружений становится более влагоемкой, и к тому же они нередко оказываются в окружении древесной и кустарниковой растительности. Это создает затенение и, как следствие, формирование более благоприятного для поселения мохообразных микроклимата, что способствует увеличению разнообразия эконош [Sakovich, 2012; Sharma, 2014]. Данные фортификации различной конструкции времен Первой и Второй мировых войн представляют уникальные рефугиумы, освоенные различными видами мохообразных. В их числе наряду с обычными аборигенными бриофитами имеются также редкие и исчезающие виды, а также виды, предпочитающие субстраты, характерные для карбонатных скально-каменистых горных пород, практически отсутствующих в Беларуси (кроме выходов доломита в русле реки Западная Двина). Данные фортификации отнесены к редким биотопам Беларуси и официально имеют данный статус согласно Техническому кодексу установившейся практики [Сакович, Созинов, 2012; Правила...].

Цель работы – дать сравнительную характеристику ценологических параметров бриофитов фортификационных сооружений Первой и Второй мировых войн на территории Республики Беларусь.

Материалы и методы

Материалом для работы послужила гербарная коллекция мохообразных, собранная нами на фортификациях в количестве более 5000 образцов. Коллекция хранится в Гербарии Института экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси (MSK-B), и в Гербарии Гродненского государственного университета им. Я. Купалы (GRSU). Часть дублетов передана в Гербарий Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук (LE).

Бриофлористические исследования проводили на более чем 140 фортификациях, составляющих 9 укрепрайонов Гродненская, Брестская (включающая форты без мемориального комплекса) крепости, Гродненский, Брестский, Полоцкий и Мозырский укрепрайоны, Нарочанский и Пинский укрепрайоны) в период с 2008 по 2015 гг. методом конкретных или локальных флор [Федорук, 1976; Жукова, 2000; Методы..., 2001; Лемеза, Джус, 2008; Sakovich, 2012]. Использовали детальный и детально-маршрутный подходы, метод тотального учета мохообразных для более тщательного сбора образцов в пределах фортификаций [Жукова, 2000; Методы..., 2001; Лемеза, Джус, 2008; Sakovich, 2012]. Таксономическое определение гербарного материала мохообразных

проводили согласно общепринятому сравнительно-морфологическому, и анатомическому методам с применением микроскопии [Жукова, 2000; Методы..., 2001; Лемеза, Джус, 2008; Sakovich, 2012]. Таксономический анализ мохообразных осуществляли по справочнику «Флора Беларуси. Мохообразные» [Рыковский, Масловский, 2004, 2009], также по ряду источников [Игнатов, Игнатова, 2004; Игнатов и др., 2006]. Название видов мхов и их таксономическое положение приводятся по списку М.С. Игнатова с соавторами [Игнатов и др., 2006], печеночников – по работе А.Д. Потемкина и Е.В. Сафронова [Потемкин, Сафронов, 2009]. Оценку обилия мхов на фортификациях проводили с использованием шкалы Ж. Браун-Бланке (баллы) [Жукова, 2000; Лемеза, Джус, 2008]. Частоту встречаемости видов определяли для каждого укрепрайона, а затем для каждой фортификационной группы (комплекс сооружений Первой мировой войны и Второй мировой войны). Коэффициент встречаемости рассчитывали по формуле:

$$R = \frac{a}{b} \cdot 100\%,$$

где R – коэффициент встречаемости; a – число сооружений, где данный вид встречается; b – число всех исследуемых сооружений [Глуздаков, 1959].

Чтобы получить коэффициент встречаемости по каждой фортификационной группе, вычисляли среднюю арифметическую коэффициента встречаемости видов во всех исследованных укрепрайонах в данной группе. Встречаемость таксонов классифицировали по классам константности (К): I (1–20%), II (21–40%), III (41–60%), IV (61–80%), V (81–100%) [Ипатов и др., 1966]. Доминирующие виды определяли на основе данных по обилию. Для этого рассчитывали сначала среднее обилие для укрепрайонов, а затем для каждой фортификационной группы (Первой и Второй мировых войн). При выделении доминантов по группам районов руководствовались значениями от 2,5 баллов обилия и выше. Разницу между параметрами константности и обилия обозначали греческой буквой Δ (дельта), т.е. ΔK (различия между константностями), ΔO (различия между обилиями). При выделении групп видов изменяющих свое обилие использовали разницу между значениями обилия (O) не менее $\Delta O \geq 0,5$.

Учитывая различия в возрасте сооружений, экологических факторов и в видовом составе бриофлоры фортификаций, нами проведен анализ таксонов всех укрепрайонов по основным ценотическим параметрам – встречаемости и обилию, для выявления особенностей видоспецифичного поведения бриофитов при освоении искусственных скалистых субстратов в условиях Русской равнины [Луе, 1967; Sakovich, 2012; Sharma, 2014].

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований в бриофлоре фортификационных сооружений Беларуси всего выявлено 144 вида и 8 разновидностей мохообразных, из них 133 вида представители класса Bryopsida, 8 видов – класса Jungermanniopsida, 3 вида – класса Marchantiopsida, что составляет 14 порядков, 37 семейств, 73 рода. Видовой состав исследуемых сооружений достаточно богат, т.к. составляет 36% от всей бриофлоры Беларуси (без учета сфагновых мхов). Всего на сооружениях Первой мировой войны выявлено 129 видов, Второй мировой войны – 114 видов, общими являются 100 видов. При сравнении исследуемых укрепрайонов на градиенте экологических факторов (степень деструкции, уровень увлажнения, степень затененности) выявлено следующее: во-первых, более увлажненными и менее освещенными являются сооружения Первой мировой войны; во-вторых, разница между данными параметрами по укрепрайонам более старых сооружений менее выражена, чем между сооружениями Второй мировой войны. В первую очередь такая разница связана с облесенностью многих «высоковозрастных» сооружений, построенных в начале XX в. Незначительные различия сооружений Первой мировой войны связаны с более выровненными условиями, сформировавшимися вследствие выветривания и сукцессионных процессов за больший промежуток времени, чем сооружения Второй мировой войны ($\Delta t = 30$ лет). Уровень деструкции многих укрепрайонов связан, прежде всего, с военно-стратегическим использованием этих сооружений во время боевых действий, а во-вторых, с расположением укрепрайонов вблизи населенных пунктов. В целом более разрушенными являются сооружения Первой мировой войны.

Изменчивость мохообразных по встречаемости

Анализ встречаемости видов мохообразных выявил общую прямую зависимость между классом константности и количеством видов каждого класса, т.е. количество видов постепенно уменьшается с увеличением его ранга константности (рис. 1). Однако есть некоторые тенденции к увеличению или уменьшению таксономического объема относительно исследуемых групп фортификаций (Первой и Второй мировых войн). Так, в высоких классах константности (IV и V классы) таксономический объем выше в группе фортификаций Первой мировой войны (рис. 1). Соответственно, количество видов, имеющих высокую встречаемость (60–100%), на сооружениях Первой мировой войны выше, чем на сооружениях Второй мировой войны. На наш взгляд, это связано с тем, что

у таксонов более «высоковозрастных» сооружений времени для освоения подходящих биотопов больше. Обратная ситуация выявлена с таксонами, имеющими низкую (до 20%) встречаемость: количество видов I класса константности выше на фортификациях Второй мировой войны (рис. 1). Скорее всего, это связано с достаточно высоким количеством пионерных видов (15 видов) на сооружениях Второй мировой войны, которые не переходят в более поздние стадии сукцессии.

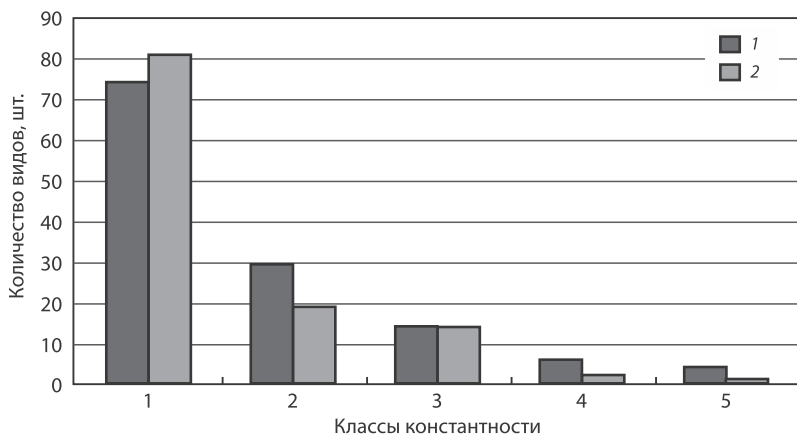


Рис. 1. Таксономический объем бриофитов по классам константности на фортификациях Первой (1) и Второй (2) мировых войн

Нами систематизированы таксоны по динамике их встречаемости на следующие группы.

Группа 1. Стабильные виды – виды, не меняющие свой класс константности на изученном промежутке времени.

Группа 2. Убывающие виды – виды, у которых встречаемость снижается с увеличением продолжительности существования сооружений.

Группа 2а. Реактивные виды – таксоны, которые не заселяют более старые сооружения из-за низкой конкурентной способности в связи с процессом активного формирования на более старых фортификациях кустарниковых и древесных фитоценозов.

Группа 3. Возрастающие виды – виды, встречаемость которых повышается с увеличением «возраста» сооружений.

Группа 3а. Проактивные виды – виды, которые заселяют фортификации при формировании сомкнутого живого напочвенного покрова, как правило, деревьями и/или кустарниками, т.е. на ранних стадиях сукцессии они отсутствуют.

Таким образом, группу убывающих и реактивных видов мы относим к раннесукцессионным, а группу возрастающих и проактивных – к позднесукцессионным.

Значительную долю видов составляют «стабильные», имеющие постоянный класс константности – 46% (67 видов). Из числа стабильных видов высокий класс константности имеют *Orthotrichum anomalum* и *Hypnum cupressiforme* (IV класс), *Grimmia pulvinata*, *Ceratodon purpureus*, *Hygroamblystegium varium*, *Brachythecium albicans*, *B. mildeanum* (III класс). Значительное число видов (49) характеризуются I классом константности. Это мобильные бриофиты, которые играют главную роль в освоении новых биотопов.

Доля убывающих видов невелика – 4% (6 видов): *Amblystegium serpens*, *Brachythecium velutinum*, *Plagiomnium affine*, *Orthotrichum pumilum*, *Pyralisia polyantha*, *Sciuro-hypnum oedipodium*. При этом динамика выпадения этих видов за изученный отрезок времени приблизительно одинакова ($\Delta K = 1$). Но следует учитывать, что наивысший класс константности имеет *Amblystegium serpens* (V), а наименьший – *Sciuro-hypnum oedipodium* (II), т.е. скорость времени их смены различна. Видов, которые отмечены только на ранних стадиях сукцессий (реактивные), – 10% (15 видов), из них наибольший класс константности у *Orthotrichum gymnostomum* (III) и *Eurhynchium angustirete* (II).

Видов, увеличивающих встречаемость с течением времени, значительно больше – 21% (30 видов), из них отмечены виды с $\Delta K = 3$ (*Thuidium assimile*, *Amblystegium juratzkanum*) и $\Delta K = 2$ (*Schistidium apocarpum*, *Syntrichia ruralis*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Homalothecium lutescens*, *Didymodon fallax*). Видов, встречающихся на более поздних стадиях сукцессий (проактивные), 18% (26 видов). Все они имеют невысокий уровень встречаемости ($K = 1$).

Рассматривая степень изменчивости константности как маркер стадий сукцессий для бриокомплексов на бетонных сооружениях оборонительного характера, мы предполагаем, что убывающие виды являются индикаторами более «молодых» сооружений и, соответственно, ранних стадий формирования растительности, а виды, повышающие встречаемость, – индикаторы более старых сооружений и, соответственно, – поздних стадий сукцессий.

Отмечено, что фактор времени не является единственно определяющим характер формирования бриокомплексов на искусственном субстрате, а значительное влияние на скорость смены одних бриокомплексов другими оказывают локальные экологические факторы (характер растительности, степень деструкции, уровень влажности, степень освещенности, хозяйственное использование биотопов и т.д.).

Изменчивость таксонов по обилию

В результате анализа спектра видов по обилию на сооружениях Первой мировой войны из общего числа видов, к доминирующим мы отнесли 16 (12,5%) видов из 13 родов, 10 семейств. На сооружениях Второй мировой войны видов столько же (13,5%) из 13 родов и 9 семейств. За промежуток времени между Первой и Второй мировыми войнами ($\Delta t = 30$ лет) радикальных изменений в составе доминантов не произошло. В основные доминирующие вошли 12 видов: *Schistidium apocarpum*, *Hypnum cupressiforme*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Syntrichia ruralis*, *Abietinella abietina*, *Hygroamblystegium varium*, *Amblystegium serpens*, *Orthotrichum anomalum*, *Ceratodon purpureus*, *Grimmia pulvinata*, *Thuidium assimile*, *Brachythecium albicans*.

Выявлено, что в ряду доминирующих видов происходят изменения в сторону убывания или возрастания их обилия или явных изменений не происходит. В связи с этим таксоны нами проклассифицированы на следующие группы:

- 1) положительно динамичные, или «активные», – увеличивают обилие со временем;
- 2) отрицательно динамичные, или «угасающие», – уменьшают обилие со временем;
- 3) устойчивые – обилие вида устойчиво флуктуирует без явных тенденций.

Анализ материала показал, что увеличивают свое проективное покрытие на более старых бетонных сооружениях такие виды, как *Abietinella abietina*, *Hygroamblystegium varium*, *Thuidium assimile*, *Schistidium apocarpum*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Hypnum cupressiforme*, *Ceratodon purpureus*. Данная группа видов представлена представителями с различными экологическими требованиями, среди них явным эпилитом является только *Schistidium apocarpum*, остальные виды обладают более широкой экологической амплитудой в выборе типа субстрата. В связи с происходящими сукцессиями растительности на неиспользуемых человеком фортификациях такие субстратнопластичные таксоны являются более конкурентоспособными, соответственно, более адаптивными к изменениям экологических режимов, происходящим на «высоковозрастных» сооружениях, отражающиеся, прежде всего, на свойствах субстрата. Эти бриофиты являются «активными» видами, которые и в дальнейшем, скорее всего, сохраняют тенденцию к возрастанию своей доли участия в растительном покрове в отношении исследуемых типов субстрата. Виды-доминанты, обилие которых уменьшается, это *Orthotrichum anomalum*, *Amblystegium serpens*, при сохранении статуса

доминирования. Значительного изменения степени участия в моховом покрове исследуемых сооружений таких видов, как *Grimmia pulvinata* и *Syntrichia ruralis*, не отмечено, данные виды являются устойчивыми.

Анализируя уменьшение обилия *Amblystegium serpens*, мы предположили, что это происходит вследствие его мелких размеров и форм роста «плоский ковер», в связи с чем происходит вытеснение данного вида мхами, которые отличаются более крупными размерами и повышенной способностью выносить возрастающее затенение биотопа. Вытеснение *Amblystegium serpens* происходит, например, *Brachythecium salebrosum* и другими видами рода *Brachythecium*, а также *Plagiomnium cuspidatum*, *P. affine*, *Hypnum cupressiforme* и др.

Abietinella abietina, *Thuidium assimile* – это виды, относящиеся преимущественно к эпигеидам, обладающим формой роста «сплетение», которые увеличивают свое участие на старых сооружениях вследствие значительной деструкции их поверхности, где происходят изменения в направлении формирования почвенного покрова и, соответственно, возрастание влагообеспеченности субстрата. По этой же причине увеличивается обилие и космополита – *Ceratodon purpureus*. Такой вид, как *Hypnum cupressiforme*, является морфологически полиморфным и высоко экологически пластичным мхом в отношении субстратов, что позволяет ему разрастаться и вытеснять конкурентов [Рыковский, Масловский, 2004; Рыковский, 2011].

Orthotrichum anomalum имеет подушковидную форму роста и является доминантом на бетонных сооружениях Второй мировой войны. Сокращение его обилия на более старых сооружениях происходит, прежде всего, в связи со значительным возрастанием общего затенения, т.к. данный вид является гелиофитом [Игнатов, Игнатова, 2003; Потемкин, Сафронов, 2009]. Вместе с тем его вытесняют виды более экологически пластичные, которые значительно разрастаются на вертикальных стенах в условиях увеличивающегося затенения. Это *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Schistidium apocarpum* и реже, возможно, *Leucodon sciuroides*, т.к. отмечено, что у него проявляется тенденция к увеличению встречаемости и обилия со временем.

Значительно увеличивают долю участия и, соответственно, становятся доминантами на сооружениях Первой мировой войны: *Brachythecium salebrosum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. affine*, *Encalypta streptocarpa*.

Plagiomnium cuspidatum и *Brachythecium salebrosum* – виды экологически пластичные, имеющие форму роста «ковер» [Рыковский, 2011; Сакович, Рыковский, 2014]. Они способны осваивать различные субстраты и адаптированы к формирующимся лесным сообществам

на «высоковозрастных» сооружениях. В таких условиях возрастает и степень участия в лесных фитоценозах эпигеида – *Plagiomnium affine*.

Такой вид, как *Encalypta streptocarpa*, проявляет особую специфику в своих экологических требованиях. Он является исключительно кальцефилом, причем произрастает только в условиях повышенной влажности [Игнатов, Игнатова, 2003; Рыковский, Масловский, 2004], которые формируются в лесных сообществах, чем и объясняется наличие его в спектре доминирующих видов на более старых сооружениях.

Наряду с видами стабильными и «активными», имеются виды, которые с течением времени сокращают степень своего участия на фортификациях вплоть до выхода из категории доминантов. К таким видам относятся *Orthotrichum pumilum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Serpoleskea subtilis*, *Pylaisia polyantha*. Первые три вида теряют свои позиции, возможно, в связи с мелкими размерами, что предопределяет их низкую конкурентную способность, по всей вероятности, их вытесняют более крупные бриофиты. Причины сокращения обилия *Pylaisia polyantha* не совсем ясны, но, возможно, это также связано с небольшими размерами данного бриофита.

Обилие и встречаемость как индикаторы положения ценопопуляций мхов относительно их оптимумов

Для более полной характеристики особенностей поведения бриофитов в пределах их экологической амплитуды на временном градиенте нами проведен анализ относительного положения изученных ценопопуляций к их аут- и синэкологическим оптимумам [Ипатов, Кирикова, 1997]. Чтобы выяснить динамику изменения положения вида относительно исследуемых оптимумов во времени, нами выбраны таксоны согласно следующим критериям:

- 1) вид встречается на фортификациях Первой и Второй мировых войн;
- 2) изменения ценологических параметров значимые (группы убывающих и возрастающих видов относительно встречаемости или обилия);
- 3) встречаемость выше 20% в одной из групп районов сооружений Первой или Второй мировой войны.

Всего в анализе задействовано 48 видов бриофитов. У большинства исследованных таксонов – 65% (31 вид) – встречаемость и обилие изменяются синхронно. Группу мохообразных, уменьшающих свое обилие и встречаемость со временем, составляют 17% (8 видов) (*Pylaisia polyantha*, *Orthotrichum pumilum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Amblystegium serpens*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Brachythecium rutabulum*, *B. mildeanum*, *Orthotrichum striatum*) (рис. 2). На фортификациях

Первой мировой войны они представлены с невысоким ценотическим участием, поэтому данные виды нами отнесены к раннесукцессионным.

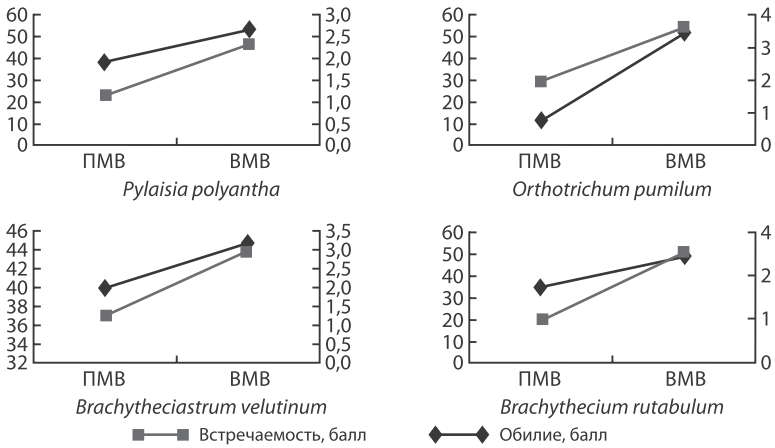


Рис. 2. Изменчивость ценотических показателей раннесукцессионных видов на фортификациях Первой (ПМВ) и Второй (ВМВ) мировых войн

При этом видов, которые увеличивают свое участие на старовозрастных сооружениях и, соответственно, являются поздне-сукцессионными, значительно больше – 23. Это *Encalypta streptocarpa*, *Schistidium apocarpum*, *Homalothecium lutescens*, *Tortella tortuosa*, *Abietinella abietina*, *Thuidium assimile*, *Leucodon sciuroides*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Plagiomnium cuspidatum* и др. (рис. 3).

Третью группу видов составляют таксоны, которые имеют контрастные вектора изменчивости обилия и встречаемости. Нами проанализированы виды, у которых встречаемость на сооружениях Первой и Второй мировых войн изменяется на 10% и более и/или обилие на 1 балл. Таких видов выделено 8 (рис. 3). Из них выделены подгруппа таксонов, которые со временем отдаляются от синэкологического оптимума и становятся ближе к аутэкологическому оптимуму, – 6 видов (*Syntrichia ruralis*, *Tortula muralis*, *Orthotrichum anomalum*, *O. obtusifolium*, *Bryum capillare*, *Amblystegium juratzkanum*), и противоположная подгруппа, приближающаяся со временем к синэкологическому оптимуму, – 2 вида (*Plagiomnium affine*, *Orthotrichum speciosum*). У большинства исследованных видов изменение син- и аутэкологических оптимумов тандемное, что, видимо, связано, прежде всего, с экстремальными экологическими режимами на фортификациях.

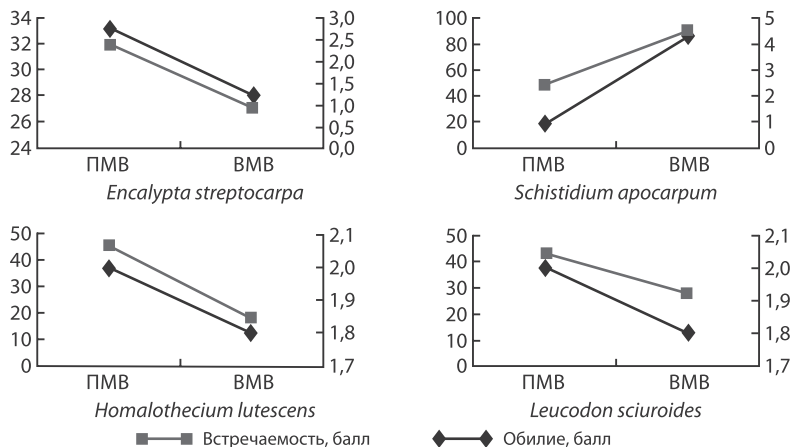


Рис. 3. Изменчивость ценотических показателей позднесукцессионных видов на фортификациях Первой (ПМВ) и Второй (ВМВ) мировых войн

Несовпадение ауто- и синэкологических оптимумов (рис. 4) в изучаемых ценопопуляциях показывает отношение видов как к физико-химическим свойствам биотопа, так и к слагающимся на фортификациях эколого-ценотическим условиям. Как указывает В.С. Ипатов, на синэкологическую амплитуду вида существенно влияет фитоценотическая обстановка, в результате чего синэкологическая амплитуда становится заметно уже аутоэкологической [Ипатов, Кирикова, 1997]. Влияние межвидовой конкуренции на развитие бриофитов в более «молодых» сообществах (сооружения Второй мировой войны) невелико, что позволяет здесь обильно произрастать бриофитам с низкой ценотической конкурентноспособностью (раннесукцессионные s.l.) и повышать встречаемость позднесукцессионным (пациентные s.str.) видам. В то же время обильное произрастание последних лимитирует отсутствие достаточного количества подходящих экотопов на более молодых сооружениях, тогда как в более старых биотопах (сооружения Первой мировой войны) лимитирующим фактором для раннесукцессионных видов является непосредственно сложившаяся фитоценотическая обстановка (ценотический отбор). Но даже в этих условиях вероятность встретить данные виды в присутствии сильных конкурентов высока. Мощных эдификаторов и ценотически сильных таксонов, у которых аутоэкологическая амплитуда совпадает с синэкологической, среди бриофитов практически нет. Из изучаемой группы мохообразных к таким потенциально ценотически сильным

видам относятся поздне-сукцессионные виды, а также виды, которые за изученный промежуток времени ($\Delta t = 30$ лет) являются стабильными или устойчивыми с высокими показателями встречаемости и обилия – возрастающие и проактивные, положительно динамичные, или «активные». Стабильными по классу постоянности и положительно динамичными по обилию являются *Hypnum cupressiforme*, *Hygroamblystegium varium*, а возрастающими по встречаемости и положительно динамичными по обилию – *Thuidium assimile*, *Abietinella abietina*, *Schistidium apocarpum*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*. Возрастающей по встречаемости и устойчивой по обилию является *Syntrichia ruralis*, а стабильной и устойчивой – *Grimmia pulvinata*.

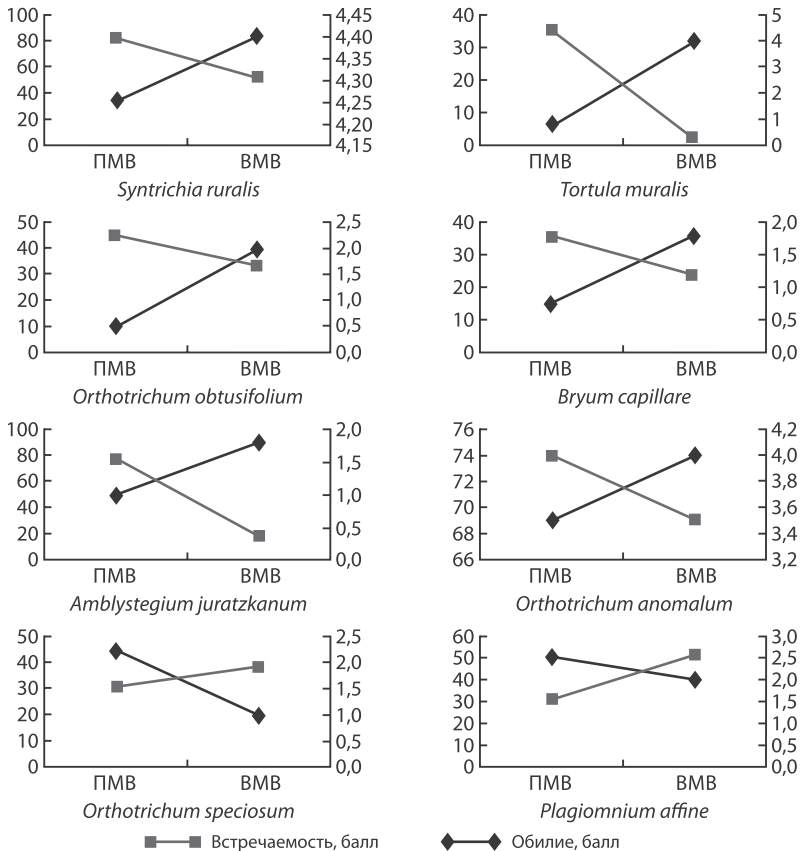


Рис. 4. Изменчивость ценотических показателей видов с контрастной динамикой встречаемости и обилия на фортификациях Первой (ПМВ) и Второй (ВМВ) мировых войн

Заключение

Таким образом, на основе изучения ценологических параметров мохообразных фортификационных сооружений разработана авторская классификация бриофитов по изменчивости их встречаемости (стабильные, убывающие, возрастающие, из них выделены подгруппы реактивные и проактивные) и обилия (положительно динамичные, отрицательно динамичные, устойчивые), на основе которой выявлены раннесукцессионные и позднесукцессионные виды. При этом по встречаемости (15%) и по обилию (35%) доли раннесукцессионных видов значительно отличаются, тогда как позднесукцессионных приблизительно одинаковы – 39% и 41% соответственно. Анализ относительного положения ценопопуляций мхов к их ауто- и синэкологическим оптимумам показал, что большинство таксонов (65%) изменяют встречаемость и обилие синхронно. Оценка изменчивости обилия и встречаемости бриофитов помогает корректно оценивать сукцессионный статус видов и прогнозировать дальнейшие изменения бриокомплексов, происходящие при сукцессионных сменах растительности на фортификационных сооружениях различной датировки. Также выявленные закономерности позволяют проводить природоохранные мероприятия более целенаправленно и результативно.

Библиографический список / References

Глуздаков С.О. Методика полевого изучения лишайников: Учебное пособие / Под ред А.Г. Воронова. М., 1959. [Gluzdakov S.O. Metodika polevogo izucheniya lishainikov [Methodology of field study of lichens:]: Manual. A.G. Voronov (ed.). Moscow, 1959.]

Данилов И. Советские укрепленные районы – прошлое и настоящее // Фортеца. 1997. № 1. С. 61–63. [Danilov I. Soviet fortified areas – past and present. *Fortetsa*. 1997. № 1. Pp. 61–63.]

Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Бекмансудов М.В. Полевой экологический практикум: Учебное пособие. Ч. 1. / Под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола, 2000. [Zaugol'nova L.B., Zhukova L.A., Bekmansudov M.V. Polevoi ekologicheskii praktikum [Field Environmental Workshop]: Manual. P. 1. L.A. Zhukova (ed.). Yoshkar-Ola, 2000.]

Игнатов М.С., Афонина О.М., Игнатова Е.А. Список мхов Восточной Европы и Северной Азии. Т. 1. М., 2006. [Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Spisok mkhov Vostochnoi Evropy i Severnoi Azii [List of mosses of Eastern Europe and Northern Asia]. Vol. 1. Moscow, 2006.]

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов Средней России. В 2 т. Т. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М., 2003. [Ignatov M.S., Ignatova E.A. Flora mkhov Srednei Rossii [Flora of the mosses of Central Russia]. In 2 vol. Vol. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. Moscow, 2003.]

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов Средней России. В 2 т. Т. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. М., 2004. [Ignatov M.S., Ignatova E.A. Flora mkhov Srednei Rossii [Flora of the mosses of Central Russia]. In 2 vol. Vol. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. Moscow, 2004.]

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология: Учебник. СПб., 1997. [Ipatov V. S., Kirikova L.A. Fitotsenologiya [Phytocenology]: Textbook. St. Petersburg, 1997.]

Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Линдеман Т.Н. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Ботанический журнал. 1966. Т. 51. № 8. С. 1121–1126. [Ipatov V.S., Kirikova L.A., Lindeman T.N. On the assessment of the degree of species participation in the structure of vegetation cover. *Botanicheskii Zhurnal*. 1966. Vol. 51. № 8. Pp. 1121–1126.]

Лемеза Н.А., Джус М.А. Геоботаника: Учебное пособие. Минск, 2008. [Lemeza N.A., Dzhus M.A. Geobotanika [Geobotany]: Manual. Minsk, 2008.]

Лютик Д., Пивоварчик С., Семенчук А. Сто лет одиночества. Неизвестная крепость Российской империи. Минск, 2012. [Lyutik D., Pivovarchik S., Semenchuk A. Sto let odinochestva. Neizvestnaya krepost' Rossiiskoi imperii [Hundred years of solitude. Unknown fortress of the Russian Empire]. Minsk, 2012.]

Методы полевых и лабораторных исследований растений и растительного покрова: Сб. ст. / Отв. ред. Е.Ф. Марковская. Петрозаводск, 2001. [Metody polevykh i laboratornykh issledovaniy rastenii i rastitel'nogo pokrova [Methods of field and laboratory studies of plants and vegetation cover]: Collected papers. E.F. Markovskaya (ed.). Petrozavodsk, 2001.]

Пивоварчик С.А. Белорусские земли в системе фортификационных строений Российской империи и СССР (1772–1941 гг.). Гродно, 2006. [Pivovarchik S.A. Belorusskie zemli v sisteme fortifikacionnyh stroenij Rossijskoj imperii i SSSR (1772–1941 gg.) [Belarusian lands in the system of fortifications of the Russian Empire and the USSR (1772–1941)]. Grodno, 2006.]

Потемкин А.Д., Софронова Е.В. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб.–Якутск, 2009. [Potemkin A.D., Sofronova E.V. Pechenochniki i antocerotovye Rossii [Marchantiophyta and Hornworts of Russia]. Vol. 1. St. Petersburg–Yakutsk, 2009.]

Правила выделения и охраны типичных и редких биотопов, типичных и редких природных ландшафтов. Технический кодекс установившейся практики: Охрана окружающей среды и природопользование. Растительный мир. Территории. ТКП 17.12-06-2014 (02120). Минск, 2014. [Pravila vydeleniya i okhrany tipichnykh i redkikh biotopov, tipichnykh i redkikh prirodnykh landshaftov [Rules for the identification and protection of typical and rare biotopes, typical and rare natural landscapes]. Technical Code of Established Practice: Environmental protection and nature management. Flora. Territories. ТКП 17.12-06–2014 (02120). Minsk, 2014.]

Рыковский Г.Ф. Происхождение и эволюция мохообразных. Минск, 2011. [Rykovskii G.F. Proiskhozhdenie i evolyutsiya mokhoobraznykh [Origin and evolution of bryophytes]. Minsk, 2011.]

Рыковский Г.Ф., Масловский О.М. Флора Беларуси. Мохообразные. В 2 т. Т. 1. Andreopsida – Bryopsida. Минск, 2004. [Rykovskij G.F., Maslovskij O.M. Flora Belarusi. Mohoobraznye [Flora of Belarus. Bryophytes]. In 2 vol. Vol. 1. Andreopsida – Bryopsida. Minsk, 2004.]

Рыковский Г.Ф., Масловский О.М. Флора Беларуси. Мохообразные. В 2 т. Т. 2. Hepaticopsida — Sphagnopsida. Минск, 2004. [Rykovskij G.F., Maslovskij O.M. Flora Belarusi. Mohoobraznye [Flora of Belarus. Bryophytes]. In 2 vol. Vol. 2. Hepaticopsida – Sphagnopsida. Minsk, 2004.]

Сакович А.А., Рыковский Г.Ф. Биоэкологическая база данных мохообразных Беларуси // Актуальные проблемы экологии: Материалы X научно-практической конференции (Гродно, 1–3 окт. 2014 г.) / Гл. ред. В.Н. Бурдь. В 2 ч. Ч. 1. Гродно, 2014. С. 39–40. [Sakovich A.A., Rykovskii G.F. Bioecological database of Bryophytes of Belarus. *Aktual'nye problemy ekologii: Materialy X nauchno-prakticheskoi konferentsii (Grodno, 1–3 okt. 2014 g.)*. V.N. Burd' (ed.). In 2 vol. Vol. 1. Grodno, 2014. Pp. 39–40.]

Сакович А.А., Созинов О.В. Редкие биотопы Беларуси // Редкие биотопы Беларуси / А.В. Пугачевский, И.Н. Вершицкая, М.В. Ермохин и др. Минск, 2013. С. 219–223. [Sakovich A.A., Sozinov O.V. Rare biotopes of Belarus. *Redkie biotopy Belarusi*. A.V. Pugachevskij, I.N. Vershickaja, M.V. Ermohin et al. Minsk, 2013. Pp. 219–223.]

Тадра В. Немецкая фортификация ВМВ. Общая информация // Крепость Беларусь. Фортификация и военная история. URL: http://fortressby.com/index.php?option=com_deepockets&task=catShow&id=59&Itemid=5 (дата обращения: 22.03.2015). [Tadra V. German fortification of the WWII. General information. URL: http://fortressby.com/index.php?option=com_deepockets&task=catShow&id=59&Itemid=5]

Федорук А.Т. Ботаническая география: полевая практика: Учебное пособие. Минск, 1976. [Fedoruk A.T. *Botanicheskaya geografiya: polevaya praktika [Botanical geography: field practice]: Manual*. Minsk, 1976.]

Шорох В.С., Борисов В.В. 62-й УР и фортификационная система Бреста. Брест, 2011. [Shorokh V.S., Borisov V.V. 62-i UR i fortifikatsionnaya sistema Bresta. [62nd fortified area and fortification system of Brest]. Brest, 2011.]

Sakovich A. Comparative analysis of the bryophyte floras of northwest Belarus concrete fortification and the Carpathians. *Biodiversity. Research and Conservation*. 2012. Vol. 24. Pp. 31–35.

Lye K.A. Studies in the growth and development of oceanic bryophyte communities. *Svensk Botanisk Tidskrift*. 1967. Vol. 61. Pp. 297–310.

Sharma O.P. Series on Diversity of Microbes and Cryptogams: Bryophyta. New Delhi, 2014.

Статья поступила в редакцию 12.06.2016

The article was received on 12.06.2016.

Сакович Анастасия Александровна – аспирант, Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь; преподаватель кафедры ботаники факультета биологии и экологии, Гродненский государственный университет им. Я. Купалы, Республика Беларусь

Sakovich Anastasia A. – graduate student, V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany, of the National Academy Science in Belarus, Minsk, Belarus; Teacher of Department of Botany Lecturers of Faculty of Biology and Ecology, Yanka Kupala Grodno State University, Grodno, Belarus

E-mail: anastasia_pryaz@inbox.ru