

На правах рукописи

УДК 574 582.29 574.4(23.0) 504.73

**Магомедова Маргарита Алексеевна**

**ЛИШАЙНИКИ  
КАК КОМПОНЕНТ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА  
АРКТИЧЕСКИХ И БОРЕАЛЬНЫХ ВЫСОКОГОРИЙ**

03.00.16 — экология

*а.и. Шу*

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук**

Екатеринбург – 2003

Работа выполнена в лаборатории фитомониторинга и охраны растительного мира Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Научный консультант — академик РАН, заслуженный деятель науки РФ, доктор биологических наук, профессор Горчаковский Павел Леонидович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Голубкова Нина Сергеевна

доктор биологических наук, профессор Беленков Дмитрий Андреевич

доктор биологических наук, вед. н.с. Полежаев Алексей Николаевич

Ведущая организация — Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН

Защита состоится «28» октября 2003 г. в 11 часов на заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 в Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан «24» сентября 2003 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



М.Г.Нифонтова

2003-A  
14979

## Общая характеристика работы

### Актуальность проблемы.

Лишайники – один из самых загадочных компонентов биоты Земли (Еленкин, 1921; Hawksworth, 1988; Ahmadjian, 1995). Появившись в девоне (около 400 миллионов лет назад) как первые колонизаторы вневодных местообитаний (Taylor et al, 1995), они являются наиболее успешным примером симбиоза (Smith, 1975; Paracer, Ahmadjian, 2000). Лишайники имеют множество приспособлений к экстремальным условиям среды, обеспечивающих их широкое распространение в полярных областях, пустынях, высокогорьях, где чаще всего встречаются экологические условия, близкие к пределам толерантности для любых организмов (Ahmadjian, 1970; Мартин, 1987; Lange, 1992; Kennedy, 1996).

Сообщества с доминированием лишайников занимают около 8% поверхности суши (Larson, 1987; Ahmadjian, 1995). Анализ роли лишайников в экосистемах позволяет понять закономерности биологического круговорота веществ и энергии, выявить механизмы адаптации к крайним условиям существования и пути эволюции этой группы организмов.

Наряду с природными экстремальными условиями все большее распространение приобретают экстремальные условия антропогенного происхождения. Лишайники широко известны своей особой чувствительностью к загрязнению атмосферы. Появился целый арсенал лишайноиндикационных методов, позволяющих определить степень загрязнения (Nimis et al., 2002). В меньшей степени используется способность лишайников индцировать другие виды антропогенного воздействия, например, пастбищные и рекреационные нагрузки. В условиях глобальных изменений – климатических и макроэкономических – экосистемы Арктики и северных высокогорий подвергаются риску необратимого нарушения (Nellemann et al., 2000; Cornelissen et al., 2001 и др.). Лишайники имеют здесь очень высокую экологическую и социально-экономическую значимость как важнейший компонент рациона северных оленей. Это требует формирования теоретической и методической основы для разработки природоохранных мероприятий и организации мониторинга.



Цель исследования состоит во всесторонней характеристике лишайников как структурного компонента растительного покрова высокогорий гольцового типа.

Задачи исследования:

1. Дать анализ видового и ценотического разнообразия лишайников, а также его изменений в зависимости от широты и высоты над уровнем моря.
2. Описать связь видового состава и структуры сообществ лишайников с условиями абиотической среды (субстрат, гидротермический режим).
3. Охарактеризовать процессы формирования сообществ лишайников и показать их место в динамике растительного покрова.
4. Показать роль лишайников в сложении растительного покрова, а также дать анализ роли лишайников в экосистемах.
5. Выявить реакцию лишайников и образуемых ими сообществ на антропогенные воздействия. Разработать концепцию лишайномониторинга на основе характеристики лишайников как индикаторов естественной и антропогенной динамики экосистем.

Научная новизна

В работе всесторонне охарактеризована роль лишайников в арктических и бореальных высокогорьях. Показано участие лишайников в процессах выветривания горных пород и почвообразовании, в формировании органического вещества, в пищевых цепях.

Впервые на основе последовательного применения синэкологических методов дан анализ распространения лишайников, их ценотической роли, состава и структуры формируемых ими сообществ во всем многообразии местообитаний в градиенте зональности и высотной поясности. Показана зависимость распространения лишайников, видового состава и структуры сообществ от особенностей гидротермического режима, определяемых ландшафтными различиями, связанными с широтой, высотой, ориентацией и крутизной. Анализ высотного распределения лишайников дал возможность выявить комплекс признаков, позволяющих определить положение климатически обусловленных границ пояса горных тундр. Выявлены широтные особенности границы пояса горных тундр и холодных гольцовых пустынь.

Продемонстрированы различия в формировании сообществ лишайников на разных горных породах: изверженных (от ультраосновных до кислых) и метаморфических. Доказана связь состава и структуры сообществ лишайников с характером выветривания и степенью выветрелости горной породы. Различия в составе и структуре сообществ лишайников позволили установить существование различий в гидротермических условиях на поверхности разных горных пород и продуктов их выветривания. Выявлены и описаны три способа формирования лишайниковых тундр, показаны различия в составе и структуре сообществ лишайников на начальных и завершающих стадиях. Дана характеристика особенностей сукцессионного процесса в зависимости от высоты над уровнем моря и широты.

Проанализирована реакция лишайников на комплекс актуальных для высокогорий антропогенных воздействий. Лишайники охарактеризованы как самый чувствительный компонент растительного покрова по отношению ко всем видам воздействий. Показано, что выпас северных оленей и рекреационные нагрузки до определенного уровня интенсивности увеличивают видовое и ценотическое разнообразие лишайников, но затем происходит снижение видового разнообразия, покрытия и массы. Лишайники отчетливо дифференцируются по степени чувствительности к выпасу и тремплингу. Техногенные механические нагрузки для всех лишайников губительны.

На основе анализа естественной динамики лишайникового покрова и реакции сообществ лишайников на антропогенные воздействия разработана оригинальная концепция и схема лишайномониторинга.

#### Практическая значимость.

Выявленные различия в распространении лишайников и формируемых ими сообществ в зависимости от ориентации и крутизны склонов, высоты над уровнем моря и широты свидетельствуют об их чувствительности к изменению гидротермического режима и позволяют рассчитывать на использование лишайников для индикации и контроля климатических изменений.

Связь распространения лишайников со свойствами горной породы создает основу для использования лишайников в качестве индикатора минерального и

химического состава, структуры породы, ее прочности, пористости, характера выветривания и степени выветрелости. Лихеноценометрический анализ позволяет оценить относительный возраст и степень динамичности местообитаний.

Анализ реакции лишайников на комплекс актуальных антропогенных воздействий создает информационную и методическую основу для разработки мер по охране лишайников, а также может широко использоваться в процедуре оценки результатов воздействия на окружающую среду, в экологической экспертизе и аудите.

Особое практическое значение имеет обоснование возможности использования лишайников для оценки состояния пастбищных территорий и анализа динамики пастбищных ресурсов. Лишайники, являясь ценным кормом и наиболее чувствительным к пастбищным нагрузкам компонентом растительного покрова, идеальны в качестве индикатора. Определены основные направления трансформации лишайникового покрова высокогорий под воздействием выпаса, показаны признаки перевыпаса, чем создана основа для нормирования пастбищных нагрузок.

Разработанная схема лишеномониторинга – основа для организации контроля изменения арктических и высокогорных экосистем.

#### Положения, вынесенные на защиту

1. Лишайники представляют собой автотрофный компонент экосистем и структурную часть растительного покрова. Они являются доминантами и содоминантами многих растительных сообществ арктических и бореальных высокогорий. Доминирование лишайников реализуется там, где динамичность и низкая трофность субстратов ограничивает экспансию сосудистых растений.

2. Сукцессионные процессы в сообществах лишайников, как и в растительном покрове в целом, определяются процессами морозного выветривания. Лишайники играют исключительно важную роль на первых стадиях формирования растительного покрова, господствуя в эпилитных сообществах, создавая основу каменистых и лишайниковых тундр.

3. В распределении лишайников и на видовом, и на ценотическом уровне, а также относительно их роли в растительном покрове, наблюдаются четко выра-

женные зональные и высотные различия. Лишайники чутко реагируют на изменение гидротермического режима, зависящее от ориентации и крутизны, а также на физико-химические свойства горных пород и отношение их к выветриванию.

4. Лишайники являются самым чувствительным ко всем видам антропогенных нагрузок и трудно восстанавливаемым компонентом растительного покрова высокогорий.

5. Высокая чувствительность лишайников к антропогенным воздействиям и изменению условий среды, наличие методических возможностей фиксации состояния и контроля динамики сообществ лишайников создают основу для использования лишеномониторинга на локальном и региональном уровнях.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались автором на 39 совещаниях и конференциях (18 международных, 6 Всесоюзных и Всероссийских, 15 региональных), в том числе: Всесоюзные симпозиумы «Биологические проблемы Севера» (Петрозаводск, 1976, Апатиты, 1978), VIII Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий (Новосибирск, 1977), Закавказское совещание по изучению споровых растений (Баку, 1978), Совещание по изучению споровых растений Средней Азии и Казахстана (Алма-Ата, 1983), II Симпозиум микологов и лишенологов Прибалтийских республик и Белоруссии (Таллинн, 1988), Конференция арктических и северных стран по координации исследований в Арктике (Ленинград, 1988), Международные конференции «Освоение Севера и проблемы рекультивации» (Сыктывкар, 1991, 1994, 1996, 2001, Санкт-Петербург, 1994), Международная конференция по планированию исследований в Арктике (Гановер, США, 1995), Международная конференция «Проблемы изучения биологического разнообразия водорослей, грибов и мохообразных Арктики» (Санкт-Петербург, 1995), Международная конференция «Город в Заполярье и окружающая среда» (Нарьян-Мар, 1996), Международная конференция «Коренные народы. Нефть. Закон.» (Ханты-Мансийск, 1998), Третий международный конгресс арктических социальных наук (Копенгаген, Дания, 1998), Всероссийская научная конференция «Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии» (Екатеринбург, 1999), Международная конференция «Роль человека в экосистемах, находящихся под

воздействием выпаса северных оленей/карибу» (Рованиemi, Финляндия, 1999), 10-я конференция по арктическим копытным (Тромсё, Норвегия, 1999), Международное совещание по лишеномониторингу (Пэмброк, Великобритания, 2000), Международное совещание «Системы «*Rangifer* — Человек» (Дартмут-Минари, США, 2001), Международное совещание «Последствия реализации энергетических проектов и добычи полезных ископаемых в Арктике» (Апатиты, 2002), Международное совещание «Экологические проблемы горных территорий» (Екатеринбург, 2002), Северный исследовательский форум (Великий Новгород, 2002), XI съезд Российского ботанического общества (Новосибирск, 2003).

Публикации. Материалы диссертации опубликованы в 96 работах.

Структура работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, списка литературы и приложений. Общий объем составляет 727 страниц, включая 55 рисунков и 143 таблицы. В списке литературы 946 источников, в том числе 391 на иностранных языках.

Исследования проводились в рамках тем «Изучение структурно-функциональной организации сообществ и популяций растений, их природной и антропогенной динамики» (номер гос. регистрации 01.9.80 004323) и «Изучение биологического разнообразия растений и грибов и их эколого-биологических особенностей» (номер гос. регистрации 01.9.80 004322), поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (гранты № 99-04-49030, 00-05-64490, 00-06-80257, 01-04-96410, 02-05-65148, 02-05-64863).

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Характеристика района исследований

Объектом нашего исследования является лишайниковый покров высокогорный гольцового типа. Из шести основных типов высокогорного ландшафта наибольшая роль принадлежит лишайникам именно в гольцовом (горно-тундровом) ландшафте (Толмачев, 1948; Горчаковский, 1975).

Исследования проводились на Полярном, Приполярном, Северном и Южном Урале. Кратковременные экспедиции на Алтай (1977), в Хибины (1978, 2002) и



на север Скандинавии (1999) позволили сравнить природу, растительность и лишайниковый покров горных систем, но в выводах мы базируемся прежде всего на материалах, которые собраны в высокогорьях Урала.

К арктическим мы относим высокогорья Заполярного Урала, расположенные в тундровой зоне, исходя из понимания Арктики как физико-географической системы, включающей в пределах Северного полярного круга и изотермы июля +10°C территории распространения сплошной многолетней мерзлоты с развитием ледникового покрова или безлесной тундры (Граumberг и др., 2000).

Глава содержит краткое описание истории формирования Уральской горной страны, геологического строения и рельефа, климата, вод, почв, растительности, животного мира, актуальных антропогенных воздействий, а также характеристики горных тундр как природного явления (ландшафта, типа растительности, высотного пояса) и элемента социально-экономической сферы.

Разнообразие ландшафтов Уральских высокогорий связано с чрезвычайно сложным геологическим строением, разнообразием рельефа, с проявлением зональности и высотной поясности. Жесткий гидротермический режим определяет четкую приуроченность растительности к рельефу. Экзогенные процессы, прежде всего морозное выветривание, способствуют постоянному обновлению субстратов и активизируют динамические процессы в растительном покрове. Локальные техногенные нарушения и выпас северных оленей вносят нарушения в естественную динамику. Все это создает сложную мозаику местообитаний для лишайников.

## **Глава 2. Методика исследований и объем выполненных работ**

Методическим аспектам ценотического изучения лишайников и оценки их роли в структуре растительного покрова мы уделяли особое внимание, поскольку в отношении лишайников синэкологические методы применяются редко и не всегда последовательно. Глава содержит очерк истории развития лихеноценологических методов, анализ использования терминов «сообщество лишайников» и «лихеносинузия».

Объектами нашего изучения являлись:

- сообщества лишайников во всем их разнообразии – инициальные группировки на поверхности каменных глыб и скоплениях мелкозема, сообщества лишайников с выраженной структурой и взаимоотношениями, лишайниковый компонент напочвенного покрова в пределах фитоценозов, а также его фрагменты – лихеносинузии;

- фитоценозы с участием лишайников, где последние выступают в качестве компонента мохово-лишайникового яруса, зачастую являясь доминантом яруса или сообщества в целом.

«Сообщество лишайников» обозначает группу лишайников, объединенную общностью местообитания, комплекса экологических условий и фитоценотического статуса. Фитоценотический статус сообществ лишайников может быть разным и обсуждается в главе 5. Синузия понимается как фитоценотически детерминированная совокупность лишайников, объединенных общностью экологических условий. В напочвенном покрове это совокупность лишайников в пределах группировки как элемента горизонтального расчленения фитоценоза.

Обсуждаются проблемы полевого определения видов. Современные подходы к выделению видов не предполагают их полевой идентификации во всех случаях и этим ограничивают возможности изучения лишайников как природного объекта и компонента экосистем. При проведении синэкологических исследований невозможно исключение не поддающегося определению вида из анализа. Для снижения числа ошибок наши исследования, по возможности, проводились в районах, где ранее был выявлен видовой состав лишайников. Несмотря на то, что в значительной части описаний остаются не идентифицированные по разным причинам лишайники, описание большого числа площадок позволяет выявить около 90% известных для обследованных районов видов, а также отметить ряд видов впервые.

Для выявления роли лишайников в растительном покрове, изучения динамики сообществ лишайников, закономерностей высотного и широтного распределения использовали общепринятые геоботанические методы с некоторой их адаптацией к особенностям объекта изучения.

По восточному склону Урала от предгорных равнин до главного водораздела на Полярном, Приполярном и Северном Урале заложены профили от подножий до вершин. На разной высоте поперек профиля и склона были проложены трансекты, вдоль которых случайным образом выбирались пробные точки. Длина трансект оказывалась разной, пробных точек закладывалось не менее пятнадцати.

Геоботанические описания по общепринятой форме выполнялись на *пробных площадях* размером 5x5 м в тундровых фитоценозах и 10x10 м в лесных. В тех случаях, когда тундровое сообщество занимало площадь меньшую, чем 5x5 м и для характеристики структуры сообществ использовали *пробные площадки* размером 1x1 м. Опытным путем, учитывая достаточную полноту выявления видового состава, удовлетворительную точность определения основных ценотических показателей, мы избрали размер *учетной площадки* 25x25 см для описания сообществ эпилитных лишайников и эпигейных лишайноспиннузий.

Особое внимание уделялось характеристике местообитаний.

Выявляли видовой состав сообществ, определяли видовую насыщенность (число видов на учетную площадку), общее покрытие. Для каждого вида оценивали встречаемость, покрытие, обилие, размеры слоевищ, жизненность (Трасс, 1968), конкурентную активность (Мартин, 1967б, 1968д, 1969а). Адаптированная к задачам исследования схема жизненных форм базируется на системе, предложенной Н.С. Голубковой (1983).

Большое внимание уделяли определению массы лишайников, поскольку это имеет большое значение для оценки их вклада в продукционные процессы в биосфере, роли лишайников в фитоценозах и роли видов в сложении сообществ. Утилитарное значение этих данных также очень велико, поскольку лишайники являются кормом для северных оленей, фармацевтическим и техническим сырьем (Александрова и др., 1964; Рябкова, 1981; Голубкова, 1977). Поскольку лишайники относят к грибам, мы не используем по отношению к ним термин «фитомасса», заменив его термином «масса лишайников» (живая часть – «биомасса лишайников»). Массу накипных лишайников определяли по оригинальной методике (Магомедова, 1978). При определении массы листоватых и кустистых ли-

шайников использовали методы, аналогичные методу укусов. Массу лишайников оценивали с учетом общих требований, необходимых для получения достоверных данных по биологической продуктивности (Василевич, 1969).

Для оценки роли лишайников в растительных сообществах сравнивали видовое богатство (общее число видов) и видовую насыщенность (число видов на учетную площадку), покрытие сосудистых растений и лишайников, фитомассу и массу лишайников. Роль сообществ с доминированием лишайников оценена на основании анализа структуры растительного покрова. Определяли соотношение сообществ (по площади) вдоль профилей. Выделяли сообщества, где покрытие лишайников: (а) больше покрытия сосудистых растений; (б) меньше, чем покрытие сосудистых растений, но лишайники доминируют в мохово-лишайниковом ярусе; (в) не менее 10%, лишайники не доминируют; (г) менее 10%.

Зависимость состава и структуры сообществ лишайников от ориентации склонов изучали на одной высоте над уровнем моря, зависимость состава и структуры сообществ от ориентации поверхностей глыб — на восточном склоне, на одном высотном уровне, зависимость числа видов и покрытия от крутизны поверхности глыб — на одной высоте, на восточном склоне, на поверхностях восточной ориентации, имеющих уклон 0°, 15°, 30°, 45°, 60°, 75°, 90°, 105°, 120°. Как результат — материал для сравнений собирался на восточных склонах, поверхностях восточной ориентации с уклоном 30-60°.

Для анализа закономерностей высотного распределения лишайников использовали описания, выполненные на разной (фиксированной приборными методами) высоте. В основу характеристики высотной приуроченности лишайников положено выявление эколого-ценотического оптимума, определявшегося как высотная ступень с наибольшей встречаемостью и покрытием данного вида с учетом представительства сообществ, относящихся к стадии, где вид наиболее активно участвует в сукцессионном процессе. Для оценки изменения состава и структуры сообществ лишайников анализировали изменение видового разнообразия, покрытия, массы лишайников, ценотической роли видов. Высотное изменение структуры лишайникового покрова показано как изменение соотношения сообществ лишайников на площадках размером 5x5 м, заложенных на россыпях

на разной высоте. Анализ описаний на высотных профилях на восточных склонах четырнадцати горных массивов на Полярном, Приполярном, Северном Урале был направлен на выявление изменения распределения видов, состава и структуры сообществ и структуры лишайникового покрова с высотой на разных широтах. Для индикации изменения гидротермического режима с высотой и широтой использован анализ соотношения видов, относящихся к разным географическим элементам и экологическим группам.

Сукцессионные процессы анализировались в эколого-динамических рядах на основе определения степени выветрелости горной породы (Магомедова, 1979) и относительной датировки с помощью метода лишайноценотрии (Мартин, 1970).

На антропогенно нарушенных территориях прокладывали профили по градиенту нагрузки, от более нарушенных к менее нарушенным участкам. По возможности, анализировали разновременные нарушения.

Для обоснования системы фито- и лишайномониторинга разработаны иерархические шкалы природной и антропогенной динамики растительного покрова в соответствии с пространственной дифференциацией экосистем (ландшафтов).

При обработке материала использовали пакет прикладных программ «Statistica 5.5» (Statsoft). Для оценки видового сходства использован кластерный анализ, коэффициент Сьеренсена. Степень сходства сообществ оценивали с использованием коэффициента, предложенного В.И. Василевичем (1962, 1969).

Материал для диссертационной работы собирался в 1969-2002 годах.

Выполнено более 3 500 описаний сообществ лишайников. Для определения запаса массы лишайников разобрано 2 370 проб. Стандартный запас массы определен для 15 видов накипных лишайников, для чего обработано 413 образцов. Сделано более 10 000 замеров слоевищ накипных, 3 000 листоватых и 47 000 кустистых лишайников.

### **Глава 3. Экологические закономерности распространения лишайников в высокогорьях**

Комплекс эволюционно выработанных адаптаций к выживанию в экстремальных условиях среды обеспечивает широкое распространение лишайников в

высокогорьях, отличающихся невероятным многообразием местообитаний. Мы исследовали экологические закономерности распространения лишайников, анализируя видовое и ценотическое разнообразие, состав и структуру сообществ лишайников в градиентах изменений условий среды. Анализ организован иерархически, начинаясь от наименее масштабных проявлений – местообитаний. Затем описаны приуроченность к субстратам, влияние ориентации и крутизны (на уровне микро- и мезорельефа), высотное распределение (на уровне мега- и макрорельефа) и, наконец, зональные особенности распределения лишайников.

Лишайники осваивают широкий спектр местообитаний. Наиболее распространенными и типичными являются останцы, каменные и щебнистые россыпи и осыпи, скопления мелкозема, горные тундры на горно-тундровых почвах разной мощности и каменистости, а также морены. Характерным и чрезвычайно важным является то, что лишайники осваивают местообитания, недоступные для поселения сосудистых растений, прежде всего – огромную по площади поверхность каменных глыб, находящихся на разных стадиях выветривания.

В высокогорьях Урала практически равное количество видов лишайников зарегистрировано нами на каменистом субстрате (153) и на почве (150). На органических субстратах в высокогорьях лишайники менее разнообразны (66 видов). Облигатные эпилиты представлены наибольшим числом видов, именно они составляют основу этой субстратной группы лишайников. Среди эпигейных лишайников по числу видов преобладают облигатные эпигейды. Только на органических субстратах обнаружено 13 видов (около 5%). Среди факультативных эпилитов на органическом материале встречается 10 видов, среди факультативных эпигейдов эта группа включает 34 вида. На всех типах субстрата обитает лишь 3% видов. Среди эпилитных преобладают накипные лишайники, а среди эпигейных – кустистые. Листоватые лишайники наиболее разнообразны на каменистом субстрате. На органическом материале видовым разнообразием выделяются накипные формы.

Сравнили разнообразие лишайников на семи широко распространенных горных породах — изверженных (от ультраосновных до кислых) и метаморфических, отличающихся химическим и минералогическим составом, плотностью,

характером выветривания. Анализ показал, что различия между горными породами в составе, структуре, отношении к выветриванию значимы как для эпилитных, так и для эпигейных лишайников.

О значении химического состава свидетельствует смена видового состава сообществ лишайников в зоне генетического перехода от дунитов к пироксенитам. Изменение покрытия многих видов лишайников повторило изменение содержания химических элементов в породе (рис. 1).

Изменение содержания железа и кальция в породах сопровождалось синхронным изменением их концентрации в кустистых лишайниках. Обратная картина характерна для содержания кремния и марганца. По-разному сказывается изменение содержания алюминия, хрома и магния в породе на их содержание в разных видах лишайников. Это говорит о чувствительности лишайников к химическому составу породы и способности к избирательному накоплению содержащихся в породах химических элементов.

Показано важное значение структуры горных пород и связанных с ней твердости, способности поглощать и удерживать влагу, характера поверхности.

Основу сообществ лишайников на всех породах создают одни и те же широко распространенные и обильные виды (исключая эпилитные сообщества на дунитах). Специфику видового состава сообществ на разных горных породах определяют редко встречающиеся виды. Большой стабильностью и определенностью видового состава отличаются сообщества эпилитных лишайников, что связано с большей зависимостью от свойств горной породы. Это подтверждается тем, что легко выветривающиеся сланцы отличаются наибольшей долей «случайных» видов и среди эпилитных, и среди эпигейных лишайников. Меньше всего таких видов на кварцитах, отличающихся высокой плотностью и медленным выветриванием.

Значительная общность видового состава выявлена в сообществах эпилитных лишайников на метаморфических и кислых породах, наименьшая – на метаморфических и основных породах.

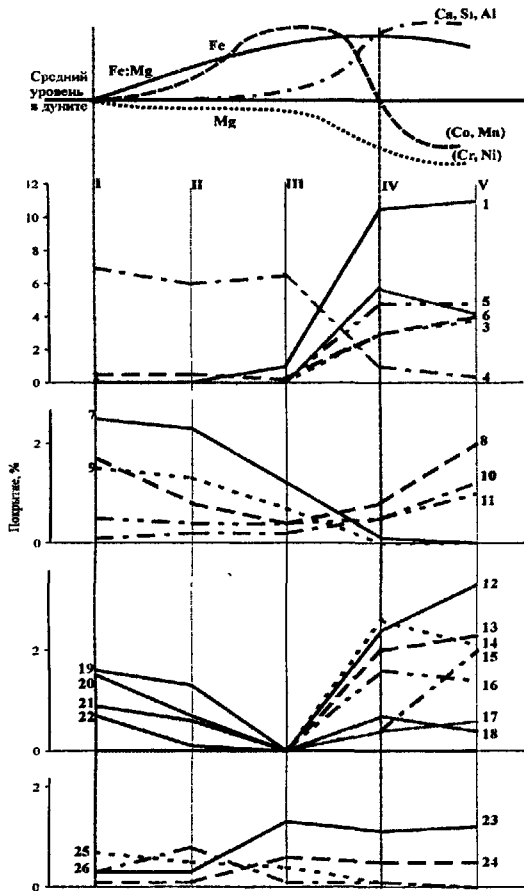


Рис. 1. Изменение покрытия некоторых видов лишайников в переходной зоне от дунитов к пироксенитам (изменение химического состава по: Ефимов, Ефимова, 1967, стр. 118)

I – типичные дуниты, II – переход от типичных дунитов к метадунитам, III – метадуниты, IV – пироксениты в зоне контакта с метадунитами, V – типичные пироксениты. 1 – *Rhizocarpon geographicum*, 2 – *Lecanora polytropa*, 3 – *Lecidea pantherina*, 4 – *Lasallia pensylvanica*, 6 – *Lasallia pustulata*, 7 – *Placynthium nigrum*, 8 – *Ochrolechia lactea*, 9 – *Xanthoria elegans*, 10 – *Tremolecia atrata*, 11 – *Rhizocarpon atroflavescens*, 12 – *Melanelia hepatizon*, 13 – *Sphaerophorus fragilis*, 14 – *Ophioparma ventosa*, 15 – *Porpidia flavicunda*, 16 – *Protoparmelia badia*, 17 – *Umbilicaria proboscidea*, 18 – *Umbilicaria cylindrica*, 19 – *Physcia caesia*, 20 – *Caloplaca* sp., 21 – *Caloplaca vitellimula*, 22 – *Buellia badia*, 23 – *Lecidea confluens*, 24 – *Rhizocarpon eupetraeum*, 25 – *Rhizocarpon atroflavescens*, 26 – *Candelariella vitellina*.



У сообществ эпигейных лишайников наибольшее сходство оказалось именно на изверженных основных и метаморфических породах. Видовой состав и эпигейных, и эпилитных сообществ наименее специфичен на изверженных кислых породах (гранитах).

В группе лишайников, встречающихся исключительно на основных породах, наиболее специфичен видовой состав эпигейных лишайников на пироксенитах, тогда как среди эпилитов больше специфических видов оказалось на дунитах. Мы связываем это с неблагоприятными для эпигейных лишайников условиями увлажнения на дунитах, тогда как для эпилитных лишайников ограничивающим видовое разнообразие фактором оказались химические и физические свойства породы. В ряду кварциты – амфиболиты – сланцы очевидное увеличение числа видов эпигейных и эпилитных лишайников мы связываем с усложнением минералогического состава, уменьшением плотности породы, увеличением скорости выветривания. По доле аркто-альпийских видов и соотношению видов разных экологических групп горные породы и продукты их выветривания могут быть ранжированы от «теплых» до «холодных», от «сухих» до «сырых». Наименьшей долей видов с аркто-альпийским характером распространения, криофитов и психрофитов, максимальной представленностью ксеромезофитов и ксерофитов отличается дунит, который можно охарактеризовать как очень «теплую» и «сухую» породу. Наибольшее число аркто-альпийских видов эпилитных лишайников и криофитов на кварцитах дает основание характеризовать эту породу как самую «холодную». В эпигейных сообществах условия на кварцитах смягчаются, а на сланцах и габбро оказываются хуже — мелкозем на этих породах плотный и сырой, «холодный». Наиболее «холодной» породой для эпигейных лишайников оказалось габбро, отличающееся и наибольшей долей психрофитов.

Вышесказанное свидетельствует о значительных различиях горных пород и продуктов их выветривания в качестве субстрата для лишайников, о возможности использования лишайников не только в качестве индикаторов физико-химических свойств пород, но и всего комплекса экологических условий.

Ориентация и крутизна склонов и поверхностей не меняет структуры лишайникового покрова, но вносит изменения в состав и структуру сообществ через

изменение покрытия видов, чутко индицирующих разницу в гидротермическом режиме. Для эпигейных лишайников более важными оказываются условия увлажнения, тогда как для эпилитных, месообитания которых отличаются более жестким гидротермическим режимом, значимы изменения в температурном режиме.

И эпилитные, и эпигейные лишайники демонстрируют значительные изменения встречаемости и ценотической роли в высотном градиенте. Виды с высокой встречаемостью широко распространены в высотном градиенте, редко встречающиеся виды характеризуются более узкими границами высотного распределения. У эпилитных лишайников это выражено ярче.

Выделены четыре высотные группы лишайников: виды, эколого-ценотический оптимум которых находится ниже верхней границы леса; виды с эколого-ценотическим оптимумом в нижней части пояса горных тундр; виды с относительно равномерным распределением в пределах горно-тундрового пояса; виды, тяготеющие к верхней части пояса горных тундр и холодным гольцовым пустыням. Положение эколого-ценотических оптимумов отражает особенности географического распространения видов — большинство бореальных, гипоаркто-монтанных и имеющих полизональный характер распространения видов имеют оптимумы вне горно-тундрового пояса или в его в нижней части, а арктоальпийские виды тяготеют к верхней части горно-тундрового пояса.

Максимального разнообразия сообщества эпигейных лишайников достигают в нижней части пояса горных тундр, а эпилитных — в центральной. В верхней части пояса горных тундр и холодных гольцовых пустынях видовое разнообразие уменьшается. Общее проективное покрытие в эпилитных и эпигейных сообществах с высотой мало меняется, но происходит изменение структуры сообществ, вплоть до смены доминирующих видов.

С высотой уменьшается ценотическое разнообразие, происходит смена обладающих по встречаемости и площади сообществ: кладановые тундры сменяются алекториевыми, затем цетрариевыми; на россыпях заметно снижается доля сообществ с доминированием листоватых лишайников.

В распределении лишайников и образуемых ими сообществ выявлено существование двух высотных рубежей (на Северном Урале, Косьвинский Камень – это 1100 м и 1400 м). Нижний знаменует высотный предел массового распространения бореальных видов – климатически обусловленную нижнюю границу пояса горных тундр, верхний – границу горных тундр и холодных гольцовых пустынь (табл. 1). Выделение последнего рубежа имеет особое значение, поскольку индикаторная роль цветковых растений здесь крайне ограничена.

Таблица 1. Некоторые признаки перехода от пояса горных тундр к поясу холодных гольцовых пустынь, высота границы между поясами (м над уровнем моря) и ее изменение в широтном градиенте

Признаки	Северный Урал	Приполярный Урал	Полярный Урал
<b>Видовой состав</b>			
Доля аркто-альпийских видов >50%	1450	850	450
Доля бореальных видов <15%	1450	850	450
<b>Распределение видов</b>			
<i>Porpidia flavicunda</i> заменяется на <i>Tremolecia atrata</i>	1450	900	500-600
Верхний предел распространения			
<i>Ophioparma ventosa</i>	1450	850-900	450-600
<i>Alectoria ochroleuca</i>	1457	950	600-650
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	1485	1000	650-700
<b>Ценогические признаки</b>			
Видовая насыщенность меньше 8	1450	850	450-500
Покровы не выше 50%	1450	900	600-650
Доминирование <i>Rhizocarpon geographicum</i>	1450	900	600-700
Преобладание среди листоватых темноокрашенных <i>Parmeliaceae</i>	1434	850-900	450-550
<b>Структура лишайникового покрова</b>			
Преобладание сообществ ассоциации <i>Rhizocarpon geographicum-Lecidea lapicida-Lecanora polytropa-Tremolecia atrata</i>	1450	900	600

Общий характер высотного распределения видов вдоль высотных профилей сохраняется на всех широтах. В лишайниковом покрове россыпей происходит смена сообществ со значительным участием листоватых лишайников на сообщества накипных лишайников с обедненным видовым составом. В эпигейных сообществах наблюдается замена кладановых тундр на цетрариевые, а затем на полидоминантные.

Наиболее ярко выражено высотное распределение лишайников на Северном Урале. На Полярном его маскирует острая реакция лишайников на изменение условий микроклимата в связи с изменением микрорельефа. Это является проявлением общегеографической закономерности (Holland, Stein, 1975). На Полярном Урале граница и различия между горными тундрами и холодными гольцовыми пустынями несколько «размыты» (табл. 1).

Таким образом, распределение лишайников и формируемых ими сообществ в высокогорьях определяется зональным положением горных массивов, высотой над уровнем моря, ориентацией и крутизной склонов и поверхности каменных глыб, характером горных пород и спецификой местообитаний.

#### Глава 4. Закономерности формирования сообществ лишайников

Основным ландшафтообразующим процессом в высокогорьях является морозное выветривание. Мы рисуем следующую картину формирования сообществ лишайников на каменистом субстрате в ходе его выветривания. Существует группа видов – пионеров, инициаторов сукцессии. На дунитах это прежде всего *Lecanora polytropa* и *Lecidea lapicida*; на всех других изученных породах — *Rhizocarpon geographicum* и *Lecanora polytropa*. В группе пионерных видов преобладают накипные виды, имеющие ареолированные слоевища. На следующем этапе растет видовое разнообразие накипных лишайников. На третьей стадии в сообществах появляются листоватые лишайники, прежде всего умбиликатные формы, представляющие характерный элемент сообществ лишайников на четвертой стадии. На пятой стадии увеличивают разнообразие и покрытие, демонстрируют высокую конкурентную активность листоватые рассеченнолопастные

лишайники (рис. 2). На шестой стадии они становятся значимым компонентом ценозов, но прогрессивное развитие сообществ на этой стадии индицируют кустистые лишайники. Затем происходит разрушение эпилитных сообществ в результате разрастания кустистых лишайников или раздробления породы, формируются каменистые тундры.

Ограниченное жесткостью условий среды число пионерных видов, сохранение в сообществах последующих стадий большинства из них, медленный рост и постепенное накопление покрытия приводит не к резкой смене одного сообщества другим, а постепенной и очень медленной их трансформации (развитии). Из видов, появляющихся в сообществах позже, только быстрорастущие и конкурентно активные виды, успевают сформировать значительное покрытие. Лишайники являются удобным объектом для анализа сукцессионных процессов, поскольку пионерные виды сохраняются в последующих стадиях, что создает возможность относительной датировки стадий за счет анализа изменения покрытия (размеров) и ценотической роли пионерных видов.

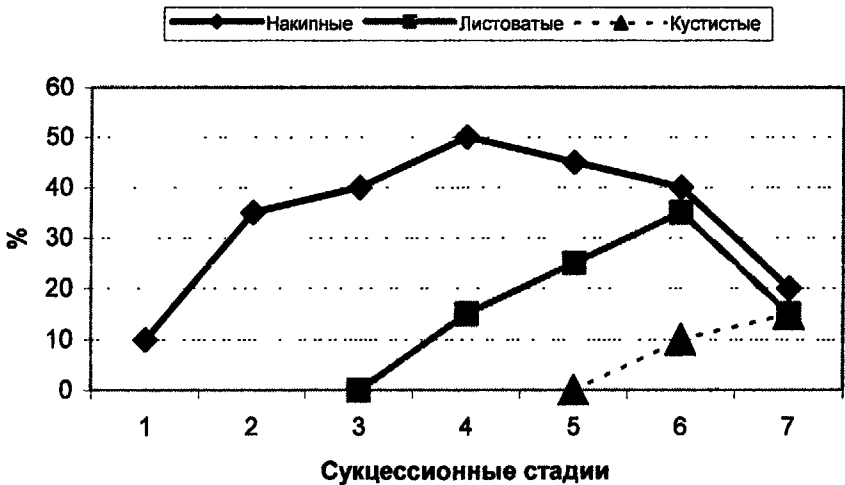


Рис. 2. Изменение покрытия эпилитных лишайников разных морфологических типов в ходе сукцессий, %

Увеличение видового и ценогического разнообразия в ходе сукцессий связано со снижением лимитирующей роли субстрата и увеличением значения гидротермического режима, общая жесткость которого предопределяет наличие четких реакций лишайников на его изменение.

Формирование сообществ лишайников на всех горных породах подчиняется общим закономерностям. От физических и химических свойств горной породы зависят набор видов, скорость прохождения сукцессионных преобразований.

Анализ изменения состава и структуры сообществ вдоль высотного профиля показал, что в сообществах первых стадий различия отсутствуют. Затем различия нарастают от стадии к стадии – по мере выветривания породы и уменьшения ее лимитирующей роли все большее значение для формирования сообществ лишайников приобретают другие условия, прежде всего гидротермический режим.

С увеличением высоты над уровнем моря происходит уменьшение роли сообществ завершающих сукцессионных стадий. Высокое покрытие и значительные размеры пионерных видов в верхней части пояса горных тундр свидетельствуют о том, что низкие температуры, неравномерность и недостаточность увлажнения, иссушающее и эродирующее действие ветра сдерживают переход сообществ в следующую сукцессионную стадию.

Широтные особенности процесса формирования сообществ эпилитных лишайников заключаются в увеличении доли сообществ первых сукцессионных стадий к северу, снижении видового разнообразия сообществ, переходом видов на более поздние сукцессионные стадии.

Таким образом, на первых этапах формирования состав и структура сообществ эпилитных лишайников строго определяются свойствами горной породы. Внедрение новых видов связано с изменением свойств породы в процессе выветривания. Порода постепенно утрачивает роль лимитирующего фактора, возникают условия для реализации поливариантности в развитии сообществ лишайников и проявляется зависимость состава и структуры лишайниковых сообществ от ориентации, крутизны, высоты над уровнем моря, широты, формирующих гидротермический режим.

Основные характеристики, определяющие позиции видов и реализующиеся в сукцессионном ряду, – вначале это возможность закрепления на поверхности породы, а затем скорость роста и конкурентная активность. Виды-инициаторы – слабые конкуренты, стресс-толеранты, самые медленно растущие. Они осваивают субстрат в течение длительного времени, о чем свидетельствует их значительное покрытие и размеры в сообществах следующих стадий. Внедряющиеся вслед за инициаторами на поверхность меняющейся в процессе выветривания породы лишайники конкурентно неактивны, растут довольно медленно.

При достижении определенной степени покрытия на фоне снижающегося значения свойств горной породы появляется основа для формирования конкурентных отношений. Виды - активные конкуренты нарастают на слоевища других видов, поселяются на старых частях слоевищ видов-пионеров, в местах их выкрашивания, в зоне контактов слоевищ. В завершающих стадиях сукцессий эпилитных лишайников видовое разнообразие не уменьшается. Повторные описания постоянных площадок позволяют нам показать наличие циклических процессов, поддерживающих разнообразие и долговременное существование эпилитных сообществ при необратимости и направленности сукцессионного процесса в связи с определяющей ролью процессов выветривания.

Лишайниковые тундры могут формироваться в ходе последовательного развития эпилитных сообществ с появлением в них кустистых лишайников и мхов, аккумулирующих мелкозем и органический материал как основу будущей почвы. Второй путь реализуется в том случае, когда в ходе выветривания породы происходит ее разрушение и образование щебня. Эпигейные лишайники поселяются и разрастаются на щебне и скоплениях мелкозема между ним. Третий способ – разрастание лишайников на скоплениях мелкозема в элювиальном или делювиальном залегании в трещинах, расщелинах, на поверхности глыб. Формирование лишайниковых тундр как процесс последовательной трансформации эпилитных сообществ рассматривается как скальная субсерия, на щебне как щебнистая, на скоплениях мелкозема как мелкоземная субсерия в общем процессе формирования горных тундр — литосерии.

Сообщества всех субсерий значительно отличаются по количеству и набору видов, соотношению видов разных морфологических типов и жизненных форм, географических элементов и экологических групп (табл. 2). В ходе сукцессий видовое разнообразие растет. Это связано в значительной степени с изменением гидротермического режима. В процессе формирования эпигейных сообществ не выявлено последовательной смены лишайников разных морфологических типов и жизненных форм. Увеличивается число лишайников всех морфологических типов. В ходе сукцессий происходит увеличение покрытия и запаса массы лишайников (табл. 2), стабилизируется и унифицируется видовой состав, нивелируются различия, связанные с особенностями горных пород и способом формирования тундровых сообществ. На завершающей стадии невозможно определить по ценогическим признакам в какой субсерии прошло формирование сообществ.

Таблица 2. Изменение видового разнообразия, покрытия и запаса массы лишайников в ходе формирования лишайниковых тундр

Показатели	Субсерии						
	Скальная			Мелкоземная		Щебнистая	
	Стадии						
	6	7-А	8-В	А	В	А	В
Число видов	22	52	50	56	75	47	108
Доля аркто-альпийских видов, %	59	48	50	59	32	51	36
Доля криофитов, %	55	35	26	36	12	38	13
Покрытие, %	20±11	40±7	80±9	60±16	90±10	30±19	75±10
Запас массы, г/м <sup>2</sup>	90±20	280±30	700±64	430±40	800±76	250±31	720±76

В наиболее жестких условиях среды формируются сообщества эпигейных лишайников на скальном субстрате. Сукцессионные изменения здесь происходят медленно, на мелкоземе - быстрее и с резким изменением условий среды. На щебне условия среды наиболее разнообразны. В соответствии с этим и сообщества, формирующиеся на щебне, достигают наибольшего разнообразия.

Накопление мелкозема и органики, формирование почвы обладающей плодородием, образование мохово-лишайниковой дернины, аккумулирующей и



удерживающей влагу, смягчение термического режима приводят к созданию благоприятных условий для появления цветковых растений. Внедрение высших растений максимально затруднено в сообществах мелкоземной серии, но и цено-тичские позиции в этой серии лишайники теряют быстрее. В наименьшей степени лишайники сдерживают внедрение цветковых растений на щебнистом субстрате, тем не менее, именно здесь лишайники максимально сохраняют цено-тичскую роль и разнообразие. Этому способствует неглубокая трансформация экотопа — сохраняется подвижность и каменистость субстрата, медленно накапливается мелкозем, слабо меняется гидротермический режим.

В сообществах всех сукцессионных субсерий отмечено снижение видового разнообразия с юга на север. В отличие от сообществ эпилитных лишайников, массового «перехода» видов на более поздние стадии при формировании лишайниковых тундр не отмечено. Не происходит и смены жизненных форм. В бореальных высокогорьях чаще образуются моновидовые покровы и сообщества с выраженным доминированием одного-двух видов. В Арктике чаще встречаются полидоминантные сообщества. Широкие изменения обилия видов приводят к изменению состава доминантов. В арктических высокогорьях теряют статус доминантного вида *Cladina stellaris*, *Cetraria islandica*, *Alectoria ochroleuca*, оставаясь постоянным компонентом сообществ. Несравненно чаще, чем в бореальных высокогорьях в качестве содоминантов выступают *Flavocetraria nivalis*, *Stereocaulon paschale*, *S. alpinum*, *Cladonia uncialis*.

Таким образом, в результате сукцессионных изменений происходит освоение лишайниками безжизненных каменных поверхностей, увеличиваются запасы массы — если на начальных этапах их величина выражается несколькими граммами, то в лишайниковых тундрах она достигает 900 г/м<sup>2</sup>. Трансформация субстрата и гидротермического режима создает условия для внедрения сосудистых растений.

## Глава 5. Лишайники в экосистемах арктических и бореальных высокогорий

Перед нами стояла задача дать анализ роли лишайников в структуре растительных сообществ, показать роль сообществ с доминированием лишайников в структуре растительного покрова и обсудить роль лишайников в высокогорных экосистемах.

### Распространение и фитоценотический статус лишайников

Лишайники входят в состав подавляющего большинства растительных сообществ пояса горных тундр. В холодных гольцовых пустынях лишайники становятся ведущим компонентом растительного покрова.

В поясе горных тундр 30-80% территории приходится на долю россыпей. Лишайниковый покров россыпей богат и чрезвычайно мозаичен. Мы классифицируем сообщества эпилитных лишайников, опираясь на выделение доминантов (табл. 3). При выделении ассоциаций учитывается присутствие видов с менее выраженным доминированием.

Во всех типах горных тундр встречаются сообщества, где лишайники доминируют в мохово-лишайниковом ярусе. В лишайниковых тундрах, некоторых разностях каменистых и кустарничковых тундр покрытие лишайников выше, чем покрытие других компонентов фитоценозов. По числу видов лишайники преобладают в каменистых и лишайниковых тундрах, в кустарничковых тундрах число видов лишайников и сосудистых растений примерно одинаково, в кустарниковых и травяно-моховых тундрах число видов сосудистых растений выше, чем лишайников, хотя встречаются сообщества кустарниковых тундр, где лишайники более разнообразны. Запас массы лишайников очень изменчив и зависит от видового состава, покрытия, высоты и плотности дернины (табл. 4).

Таблица 3. Классификация сообществ эпилитных лишайников

Формация	Группа ассоциаций
Аспицилиевая	<i>Lecidea pantherina</i> - <i>Aspicilia caesiocinerea</i>
	<i>Aspicilia caesiocinerea</i> - <i>Xanthoria elegans</i>
	<i>Xanthoria elegans</i> - <i>Aspicilia caesiocinerea</i>
	<i>Physcia caesia</i> - <i>Aspicilia caesiocinerea</i>
Ризокарпоновая	<i>Rhizocarpon geographicum</i> - <i>Lecanora polytropa</i>
	<i>Rhizocarpon geographicum</i> - <i>Lecidea pantherina</i>
	<i>Rhizocarpon geographicum</i> - <i>Porpidia flavicunda</i>
	<i>Rhizocarpon geographicum</i> - <i>Umbilicaria proboscidea</i>
	<i>Rhizocarpon geographicum</i> - <i>Arctoparmelia centrifuga</i>
Лецидеевая	<i>Lecidea pantherina</i> - <i>Umbilicaria proboscidea</i>
	<i>Lecidea pantherina</i> - <i>Arctoparmelia centrifuga</i>
	<i>Lecidea pantherina</i> - <i>Melanelia hepatizon</i>
Умбиликарневая	<i>Umbilicaria proboscidea</i> - <i>Rhizocarpon geographicum</i>
	<i>Umbilicaria proboscidea</i> - <i>Lecidea pantherina</i>
	<i>Umbilicaria proboscidea</i>
Ласаллиевая	<i>Lasallia pensylvanica</i> - <i>Rhizocarpon geographicum</i>
	<i>Lasallia pensylvanica</i> - <i>Lecidea pantherina</i>
Офиопармовая	<i>Ophioparma ventosa</i> - <i>Arctoparmelia centrifuga</i>
Арктопармелиевая	<i>Arctoparmelia centrifuga</i>

В горных лугах, болотах, зарослях кустарников лишайники представлены небольшим числом видов и имеют низкое обилие. В горно-таежном поясе и подгольцовых редколесьях лишайники встречаются в напочвенном покрове, на стволах деревьев и мертвой древесине, на выходах горных пород. В некоторых сообществах лишайники могут иметь значительное покрытие, но такие сообщества занимают небольшую площадь. Видовое разнообразие лишайников в горных лесах с юга на север уменьшается, а покрытие увеличивается.

Показано, что лишайники проявляют себя в качестве доминанта лишь там, где неблагоприятный гидротермический режим и свойства субстрата (подвижность, низкая трофность) препятствуют расселению конкурентов, поддерживая доминирующую роль лишайников.

Таблица 4. Характеристика лишайникового компонента горно-тундровых фитоценозов

Тундры	Площадь*	Характеристика лишайникового компонента			
		Число видов	Покры- тие, %	Масса, г/м <sup>2</sup>	Статус**
Каменные	7	80	40±7	120±30	Д, С, д, с
Лишайнико- вые	5	39	65±7	551±62	Д
Кустарнич- ковые	20	68	30±6	306±49	С, д, с
Кустарнико- вые	7	78	15±5	359±56	К, с
Травяно- моховые	1	25	3±1	14±4	к, с

\* доля от общей площади тундровых участков

\*\* Д – доминант сообщества, д – доминант яруса, С – содоминант сообщества, с – содоминант яруса, К – постоянный компонент, к – встречается, локально обилен

### Региональные особенности лишайникового компонента растительного покрова арктических и бореальных высокогорий

Информация о лишайниках горных систем гольцового типа содержится во множестве публикаций, но ее разнородность делает сравнение очень сложным.

В горных тундрах и холодных гольцовых пустынях лишайники значительно менее разнообразны, чем в горных лесах и подгольцовых редколесьях. На Северном Урале в высокогорьях встречается 35% всех видов (Рябкова, 1965), в горах Восточной Сибири 36% (Порядина, 2000), в мягком климате юга Сибири 54-69% (Седельникова, 1994). Видовое разнообразие высокогорных лишайников увеличивается к югу. Это отмечается и в пределах одной горной страны (Урал), и при сравнении горных систем, расположенных на севере и юге (Седельникова, 1985, 1991, 1994, 2001; Журбенко, 1986; Порядина, 2000; Куваев и др., 2002 и др.).

Для всех арктических и бореальных горных систем общим является доминирование лишайников на каменных россыпях, преобладающая роль в структуре растительного покрова лишайниковых, а также кустарничковых тундр со значи-

тельным участием лишайников. Общей закономерностью оказалось снижение обилия *Alectoria ochroleuca* и роли алекториевых тундр в структуре растительного покрова с высотой и с севера на юг, а также замена с высотой лишайников рода *Cladina* на кустисто-лопастные лишайники (группы «*Cetraria*»).

Примерно равное покрытие лишайников, сходство видового состава доминантов и обильных видов, схожая фитоценотическая роль лишайников характеризует ерниковые горные тундры в трех регионах: на севере Фенноскандии (Oksanen, Virtanen, 1995), на Северном и Полярном Урале, на Аляске (Hanson, 1951). Из 65 видов лишайников общих оказалось десять. *Cetraria islandica*, *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Nephroma arcticum* везде могут рассматриваться как доминанты лихеносинузий. Некоторые виды, отмеченные в Фенноскандии (*Cladonia crispata*, *Peltigera rufescens*, *Sphaerophorus globosus*) и на Аляске (*Cladonia sulphurina*, *C. subfurcata*, *Ochrolechia frigida*) обычны на Урале, но встречаются в других сообществах. Наибольшее сходство по видовому составу лишайников ерниковых тундр Фенноскандии и Полярного Урала мы связываем с влиянием выпаса оленей, основываясь на присутствии и значительном покрытии толерантных к выпасу видов (*Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Bryocaulon divergens*, *Cladonia coccifera*, *C. uncialis*, *Flavocetraria nivalis*), а также видов, положительно реагирующих на повреждение мохового покрова и увеличение динамичности субстрата (*Imadophila ericetorum*, *Solorina crocea*, *Nephroma arcticum*). О влиянии выпаса свидетельствует и относительно низкое покрытие чувствительных к выпасу *Cetraria islandica* и *Cladina stellaris*.

Мы сравнили видовое разнообразие, покрытие и запас массы лишайников в четырех типах горных тундр на Полярном (67°с.ш.), Северном (62°с.ш.) Урале и на нагорье Сангилен (50°с.ш.). Видовое разнообразие лишайников (как общее число видов, так и видовая насыщенность) в тундрах нагорья Сангилен (Седельникова, 1985) выше, чем на Урале. Это, безусловно, связано с положением нагорья Сангилен на границе таежной и степной зон. Сообщества нагорья отличаются большей долей ксерофитных лишайников. На Сангиле формируются специфический комплекс лишайников на известняках, кроме того, выветривание сла-

гающих нагорье горных пород приводит к образованию большого количества щебнистого материала (Седельникова, 1985).

Покрытие лишайников в рассмотренных сообществах (каменистых алектриевых, дриадовых, лишайниковых и ерниковых тундрах) на всех широтах оказалось одинаковым, а запас массы очевидно большим на Урале. Причиной этого могут быть различия в плотности дернины, высоте лишайников, соотношении видов, но информацией, достаточной для расшифровки этого явления мы не обладаем. Наибольшая общность видового разнообразия, покрытия и запаса массы лишайников выявлена в сообществах ерниковых тундр, располагающихся в местообитаниях с относительно мягким гидротермическим режимом. В других типах тундр, формирующихся в более жестких условиях среды, региональные различия проявляются более отчетливо.

### **Роль лишайников в высокогорных экосистемах**

Лишайники, играют исключительно важную роль в экосистемах высокогорий. Наибольшее основание для такой оценки дает их участие в биотическом круговороте вещества и энергии, а также в процессах выветривания горных пород и почвообразования. Кроме того, лишайники являются важнейшим кормом для ключевого вида арктических экосистем – северного оленя/карибу, а также обеспечивают кормом и убежищами множество беспозвоночных. Рассматривается соотношение массы лишайников и фитомассы в горных тундрах Уральских высокогорий, обсуждаются взаимоотношения лишайников и сосудистых растений, а также условия, определяющие скорость разложения отмирающих лишайников. Показано, что горные тундры Урала могут круглогодично обеспечивать исключительно лишайниковыми кормами не менее 35000 северных оленей. Сюда не включена в прошлом наиболее богатая кормовыми ресурсами часть хребта – Заполярный Урал, где пастбищный потенциал подорван неумеренным выпасом.

## Глава 6. Лишайники арктических и бореальных высокогорий как объект антропогенного воздействия, охраны и мониторинга

В арктических и бореальных высокогорьях типичными антропогенными воздействиями являются выпас оленей, рекреация, а также комплекс техногенных воздействий, связанных с проведением геологоразведочных и изыскательских работ, добычей полезных ископаемых, сооружением и эксплуатацией транспортных систем.

Геологическая деятельность сопряжена с атмосферным загрязнением (прежде всего пылевым), ликвидацией и нарушением растительного покрова, стимулирующей эрозионных процессов. Жилищное и транспортное строительство, промышленное производство полностью уничтожают растительный покров и глубоко его трансформируют, служат источником разнообразных загрязнений. Вокруг населенных пунктов характерны рекреационные нагрузки (тремплинг, изъятие растительных ресурсов, красивоцветущих растений и пр.) и загрязнения. Все эти нагрузки реализуются на ограниченной территории (локально). С оленеводством связан риск снижения ресурсного потенциала и разнообразия растительного покрова на локальном и региональном уровне (Магомедова, 1994). Межрегиональный перенос поллютантов и климатические изменения – явления наиболее масштабные.

Климатические изменения окажут на лишайники прямое действие и опосредованное — через изменение местообитаний, взаимоотношений с другими организмами, взаимоотношений между видами (Insarov, Schroeter, 2002). Поскольку лишайники имеют разный темп роста, разную конкурентную активность и разные требования к гидротермическому режиму, можно ожидать изменений в составе и структуре сообществ лишайников, особенно на завершающих сукцессионных стадиях. Возможно обогащение видового состава сообществ за счет бореальных мезофитов в нижней части пояса горных тундр. В верхней части пояса горных тундр и холодных гольцовых пустынях в эпилитных сообществах можно предположить появление широко распространенных в центральной и нижней части пояса горных тундр быстро растущих, конкурентно активных видов, таких

как *Ophioparma ventosa*. Возможны изменения в обилии листоватых лишайников. В эпигейных сообществах может увеличиться роль лишайников рода *Cladina*, *Cetraria islandica*. Изменение положения границ высотных поясов можно контролировать по комплексу признаков, предложенных нами выше. Климатические изменения в совокупности с антропогенными воздействиями могут привести к локальному снижению видового разнообразия и роли лишайников (Cornelissen et al., 2001; Insarov, Schroeter, 2002). Определенную опасность представляет собой возможность вытеснения лишайников из сообществ горных тундр на Полярном Урале, где лишайниковый покров нарушен интенсивным выпасом оленей.

Лишайники признаются самой уязвимой для выпаса и плохо восстанавливаемой частью растительного покрова при особой важности в кормовом отношении (Андреев, 1973; Щелкунова, 1976; Oksanen, 1978; Полежаев, 1979; McKendrick et al, 1980; Магомедова, 1985, 1996; Карпов, 1991; Nellemann, 1997 и др.).

При умеренном выпасе отмечено увеличение видовой насыщенности и видового разнообразия, что является следствием активизации под влиянием выпаса динамики субстрата, нарушения моховой дернины или ослабления позиций доминантов. Нарушение монолитного покрова *Cladina stellaris* вне антропогенных воздействий демонстрирует те же эффекты (Магомедова, 1994а). На второй стадии пастбищной трансформации уменьшение высоты и покрытия приводит к сокращению запасов массы лишайников (табл. 5). На третьей стадии – при перевыпасе – обедняется видовой состав, нарушаются слоевища, происходит замена ценных в кормовом отношении видов на непоедаемые, сокращается покрытие, резко снижается запас массы лишайников. Перевыпас на Заполярном Урале и в его предгорьях привел к исчезновению многих видов, в том числе ранее доминировавшей *Cladina stellaris*. Характер изменения видового состава, снижение покрытия, размеров, запаса лишайников с одной стороны, увеличение динамичности субстрата с другой (очевидного в щебнистой субсерии) дает основание утверждать, что выпас отбрасывает сообщества на предыдущую сукцессионную стадию. Серьезнейшее последствие перевыпаса состоит в том, что на значитель-



ной территории не реализуется даже тот ограниченный продукционный потенциал, который обеспечивается комплексом условий подзоны субарктических тундр. Вытеснение лишайников не сопровождается ростом продуктивности растительных сообществ за счет «отравливания» (Морозова, 2002).

Таблица 5. Изменение сообществ лишайников предтундровых лесов, горных и зональных лишайниковых тундр под влиянием зимнего и летнего выпаса оленей

Ценотический показатель	Стадия трансформации	Летний выпас		Зимний выпас
		Горные тундры	Зональные тундры	Леса
Видовая насыщенность, видов/учетн. площадку	1	5±0.7	4±0.5	5±0.5
	2	8±0.7	7±0.8	4±0.6
Общее число видов	1	26	34	18
	2	30	41	22
Общее проективное покрытие, %	1	57±8	50±7	70±5
	2	33±7	32±3	51±6
Внутрисинузиальное покрытие, %	1	60±9	60±8	68±6
	2	35±6	40±5	57±6
Высота живой части лишайников, см	1	5±0.6	4±0.5	5±0.4
	2	2±0.3	3±0.3	4±0.5
Плотность дернины, «особей»/учетн. площадку	1	176±21	н/о	238±27
	2	182±23	н/о	153±20
Запас массы, г/м <sup>2</sup>	1	390±43	250±36	690±73
	2	150±21	170±27	410±50

Аналогичное воздействие, до определенной интенсивности не превышающее пределов устойчивости лишайникового покрова, оказывает тремплинг (выглатывание), являющийся ведущим компонентом рекреационной нагрузки. И выпас, и тремплинг до определенного уровня интенсивности увеличивают разнообразие лишайников, приводят к расчленению лишайникового покрова на фрагменты с разным покрытием и соотношением компонентов. Затем происходит снижение разнообразия, покрытия и запасов массы. Сравнение изменения встречаемости покровообразующих (и некоторых широко распространенных) лишайников под воздействием тремплинга и выпаса разной интенсивности, позволило построить ряд чувствительности по отношению к механическим воздействиям



(табл. 6), а также сделать вывод, что выпас жестче, чем тремплинг действует на лишайники.

Таблица 6. Оценка относительной устойчивости покровообразующих лишайников к механическим воздействиям

Оценка устойчивости	Виды
Очень низкая	<i>Cladina stellaris</i>
Низкая	<i>Cladina arbuscula</i>
	<i>Cladina rangiferina</i>
Относительно низкая	<i>Cetraria islandica</i>
Относительно высокая	<i>Stereocaulon paschale</i>
	<i>Cladina arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i>
Умеренно высокая	<i>Cetraria laevigata</i>
	<i>Alectoria ochroleuca</i>
	<i>Flavocetraria cucullata</i>
Высокая	<i>Cladonia uncialis</i>
	<i>Flavocetraria nivalis</i>

Сообщества горных тундр более чувствительны к выпасу и тремплингу, чем зональные лишайниковые тундры и напочвенный лишайниковый покров предтундровых лесов, что мы объясняем особенностями субстрата и более жестким гидротермическим режимом.

Техногенные механические нагрузки для лишайников губительны, поскольку превышают порог их толерантности (Магомедова, Морозова, 1997).

Анализ восстановления растительного покрова на нарушенных территориях свидетельствует о чрезвычайно низком восстановительном потенциале лишайников, несравненно более низком, чем у цветковых растений и мхов. Тем не менее, можно выделить группу лишайников, способных инициировать формирование сообществ лишайников – как эпилитных, так и эпигейных. Состав пионерных видов природных и антропогенных сукцессий на каменистом субстрате оказался сходным (*Lecanora polytropa*, *Lecidea lactea*, *Rhizocarpon geographicum*, *R. hochstetteri*, *Tremolecia atrata*, *Umbilicaria arctica* и *U. decussata*). Наибольшее сходство по видовому разнообразию посттехногенные эпигейные группировки имеют с сообществами стадии «В» щебнистой сукцессионной субсерии. Оче-

видно, основу комплекса условно толерантных эпигейных лишайников высокогорий составляют петрофиты.

Высокая чувствительность лишайников к антропогенному воздействию создает возможность использования их в качестве индикатора изменений растительного покрова, предполагает необходимость контроля состояния и динамики лишайникового компонента растительного покрова, требует оптимизации использования ресурсного потенциала и решения задач охраны лишайников.

Особое значение охране лишайников, помимо их особой чувствительности к техногенным нагрузкам, придает то, что, являясь самым ранимым компонентом растительного покрова, лишайники широко распространены в наиболее чувствительных к воздействиям и трудно восстанавливаемых ландшафтах. Охрана пастбищных территорий и оптимизация использования лишайниковых кормов имеет важное социально-экономическое значение, поскольку является условием для сохранения и развития традиционного природопользования коренных малочисленных народов Севера. Наиболее эффективная охрана обеспечивается на особо охраняемых природных территориях. В связи с этим на всех широтных отрезках Уральского хребта выделены комплексы лишайников на разных горных породах, прежде всего в пределах существующих особо охраняемых природных территорий или там, где предполагается их создание.

Ботанический мониторинг представляет собой систему контроля состояния и динамики растительного покрова (Горчаковский, 1984). Лихеномониторинг рассматривается нами как подсистема ботанического мониторинга. Подразумевается контроль изменения роли сообществ с доминированием лишайников в структуре растительного покрова, роли лишайников в фитоценозах и динамических процессов на уровне синузий. Таким образом организованная система позволяет, с одной стороны, оценить состояние самого чувствительного к воздействиям лишайникового компонента растительного покрова, с другой дает возможность контролировать трансформацию растительных сообществ и растительного покрова – их структуры, разнообразия, ресурсного потенциала, а с третьей создает основу для оценки риска нарушения экосистем разного уровня.

## Заключение

Распределение лишайников и формируемых ими сообществ в высокогорьях определяется зональным положением горных массивов, высотой над уровнем моря, ориентацией и крутизной склонов и поверхности каменных глыб, характером горных пород и спецификой местообитаний. Взаимодействие этих факторов предопределяет сложную мозаику сообществ, слагающих лишайниковый покров.

Роль лишайников в экосистемах высокогорий гольцового типа состоит в том, что они, являясь пионерами освоения скального субстрата, продуцируют органическое вещество, вовлекают огромную по площади поверхность выветривающихся каменных глыб в процессы биотической трансформации, ведущей к формированию почвенного покрова и растительных сообществ с максимальной высотой в этих условиях продуктивностью, инициируют пищевые цепи, в том числе обеспечивающую существование ключевого вида Голарктики – северного оленя и ведущую через него к человеку.

На выветривающихся россыпях в высокогорьях средообразующая роль лишайников состоит в разрушении горных пород (физическом и химическом), вовлечении в круговорот большого количества вещества, которое подвергается последующим превращениям физического и биогенного характера, формировании почвы благодаря накоплению мелкоземистых частиц и образованию органического вещества почвы. Увеличивающаяся мощность почвенного слоя и лишайниковой дернины способствует удержанию воды и созданию благоприятного гидрологического режима. То есть лишайники способны к биотическим преобразованиям субстрата типа «память» (Миркин, Наумова, 1998). Такое изменение условий среды лишайниками представляет собой пример, когда изменения происходят в лучшую для растений сторону, и является менее распространенным случаем, чем ухудшение условий существования для конкурирующих групп (Работнов, 1987, 1998).

На первых этапах совместного существования на минеральных, подвижных, с неустойчивым гидрологическим и жестким термическим режимом субстратах отмечается положительное взаимовлияние мхов и лишайников, лишайников и

цветковых растений. По мере улучшения условий, с увеличением числа особей и видов, покрытия между лишайниками с одной стороны, мхами и цветковыми растениями с другой, формируются конкурентные отношения, что является частным проявлением общей закономерности обострения конкурентных отношений в более стабильных экотопах и при богатых ресурсах (Grime, 1979). Лишайники в целом относят к стресс-толерантам (пациентам) с низким уровнем конкурентной активности. Поэтому в благоприятных условиях, когда виды активно дифференцируются по конкурентной мощности, преимущество остается за мхами и цветковыми.

Лишайники могут быть дифференцированы по жизненной стратегии. В этом случае ярким виолентом оказывается *Cladina stellaris*, способная вытеснять из сообщества не только другие виды лишайников, но также мхи и цветковые, а также *Ophioparma ventosa*, характеризующаяся очень высоким коэффициентом агрессивности. К эксплерентам можно отнести *Flavocetraria nivalis*, *Sphaerophorus fragilis*, *Cladina arbuscula* ssp. *mitis*, которые активны в нарушенных местообитаниях. Истинными пациентами можно считать пионерные виды лишайников на скальных поверхностях.

Формирование ценотических отношений в ходе сукцессий по мере снижения лимитирующей роли субстрата описано нами в сообществах эпилитных лишайников. Описанный сукцессионный процесс демонстрирует наличие градиента от разомкнутого покрова, в котором состав определяется отношениями видов и условий абиотической среды до сообществ с выраженными взаимоотношениями между особями и популяциями, то есть описанного для процесса формирования растительного покрова «градиента фитоценотичности» и формирования сообществ от сообитания (co-occurrence) до сосуществования (coexistence) (Миркин, Наумова, 1998). В сукцессионном ряду от каменистых до кустарниковых и травяно-моховых тундр происходит дальнейшее ослабление роли экотопических условий и увеличение роли ценотических отношений в определении состава и структуры сообществ (Горчаковский, 1975). Лишайниковые тундры стоят в начале ряда, но и для них характерны ценотические отношения, более того, в ли-

шайниковых тундрах, иногда в лишайниковых разностях кустарничковых тундр можно говорить и об эдификаторной роли лишайников.

Существованию видов способствует варьирование баланса конкурентных отношений, основанное на постоянном варьировании среды – временном и пространственном (Василевич, 1992). Для лишайниковых сообществ, практически не имеющих сезонных и разногодичных флуктуаций, более значимым является пространственное варьирование. Лишайники проявляют себя в качестве доминантов там, где неблагоприятный гидротермический режим и свойства субстрата (подвижность, низкая трофность) препятствуют расселению конкурентов и поддерживают доминирующую роль лишайников. Таким образом, хотя чрезвычайно медленно растущие лишайники кажутся воплощением стабильности, разнообразие и доминирование лишайников обеспечивается рядом динамических состояний.

В высокогорьях, особенно арктических, малейшее изменение мезо- и микро-рельефа приводит к сильному изменению режимов среды (гидротермического, ветрового, снегового), а след за этим - и растительности. На россыпях и поверхностях каменных глыб эти изменения оказываются максимально резкими. Лишайники и формируемые ими сообщества остро реагируют на изменение ориентации и крутизны склонов и поверхности каменных глыб, а также высоты над уровнем моря. Пространственная и качественная расчлененность субстрата, резкая смена режимов среды неизбежно приводит к существованию сообществ лишайников небольшого размера, к расчлененности и пестроте лишайникового покрова. Небольшой размер экотопически и ценотически организованных фрагментов лишайникового покрова россыпей не кажется достаточным доводом к тому, чтобы отказать им в фитоценотическом статусе.

Помимо фрагментарности важным доводом против отнесения лишайниковых сообществ к фитоценотическим образованиям считаются несомкнутость и отсутствие взаимоотношений. Несомкнутость характерна для любых пионерных сообществ, а также сообществ, формирующихся в крайне неблагоприятных условиях среды – в полярных и холодных гольцовых пустынях, арктических тундрах (Александрова, 1958а, 1971; Куваев, 1985; Матвеева, 1998). Соотношение

пионерных группировок и сформированных эпилитных сообществ на поверхности глыб может быть разным, и зависит от характера выветривания горной породы, характера и положения россыпи. В то же время, именно для эпилитных сообществ характерна ожесточенная конкурентная борьба. Таким образом, эпилитные лишайниковые сообщества, как и сообщества сосудистых растений, занимают определенную территорию, отличаются повторяющимся набором видов, зависят в своем составе и структуре от условий среды — гидротермического режима и субстрата, объединяют виды, близкие по требованиям к условиям среды, имеют в своем составе доминирующие и постоянные виды. Многие сообщества характеризуются наличием взаимоотношений между видами — от нейтральных до конкурентных. Эпилитные лишайники формируют запас массы за счет фотосинтеза, воздействуют на субстрат (механически и химически), делая его пригодным для поселения мхов, а потом и цветковых растений. Отмирающие слоевища пополняют органическим материалом скопления мелкозема, способствуя его трансформации в почву. Поскольку лишайники на огромной по площади поверхности выветривающихся каменных глыб играют ту же роль, какую играет растительный покров, сложенный сосудистыми растениями, там, где условия среды обеспечивают его формирование, мы считаем, что сообщества эпилитных лишайников по своей организации являются образованиями того же характера, что и сообщества высших растений. Эпигейные лишайники могут образовывать самостоятельные сообщества или встречаются в фитоценозах вместе с мхами и цветковыми растениями в качестве компонента разной значимости вплоть до доминанта всего фитоценоза или его мохово-лишайникового яруса.

В.А. Мухин (1988) отмечает, что растения и грибы, как организмы разных трофических уровней, не могут быть объединены в составе фитоценоза. Лишайники же, которые в систематическом отношении рассматриваются как грибы (Hawksworth et al., 1995; Paracer, Ahmadjian, 2000), являются важным автотрофным компонентом экосистем, структурным и функциональным компонентом фитоценозов.

В основе обнаруженных закономерностей распространения лишайников в экстремальных практически для всех живых организмов условиях среды лежат

механизмы, которые отражают адаптивные возможности живых организмов и их сообществ. Но будучи адаптированными к суровым условиям среды, лишайники чрезвычайно чувствительны к антропогенным воздействиям. Это служит основанием для разработки системы лишайномониторинга, ориентированной как на оценку состояния самого чувствительного компонента экосистем, так и на использование этих данных для оценки состояния самих экосистем.

Исследования, проведенные на разных широтных отрезках Уральского хребта, а также личные наблюдения в других горных системах (Скандинавия, Кольский полуостров, Алтай) позволяют сделать следующие основные выводы.

### Выводы

1. Лишайники входят в состав подавляющего большинства растительных сообществ пояса горных тундр. Наиболее значимую роль они играют в каменистых и лишайниковых тундрах, часто выступают в качестве содоминанта в кустарничковых и кустарниковых горных тундрах. В холодных гольцовых пустынях лишайники становятся ведущим компонентом растительного покрова. В горных лесах и редколесьях лишайники отличаются высоким видовым разнообразием, в некоторых сообществах могут быть обильны, но такие сообщества занимают небольшую площадь.

2. В высокогорьях наиболее многочисленны две группы лишайников по приуроченности к субстрату – эпилитные и эпигейные, основу которых формируют облигатные виды – накипные среди эпилитов и кустистые среди эпигейдов. Разобщенность двух типов местообитаний и двух типов сообществ лишайников — эпилитных и эпигейных — подчеркивает то обстоятельство, что общие виды составляют лишь 10%.

3. Свойства горной породы определяют состав и структуру как эпилитных, так и эпигейных сообществ. Имеет значение химический и минеральный состав, структура горной породы, ее прочность, пористость, скорость и характер выветривания, характер продуктов выветривания. Видовой состав эпилитных лишайников наиболее специфичен на изверженных основных породах (особенно на дунитах), эпигейных лишайников — на метаморфических породах (особенно на



сланцах). Широкий спектр горных пород осваивают виды, характеризующиеся высокой встречаемостью. Поэтому ядро сообществ составляют общие для всех пород виды (за исключением эпилитных сообществ на дунитах). Связь распространения лишайников со свойствами пород позволяет рассматривать их в качестве индикатора. Лишайники индицируют не только физико-химические свойства, но и гидротермический режим, таким образом дифференцируя породы по степени благоприятности условий для биоты.

4. И в эпилитных, и в эпигейных сообществах лишайников существует ядро видов, составляющих основу сообществ — в эпилитных сообществах такие виды составляют 23%, в эпигейных — 19%. Почти все виды с высоким ценотическим статусом встречаются в широком спектре сообществ. Редко встречающиеся виды отличает узкая ценотическая приуроченность.

5. В эпилитном лишайниковом покрове выделено 7 формаций и 19 групп ассоциаций. На каменных россыпях сочетаются сообщества лишайников с разным видовым составом, покрытием и запасом массы, общая площадь ими занятая также варьирует (от 10 до 90%). В среднем запас массы эпилитных лишайников составляет  $77 \pm 11$  г/м<sup>2</sup> в поясе горных тундр и  $47 \pm 9$  г/м<sup>2</sup> в холодных гольцовых пустынях. Поскольку общая площадь сообществ эпилитных лишайников многократно превышает площадь, занимаемую первичными лабильными сообществами с участием цветковых растений, соотношение массы лишайников и фитомассы (массы сосудистых растений) на россыпях может составлять 500:1.

6. Во всех типах горных тундр встречаются сообщества, где лишайники доминируют в мохово-лишайниковом ярусе. В лишайниковых тундрах и некоторых разностях каменистых и кустарничковых тундр покрытие лишайников выше, чем покрытие сосудистых растений, здесь они являются доминантами или содоминантами фитоценозов. По видовому разнообразию лишайники преобладают в каменистых и лишайниковых тундрах, в кустарничковых тундрах число видов лишайников и сосудистых растений примерно одинаково, в кустарничковых и травяно-моховых тундрах число видов сосудистых растений выше, чем лишайников, хотя встречаются сообщества кустарничковых тундр, где лишайники более разнообразны. Эпигейные лишайники создают запас массы, достигаю-

ший 900 г/м<sup>2</sup>. Самым высоким запасом отличаются лишайниковые тундры с доминированием лишайников рода *Cladina*. Соотношение массы лишайников и надземной фитомассы меняется от 1:1-6:1 в каменистых тундрах, 2:1-14:1 в лишайниковых, 1,4:1-1:4 в кустарничковых до 1:50 в кустарниковых и 1:265 в травяно-моховых тундрах. С учетом соотношения россыпей и перечисленных типов тундр на высотном профиле вклад лишайников в продукцию органического вещества следует считать очень значимым.

7. Состав и строение сообществ лишайников в значительной степени зависят от ориентации и крутизны склонов и поверхностей, на которых они формируются. Распределение эпилитных лишайников определяется, прежде всего, абиотическими условиями, в значительной степени — температурой. Для эпигейных лишайников большое значение имеют и ценоотические условия, а среди абиотических — условия увлажнения. Важнейший результат проведенного исследования — доказательство возможности использования лишайников для индикации ландшафтных различий, гидротермического режима, а возможно, и его изменений.

8. Отчетливая высотная дифференциация распределения видов, изменение структуры сообществ лишайников и лишайникового покрова с увеличением высоты над уровнем моря позволяет индизировать границы высотных поясов, прежде всего — границу пояса горных тундр и холодных гольцовых пустынь. Наиболее ярко проявляются закономерности высотного распределения лишайников на Северном Урале. На Полярном их маскирует острая реакция лишайников на изменение микроклиматических условий в связи с изменением микрорельефа. Это является проявлением общегеографической закономерности, характеризует лишайники как чуткий индикатор пространственных изменений климата и позволяет рассчитывать на использование лишайников для анализа временных его изменений.

9. Динамику лишайникового покрова определяют процессы морозного выветривания. В ходе сукцессий увеличивается видовое разнообразие лишайников и вариабельность видового состава сообществ, растут покрытие и запас массы. Увеличение видового и ценоотического разнообразия связано со снижением лимитирующей роли субстрата и увеличением значения гидротермического режи-

ма, общая жесткость которого предопределяет наличие четких реакций лишайников на его изменение. От физических и химических свойств горной породы зависят набор видов лишайников, скорость прохождения сукцессионных преобразований. Пионерами освоения каменных поверхностей являются накипные лишайники (прежде всего ареолированные), к ним присоединяются листоватые (прежде других умбиликатные), а затем и кустистые. Формирование лишайниковых тундр происходит тремя способами: в результате разрастания кустистых лишайников в эпилитных сообществах, при новообразовании сообществ на щебне и скоплениях мелкозема. В соответствии с этим выделены три сукцессионные субсерии. Сообщества субсерий отличаются по количеству и набору видов, соотношению видов разных морфологических типов и жизненных форм, географических элементов и экологических групп. Анализ сукцессионных изменений в сообществах лишайников может быть использован для индикации геоморфологических процессов, скорости и характера выветривания пород.

10. Высотные и широтные особенности сукцессионного процесса проявляются в изменении соотношения сообществ разных сукцессионных стадий. С увеличением высоты над уровнем моря и широты отмечено снижение видового разнообразия стадийных сообществ в связи с исчезновением видов или переходом на более поздние стадии. Наибольшие изменения в видовом составе, наборе видов-доминантов, покрытия характерны для эпигейных сообществ скальной субсерии, поскольку они формируются в более жестких условиях.

11. Поскольку лишайниковый компонент растительного покрова арктических и бореальных высокогорий имеет сходную структуру, принципы его ценотической организации, характер динамических процессов, закономерности высотного распространения, выявленные на Урале, могут рассматриваться как общие для горных систем гольцового типа.

12. Выпас северных оленей и рекреационные нагрузки (тремплинг) до определенного уровня интенсивности увеличивают видовое и ценотическое разнообразие лишайников. Затем происходит снижение видового разнообразия, а также покрытия и массы. Лишайники отчетливо дифференцируются по степени чувствительности. Техногенные механические нагрузки для всех лишайников губи-

тельны. Лишайники более чувствительны ко всем видам антропогенного воздействиям, чем сосудистые растения, а чрезвычайно низкий восстановительный потенциал не позволяет рассчитывать на их реабилитацию.

13. Особая чувствительность ко всем антропогенным воздействиям требует контроля состояния лишайников и, в то же время, позволяет использовать их для оценки состояния растительного покрова. Разработанная нами оригинальная система лишайномониторинга значительно расширяет возможности использования лишайников для контроля изменения экосистем.

14. Лишайники нуждаются в охране как наиболее ранимый элемент в структуре растительного покрова, как важный компонент наиболее чувствительных и трудно восстанавливаемых ландшафтов, как важный ресурс для сохранения и развития традиционного природопользования. Предлагается охрана комплексов лишайников на разных горных породах в составе особо охраняемых природных территорий, а также ограничение пастбищных нагрузок.

#### Основные публикации

1. Сторожева М.М., Рябкова К.А., Кондратьева М.А. К флоре лишайников Приполярного Урала // Научн. тр. Свердл. гос. пед. института - Биология. 1973. Вып. 3. С. 17-27.

2. Магомедова М.А. Сукцессии сообществ литофильных лишайников в высокогорьях Северного Урала // Экология. 1979. N 3. С. 29-38.

3. Магомедова М.А. Сукцессии сообществ литофильных лишайников в высокогорьях Северного Урала: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 26 с.

4. Магомедова М.А. Лишайниковый покров высокогорий Северного Урала // Растительные сообщества Урала и их антропогенная деградация. Свердловск, 1984. С. 91-101.

5. Магомедова М.А. Высотное распределение лишайников на горе Косьюинский Камень // Флора и растительность эталонных и охраняемых территорий. Свердловск, 1986. С. 103-118.

6. Магомедова М.А., Корытин Н.С., Ендукин А.Ю., Нифонтова М.Г. Запас и структура фитомассы лишайников на оленьих пастбищах в высокогорьях Северного Урала // Горные экосистемы Урала и проблемы рационального природопользования. Свердловск, 1986. С. 41-50.

7. Большаков В.Н., Добринский Л.Н., Горчаковский П.Л., Магомедова М.А., Семериков Л.Ф. Биогеоценологические исследования на Ямале // Проблемы антропогенной динамики биогеоценозов. М., 1990. С. 5-31.

8. Bolshakov, V.N., Dobrinsky, L.N., Dedkov, V.S., Magomedova, M.A. & Semerikov, L.F. The most important ecological problems of the North // Arctic Research. Advances and Prospects. Proc. of the Conf. of Arctic and Nordic Countries on Coordination of Research in the Arctic, Leningrad, Dec. 1988. Moscow: Nauka, 1990. P. 2. P. 75-82.

9. Magomedova M.A. Lichens in the monitoring of northern ecosystems // Arctic research: Advances and Prospects. Proc. of the Conf. of Arctic and Nordic Countries on Coordination of Research in the Arctic, Leningrad, December 1988. Moscow: Nauka, 1990. P. 2. P. 114-115.

10. Магомедова М.А. Лишайники в растительном покрове Центрального водораздельного хребта на Северном Урале // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991. С. 86-104.

11. Магомедова М.А., Корытин Н.С., Нифонтова М.Г., Ендукин А.Ю. Влияние выпаса оленей на лишайниковый покров сосновых лесов // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991. С. 72-80.

12. Магомедова М.А., Морозова Л.М., Степанова А.В. Лишайники арктических тундр Западного побережья полуострова Ямал // Споры растения крайнего Севера России. Сыктывкар, 1993. С. 52-58.

13. Магомедова М.А. Лишайники предтундровых лесов Западной Сибири // Бот. журн. 1994а. Т.79, № 11. С. 1-11.

14. Магомедова М.А. Мониторинг состояния растительного покрова на оленьих пастбищах // Проблемы регионального природопользования. Томск, 1994б. Вып.3: Региональный мониторинг. С.76-80.

15. Магомедова М.А., Морозова Л.М. Лишайники как объект техногенных воздействий // Освоение Севера и проблема рекультивации: Докл. II Междунар. конф. Сыктывкар, 1994. С. 129-133.

16. Magomedova M.A. Botanical monitoring in the impact zones of gas-production objects in the north of West Siberia // The Development of the North and Problems of Recultivation. Columbus: Ohio State University, 1994. P. 106.

17. Корытин Н.С., Богданов В.Д., Быков В.В., Жарков А.М., Магомедова М.А., Матвейчук С.П. Традиционное использование биологических ресурсов // Природа Ямала. Екатеринбург, 1995. С. 383-406.

18. Магомедова М.А. Общая характеристика растительного покрова // Природа Ямала. Екатеринбург, 1995. С. 174-177.

19. Магомедова М.А., Андреяшкина Н.И. Ограничения антропогенного прес-са в отношении растительного покрова // Природа Ямала. Екатеринбург, 1995. С. 201-202.

20. Магомедова М.А., Морозова Л.М. Арктические тундры // Природа Ямала. Екатеринбург, 1995. С. 174-188.

21. Морозова Л.М., Магомедова М.А. Воздействие объектов газодобывающей промышленности на растительный покров тундровой и лесотундровой зон и его мониторинг // Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал. Екатеринбург, 1995. С. 18-36.

22. Магомедова М.А. Лишайники // Красная книга Среднего Урала: Животные, растения, грибы / Отв. ред. Л.Н. Добринский. Екатеринбург, 1996а. С. 243-244.

23. Магомедова М.А. Лишайники как компонент северных экосистем и объект мониторинга // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Тр. совещ. СПб., 1996б. Т. XVI. С. 105-121.

24. Bolshakov, V.N., Kryazhinsky, F.V. & Magomedova, M.A. The ecological basis for the development of a large industrial region. The example of the Urals // Regionalism in Russia. The Urals Case. Brussels, 1996. P. 101-107.

25. Магомедова М.А. Лишайники // Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: Животные, растения, грибы / Отв. ред. Л.Н. Добринский. Екатеринбург, 1997. С. 153-155.

26. Магомедова М.А., Морозова Л.М. Оценка перспектив естественного восстановления растительности на техногенно нарушенных территориях полуострова Ямал // Освоение Севера и проблемы рекультивации. Докл. III Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 27-31 мая 1996 г.). Сыктывкар, 1997а. С. 108-120.

27. Магомедова М.А., Морозова Л.М. Растительность // Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа. Екатеринбург, 1997б. С. 11-99.

28. Большаков В.Н., Кряжковский Ф.В., Магомедова М.А. Экологический подход к проблемам развития крупного промышленного региона: (На прим. Урала) // Эколого-водохозяйственный вестник. Екатеринбург, 1998. Вып.2. С. 14-20.

29. Магомедова М.А., Большаков В.Н., Богданов В.Д., Добринский Л.Н., Жигальский О.А., Кoryтин Н.С., Кряжковский Ф.В., Морозова Л.М. Контроль состояния биологических ресурсов в связи с промышленным освоением Арктики // Тр. второй междунар. конф. «Город в Заполярье и окружающая среда». Сыктывкар, 1998. С. 244-257.

30. Magomedova M., Morozova L. Overgrazing: signs and tendencies // Rangifer. 1999. N 4. P. 61.

31. Магомедова М.А. Антропогенная динамика сообществ с доминированием лишайников // Микология и криптогамная ботаника в России: Традиции и современность: Тр. междунар. конф., посвящ. 100-летию организации исслед. по микологии и криптогамной ботанике в БИН РАН. СПб., 2000. С. 345-347.

32. Магомедова М.А., Морозова Л.М. Иерархическая схема антропогенных нарушений почвенно-растительного покрова на полуострове Ямал // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: Докл. IV Междунар. конф. Сыктывкар, 2000. С. 36-41.

33. Magomedova, M. Lichenomonitoring in the Arctic: experience of two decades // Lichen Monitoring. NATO Advanced Res. Workshop, 16-22nd Aug. 2000. Orielton Field Centre Pembroke. London, 2000. P. 42.

34. Magomedova, M., Morozova, L. Lichens as an element of the monitoring system for reindeer pastures in relation to grazing, climate change and pollution // Lichen Monitoring. NATO Advanced Res. Workshop, 16-22nd Aug. 2000. Orielton Field Centre Pembroke. London, 2000. P. 43.

35. Большаков В.Н., Жигальский О.А., Магомедова М.А. Системы комплексной оценки качества природной среды // Предприятие – Окружающая среда - Культура: Докл. междунар. науч.-практ. конф. Екатеринбург, 2001. С. 47-51.

36. Магомедова М.А. Обоснование статуса «редкий вид» для охраняемых лишайников // V Дальневосточная конф. по заповедному делу, г. Владивосток, 12-15 октября: Материалы конф. Владивосток, 2001. С. 169-171.

37. Магомедова М.А., Морозова Л.М. Восстановление оленьих пастбищ // Восстановление земель на Крайнем Севере. Сыктывкар, 2001. 126-135.

38. Юрпалов С.Ю., Логинов В.Г., Магомедова М.А. Оленеводство Ямала: проблемы сохранения и развития // Человек. Общество. Окружающая среда. Сб. науч. тр. Екатеринбург, 2001. Ч. 3. С. 93-95.

39. Nellemann C., Kullerud L., Vistnes I., Forbes B.C., Foresman T., Husby E., Kofinas G., Kaltenborn B.P., Ronaud J., Magomedova M.A., Bobiwash R., Lambrechts C., Schei P.J., Tveitdal S., Gron O., Larsen T.S. GLOBIO. Global methodology for mapping human impacts on the biosphere. UNEP-DEVA/TR.01-3. Nairobi, 2001. 47 p.

40. Магомедова М.А. Лишеноиндикация границы пояса холодных гольцовых пустынь // Экологические проблемы горных территорий. Екатеринбург, 2002а. С. 56-58.

41. Магомедова М.А. Напочвенные лишайники Полярного Урала и их кормовое значение для северного оленя // Биологические ресурсы Полярного Урала. Салехард, 2002б. С. 90-96. (Науч. вестн.; Вып. 10).



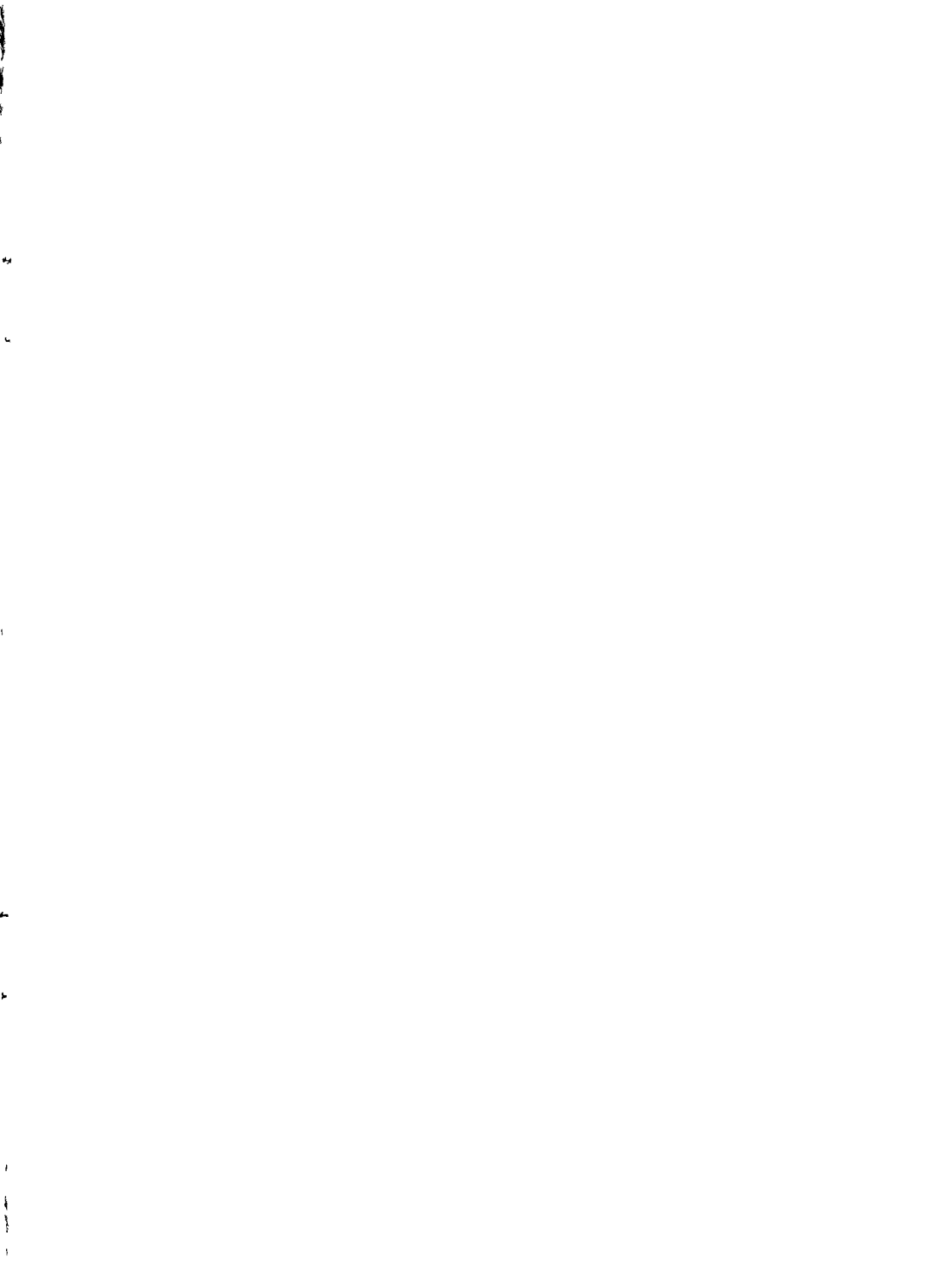
42. Магомедова М.А., Морозова Л.М., Игошева Н.И., Андряшкина Н.И. Флористическое и фитоценотическое разнообразие посттехногенных территорий (Западная Сибирь) // Посттехногенные экосистемы Севера. СПб., 2002. С. 39-51.

43. Жигальский О.А., Магомедова М.А., Добринский Л.Н., Дедков В.С., Монахов В.Г., Морозова Л.М. Обоснование региональной сети экологически ценных территорий // Экология. 2003, № 1. С. 3-11.

44. Магомедова М.А. Формирование лишайниковых тундр // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Рус. Ботан. об-ва (18-22 августа 2003 г., Новосибирск-Барнаул). Барнаул, 2003. Т. 1. С. 174-175.

45. Магомедова М.А., Большаков В.Н., Богданов В.Д., Логинов В.Г., Морозова Л.М., Юрпалов С.Ю. Традиционное природопользование и промышленное освоение: проблемы и перспективы // Город в Заполярье и окружающая среда: Тр. третьей междунар. конф. Сыктывкар, 2003. С. 194-199.

Подписано в печать 12.09.2003  
Формат 60x84 1/16. Бумага Union Print. Гарнитура Таймс.  
Печать на ризографе. Усл. печ. л. 2,0.  
Тираж 100 экз. Заказ 131.  
Банк культурной информации.  
620026, Екатеринбург, ул. Р.Люксембург, 56.  
Тел./факс: +7 (3432) 516-526.  
Отпечатано в издательстве



14979

2003-A  

---

14979