

Российская Академия Наук
Уральское отделение
Институт экологии растений и животных

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

Диссертация на соискание ученой степени

доктора биологических наук

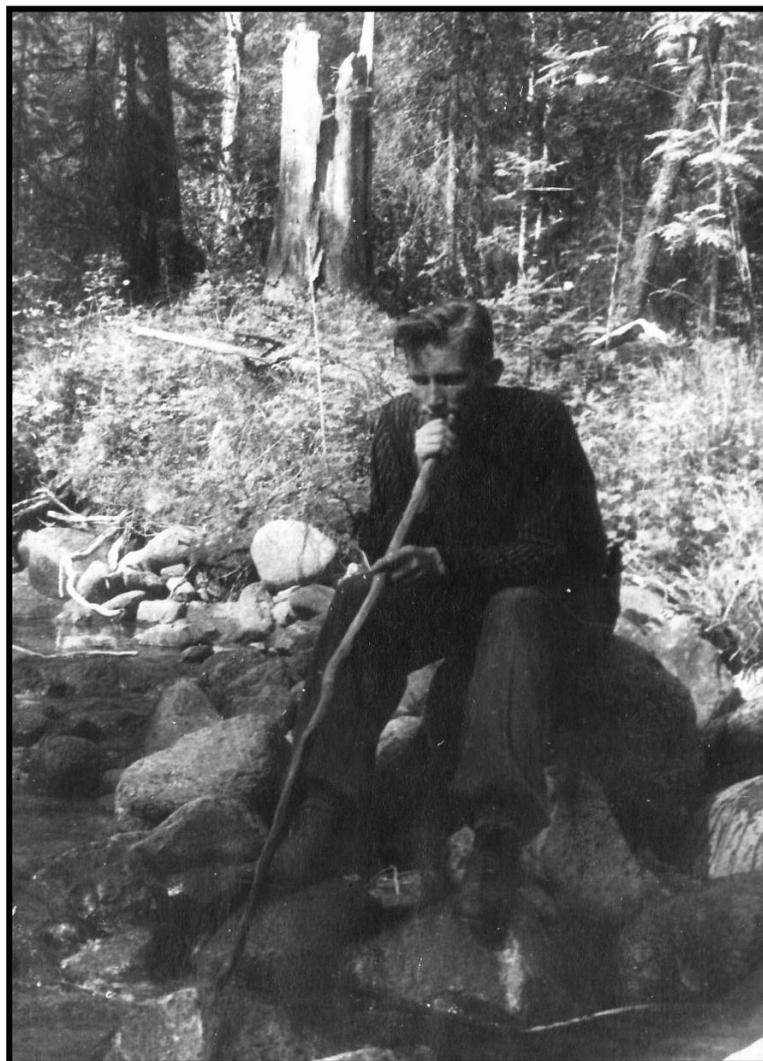
Научный консультант

академик РАН, заслуженный деятель науки РФ,

доктор биологических наук, профессор

П.Л. Горчаковский

Екатеринбург - 2003



Памяти моего отца Алексея Федоровича Кондратьева (1925-1969)

ВВЕДЕНИЕ	9
ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ ..	20
1.1. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ УРАЛЬСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ.....	20
1.2. ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ УРАЛЬСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ	22
1.3. ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И РЕЛЬЕФ	22
1.4. КЛИМАТ.....	26
1.5. ГИДРОГРАФИЯ	30
1.6. ПОЧВЫ.....	31
1.7. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ.....	32
1.8. ЖИВОТНЫЙ МИР.....	35
1.9. ГОРНЫЕ ТУНДРЫ КАК ПРИРОДНОЕ ЯВЛЕНИЕ И ЭЛЕМЕНТ СОЦИАЛЬНО-ЭКОНОМИЧЕСКОЙ СФЕРЫ	36
1.9.1. <i>Горные тундры как ландшафт</i>	36
1.9.2. <i>Горные тундры как тип растительности</i>	38
1.9.3. <i>Горные тундры как высотный пояс</i>	40
1.9.4. <i>Горные тундры как элемент социально-экономической сферы</i>	40
1.10. АКТУАЛЬНЫЕ АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ	45
1.10.1. <i>Выпас оленей.....</i>	45
1.10.2. <i>Техногенные воздействия.....</i>	47
1.10.3. <i>Рекреационные нагрузки.....</i>	50
1.10.4. <i>Промышленное освоение и состояние пастбищных ресурсов</i>	51
1.10.5. <i>Восстановление растительности на нарушенных территориях</i>	51
ГЛАВА 2. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБЪЕМ ВЫПОЛНЕННЫХ РАБОТ	53

2.1.	ПОЛЕВОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ	58
2.2.	ОПИСАНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ И СООБЩЕСТВ ЛИШАЙНИКОВ	60
2.2.1.	<i>Отбор участков для описания.....</i>	60
2.2.2.	<i>Схема выполнения описаний</i>	60
2.2.3.	<i>Размеры учетной площадки.....</i>	61
2.2.4.	<i>Характеристика местообитаний</i>	63
2.2.5.	<i>Ценотические показатели</i>	63
2.3.	ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНЕННОСТИ.....	67
2.4.	КОНКУРЕНТНАЯ АКТИВНОСТЬ.....	68
2.5.	СПЕКТР ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ.....	69
2.6.	ОПРЕДЕЛЕНИЕ МАССЫ ЛИШАЙНИКОВ.....	70
2.6.1.	<i>Определение массы накипных лишайников</i>	72
2.6.2.	<i>Определение массы кустистых и листоватых лишайников</i>	74
2.6.3.	<i>Пространственная оценка запасов массы лишайников... ..</i>	75
2.7.	ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ОРИЕНТАЦИИ И КРУТИЗНЫ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ.....	78
2.8.	ВЫЯВЛЕНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ВЫСОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ.....	79
2.8.1.	<i>Описание высотного профиля.....</i>	80
2.8.2.	<i>Оценка высотной приуроченности видов лишайников.....</i>	81
2.8.3.	<i>Экологическая оценка изменений в распределении видов. ..</i>	83
2.8.4.	<i>Анализ изменений в сообществах лишайников</i>	84
2.8.5.	<i>Анализ изменений в лишайниковом покрове</i>	84
2.8.6.	<i>Оценка зональных особенностей высотного распределения лишайников</i>	85
2.9.	ИЗУЧЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА	86
2.9.1.	<i>Изучение сукцессионных смен.....</i>	87
2.9.2.	<i>Определение степени выветрелости горных пород</i>	88

2.9.3.	<i>Лихеноценометрия</i>	90
2.9.4.	<i>Зависимость состава и структуры сообществ лишайников от степени выветрелости горной породы и оценка индикационной роли фитоценологических показателей</i>	93
2.9.5.	<i>Выделение сукцессионных стадий</i>	97
2.10.	ВЫЯВЛЕНИЕ РОЛИ ЛИШАЙНИКОВ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ...	99
2.11.	ИЗУЧЕНИЕ РЕАКЦИИ ЛИШАЙНИКОВ НА АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ	101
2.11.1.	<i>Выпас оленей</i>	101
2.11.2.	<i>Тремлиг</i>	102
2.11.3.	<i>Техногенные механические нарушения</i>	102
2.12.	РАЗРАБОТКА СХЕМЫ ЛИХЕНОМОНИТОРИНГА	103
2.13.	СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА.....	104
2.14.	ОБЪЕМ ВЫПОЛНЕННЫХ РАБОТ	104

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ В ВЫСОКОГОРЬЯХ..... 106

3.1.	МЕСТООБИТАНИЯ.....	108
3.2.	СУБСТРАТЫ	114
3.2.1.	<i>Распределение лишайников по субстратам</i>	115
3.2.2.	<i>Значение свойств горной породы для лишайников</i>	118
3.2.3.	<i>Различия в распространении лишайников в зависимости от горной породы и материнской породы почвы</i>	125
3.3.	ВЛИЯНИЕ ОРИЕНТАЦИИ И КРУТИЗНЫ НА СОСТАВ И СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВ ЛИШАЙНИКОВ	152
3.3.1.	<i>Влияние ориентации склонов</i>	155
3.3.2.	<i>Влияние ориентации поверхности глыб</i>	159
3.4.	ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЫСОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ	168
3.4.1.	<i>Типы высотного распределения видов лишайников</i>	171
3.4.2.	<i>Эколого-ценологические оптимумы</i>	175

3.4.3. <i>Изменение ценотических характеристик вдоль высотного профиля</i>	181
3.4.4. <i>Высотные изменения структуры лишайникового покрова</i>	190
3.4.5. <i>Высотные рубежи в распределении лишайников</i>	193
3.4.6. <i>Сравнение изменения видового разнообразия лишайников и цветковых растений</i>	195
3.5. ШИРОТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЛИШАЙНИКОВ В ВЫСОКОГОРЬЯХ	197
3.5.1. <i>Широтные изменения видового разнообразия</i>	199
3.5.2. <i>Изменение высотного распределения видов</i>	202
3.5.3. <i>Экологическая оценка изменений в распределении видов</i>	209
3.5.4. <i>Изменение состава и структуры сообществ лишайников</i>	219
3.5.5. <i>Изменение структуры лишайникового покрова</i>	231
3.5.6. <i>Высотные рубежи и их лишеноиндикация</i>	234
ГЛАВА 4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ	
СООБЩЕСТВ ЛИШАЙНИКОВ	243
4.1. ИЗМЕНЕНИЕ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ В ХОДЕ СУКЦЕССИЙ	245
4.1.1. <i>Характеристика сукцессионных стадий</i>	246
4.1.2. <i>Изменение состава и структуры сообществ эпилитных лишайников в ходе сукцессий</i>	252
4.1.3. <i>Различия сукцессионного процесса на разных горных породах</i>	276
4.1.4. <i>Высотные особенности сукцессионного процесса</i>	287
4.1.5. <i>Изменение сукцессионного процесса в широтном градиенте</i>	293
4.2. ФОРМИРОВАНИЕ ЛИШАЙНИКОВЫХ ТУНДР	303
4.2.1. <i>Характеристика сукцессионных стадий</i>	305

4.2.2. <i>Изменение состава и структуры эпигейных лишайниковых сообществ в ходе сукцессий</i>	311
4.2.3. <i>Различия сукцессионного процесса на разных горных породах</i>	337
4.2.4. <i>Высотные особенности сукцессионного процесса</i>	347
4.2.5. <i>Изменение сукцессионного процесса в широтном градиенте</i>	352

ГЛАВА 5. ЛИШАЙНИКИ В ЭКОСИСТЕМАХ АРКТИЧЕСКИХ И БОРЕАЛЬНЫХ ВЫСОКОГОРИЙ 360

5.1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ СТАТУС ЛИШАЙНИКОВ В БОРЕАЛЬНЫХ И АРКТИЧЕСКИХ ВЫСОКОГОРЬЯХ	361
5.1.1. <i>Эпилитные сообщества</i>	362
5.1.2. <i>Горные тундры</i>	373
5.2. ЛИШАЙНИКИ КАК СТРУКТУРНЫЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ КОМПОНЕНТ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ВЫСОКОГОРЬЯХ.....	406
5.2.1. <i>Видовое разнообразие</i>	406
5.2.2. <i>Видовая насыщенность</i>	412
5.2.3. <i>Покрытие</i>	412
5.2.4. <i>Плотность дернины</i>	417
5.2.5. <i>Запас массы</i>	417
5.2.6. <i>Взаимоотношения между лишайниками и другими компонентами фитоценозов</i>	423
5.2.7. <i>Ценотический статус лишайников</i>	428
5.3. РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКОВОГО КОМПОНЕНТА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА АРКТИЧЕСКИХ И БОРЕАЛЬНЫХ ВЫСОКОГОРИЙ	433
5.3.1. <i>Видовое разнообразие</i>	434
5.3.2. <i>Роль лишайников в структуре растительного покрова арктических и бореальных горных систем</i>	435
5.3.3. <i>Роль лишайников в структуре растительных сообществ</i>	453

5.4. Роль лишайников в высокогорных экосистемах.....	462
5.4.1. Участие лишайников в выветривании горных пород и почвообразовании.....	466
5.4.2. Лишайники и консументы.....	475
ГЛАВА 6. ЛИШАЙНИКИ АРКТИЧЕСКИХ И БОРЕАЛЬНЫХ ВЫСОКОГОРИЙ КАК ОБЪЕКТ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ, ОХРАНЫ И МОНИТОРИНГА	481
6.1. РЕАКЦИЯ ЛИШАЙНИКОВ НА АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ.....	481
6.1.1. Возможная реакция лишайникового покрова высокогорий на глобальные климатические изменения.....	483
6.1.2. Влияние выпаса оленей на лишайниковый компонент растительного покрова.....	485
6.1.3. Реакция лишайников на рекреационные нагрузки.....	502
6.1.4. Техногенные механические нарушения лишайникового покрова	508
6.1.5. Загрязнения	515
6.2. ОХРАНА ЛИШАЙНИКОВ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИХ РЕСУРСНОГО ПОТЕНЦИАЛА	517
6.2.1. Охрана видового разнообразия.....	517
6.2.2. Развитие системы охраняемых природных территорий и охрана лишайников.....	520
6.2.3. Оптимизация использования лишайников.....	525
6.3. ЛИХЕНОМОНИТОРИНГ	528
6.3.1. Индикаторные возможности растительного покрова и их использование для мониторинга.....	529
6.3.2. Основные методические приемы	534
6.3.3. Направления мониторинга.....	535
6.3.4. Территориальная организация мониторинга	538
6.3.5. Организация системы фитомониторинга на полуострове Ямал как основа разработки системы лишайномониторинга	539

6.3.6. <i>Перспективы использования лишайников для мониторинга глобальных изменений</i>	541
6.3.7. <i>Возможности лишайномониторинга на региональном уровне</i>	542
6.3.8. <i>Лишайномониторинг на локальном уровне</i>	543
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	548
ВЫВОДЫ	553
ЛИТЕРАТУРА	558
ПРИЛОЖЕНИЕ	642

ВВЕДЕНИЕ

Лишайники – один из самых загадочных компонентов биоты Земли (Еленкин, 1921; Тимирязев, 1948; Hale, 1974; Трасс, 1977; Hawksworth, 1988; Ahmadjian, 1993, 1995). Появившись в девоне (около 400 миллионов лет назад) как первые колонизаторы вневодных местообитаний (Taylor et al, 1995), они являются наиболее успешным примером симбиоза (Galloway, 1994; Paracer, Ahmadjian, 2000). Двойственная природа (сочетание фотосинтезирующих партнеров и гриба-редуцента), способность осваивать безжизненные субстраты и вовлекать их в процессы биотической трансформации позволяют рассматривать лишайники как малокомпонентные экосистемы, характерным признаком которых является расход значительной части продуктов фотосинтеза на выживание (Farag, 1976).

Способность заселять недоступные для растений местообитания, характеризующиеся жестким гидротермическим режимом, дает основание для отнесения лишайников к стресс-толерантам (Grime, 1979; Мартин, 1982а, 1987). Лишайники имеют множество приспособлений к экстремальным условиям среды, что обеспечивает их широкое распространение в полярных областях, жарких пустынях, высокогорьях, где чаще всего встречаются экологические условия, близкие к пределам толерантности для любых организмов (Трасс, 1965; Rudolph, 1966; Мартин, 1982а, 1984б, 1987; Ahmadjian, 1970; Karpen, 1973; Lange, Karpen, 1972; Lange et.al., 1975; Lindsay, 1977; Larson, 1987; Lange, 1992; Novenden, Seppelt, 1995; Kennedy, 1996; Paracer, Ahmadjian, 2000).

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. Кроме того, лишайники и формируемые ими сообщества могут рассматриваться как

относительно простая модель для изучения процессов и явлений, происходящих в растительном покрове (Магомедова, 1980а, 1985а; Magomedova et al., 1996).

Наряду с природными экстремальными условиями все большее распространение приобретают экстремальные условия антропогенного происхождения. Стремление обнаружить и использовать для оценки уровня антропогенной нагрузки наиболее уязвимые звенья экосистем привело к все расширяющемуся использованию споровых организмов в качестве индикаторов изменения природных комплексов и окружающей человека среды (Мартин, 1984б). Лишайники широко известны своей особой чувствительностью к загрязнению атмосферы и являются накопителями поллютантов (Hawksworth, 1971; Мартин, Назаров, 1978; Nash, Gries, 1991; Conti, Cecchetti, 2001; Nimis et al., 2002). Появился целый арсенал лишеноиндикационных методов, позволяющих определить степень загрязнения воздуха (Трасс, 1982б; *Monitoring with lichens - Monitoring lichens*, 2002). В меньшей степени исследуется и используется способность лишайников индицировать другие виды антропогенного воздействия, например, пастбищные и рекреационные нагрузки (Магомедова, 1990, 1994, 2000; Магомедова, 1994б, 2001а, 2001в).

В условиях глобальных изменений – климатических и макроэкономических - экосистемы Арктики и северных высокогорий подвергаются риску необратимого нарушения (Крючков, 1987, 1994; Bolshakov et al., 1990, 1996; *Российская Арктика: на пороге катастрофы*, 1996; Billings, 1997; Nellemann et al., 2001; Klein, Magomedova, in press и др.). Разработка мер по охране требует оценки состояния всех компонентов экосистем и контроля состояния самых чувствительных из них.

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

горных тундр лишайники составляют основу многих сообществ, особенно широко распространены на поверхности каменных глыб. В холодных гольцовых пустынях, где цветковые растения единичны, лишайники разнообразны и относительно обильны, наряду с немногими видами мхов (Горчаковский 1966а, 1975; Горчаковский, Куваев 1985; Куваев, 1985). В суровых северных высокогорьях широко распространенные здесь лишайники являются наилучшим объектом для изучения реакции на изменение условий среды и адаптации организмов.

В работах, посвященных изучению лишайников северных высокогорий, внимание уделяется, прежде всего, характеристике и анализу видового разнообразия: приводятся списки видов, указывается количество видов для субстратов разного типа и некоторых растительных сообществ, иногда содержатся данные о проективном покрытии лишайников (Рябкова, 1965а, 1965б; Сторожева и др., 1973; Волкова, 1970; Куваев, 1970; Андреев, 1979; Антонова, 1980, 1981б; Седельникова, 1981, 1985, 1991, 1994, 2001; Журбенко, 1986; Макрый, 1990; Котлов, 1993; Урбанавичене, 1997, 1998; Порядина, 2000 и др.).

Горные районы, подчиняясь зональным закономерностям распределения климата, почв и растительности, отличаются сложной ландшафтной структурой в связи с наличием высотной поясности. Урал, в частности, представляет исключительные возможности для хорологических исследований, поскольку пересекает шесть природных зон – тундру, лесотундру, тайгу, широколиственно-лесную, лесостепь и степь, имея в каждом зональном подразделении особую структуру высотной поясности (Горчаковский, 1960, 1968, 1975). Сложная ландшафтная структура горных территорий предопределяет разнообразие биотопов и высокое ценотическое разнообразие лишайников.

Исследователи горных районов отмечают значительные различия в видовом разнообразии лишайников в зависимости от местообитаний и в распределении лишайников по высотным поясам (Еленкин, 1904; Рассадина,

1940; Макаревич, 1958; Clauzade, Rondon, 1959; Копачевская, 1963 Рябкова, 1965а, 1965б; Мартин, 1968е; Домбровская, 1970; Голубкова, 1975, 1983а; Волкова, 1970; Куваев, 1970; Сторожева и др., 1973; Hansen, 1978; Антонова, 1980; Кравчук, 1982; Седельникова, 1985; Egea, Llimona, 1987; Иванов, 1990; Байбулатова, 1991; Гёз, 1993; Урбанавичене, 1997; Слонов, 1999; Порядина, 2000 и др.). При этом, в центре внимания также находится выявление видового разнообразия лишайников. Ценотическое разнообразие лишайников изучалось на Урале (Горчаковский, 1950, 1958, 1966а, 1975; Рябкова, 1965а, 1965б; Мартин, 1967б, 1970б, 1970в, 1970г, 1987; Магомедова, 1979, 1980а, 1980б, 1984, 1991, 1996, 2002а, 2002б, 2002в; Магомедова и др., 1986а; Волкова, 1984), а также в горах Сибири (Водопьянова, 1973; Седельникова, Седельников, 1979; Седельникова, 1985; Котлов, 1993) и Кольского полуострова (Домбровская, 1970; Антонова, 1980, 1981а, 1981б). Однако общей картины распространения лишайников и образуемых ими сообществ не создано, роль лишайников в структуре фитоценозов, а сообществ с доминированием лишайников в структуре растительного покрова не охарактеризована, не показано место лишайников в экосистемах высокогорий.

Высокогорные ландшафты чрезвычайно динамичны. Растительные сообщества горных тундр выстраиваются в сукцессионный ряд (Горчаковский, 1966б, 1975). Медленно растущие лишайники кажутся воплощением стабильности. Тем не менее, очевидна синхронность в формировании сообществ лишайников с процессами трансформации горных пород в ходе выветривания (Мартин, 1971а, 1975; Andrews, Webber, 1964, 1974; Jackson, Keller, 1970; Orwin, 1970; Магомедова, 1979, 1980а, 1982), с образованием и зарастанием морен (Beschel, 1957, 1958а, 1958б, 1959, 1961, 1973; Stork, 1963; Benedict, 1967, 1968; Мартин, 1967а, 1967б, 1968в, 1969б, 1970а, 1973, 1985а, 1985б, 1987; Турманина, 1971; Mottershead, White, 1972; Denton, Karlen, 1973; Miller, 1973; Haeberly et al., 1979; Calkin, Ellis, 1980; Голодковская, 1981; Beget, 1994; Calkin et al., 1998 и др.), с образованием

курумов (Carrara, Andrews, 1973; Говорушко, 1985; John, 1990), селей (Bull et al., 1996), с солифлюкцией (Beschel, 1963) и сейсмодислокацией (Никонов, Шебалина, 1978). Соотнесение динамических процессов в абиотической составляющей с динамикой биотических систем, безусловно, может дать ключ к пониманию, как динамики ландшафтов, так и адаптационных реакций биоты. Чрезвычайно тесная связь лишайников с субстратом, возможность определения их абсолютного возраста и относительного возраста сообществ делает их чрезвычайно удобным объектом для такого рода исследований и перспективным индикатором. Тем не менее, исследования динамики лишайникового покрова единичны даже в тех районах, где хорошо изучено видовое разнообразие и этим создана основа для изучения и ценотического разнообразия, и динамических процессов.

Угроза сокращения разнообразия лишайников связана с антропогенным воздействием на горные экосистемы. Лишайники - самый чувствительный компонент растительного покрова в отношении всех видов антропогенного воздействия (Малышева, 1978; Мартин, 1978, 1982а, 1982б, 1987; Полежаев, 1980, 1983; 1984, 1993; Малышева, Толпышева, 1982; Магомедова, 1985б, 1986а, 1994а, 1994б, 1996, 2000, 2001г, 2002б; Магомедова и др., 1988б, 1991, 1998, 2002, Магомедова, Морозова, 1994, 1997а, 1997б, 1998б, 2000, 2001а; Андреяшкина, 1988б; Андреяшкина, Пешкова, 1997). При этом, восстановительный потенциал их крайне низок (Мартин, 1987; Магомедова, 1996; Магомедова, Морозова, 1997б, 1999, 2001б; Магомедова и др., 2002; Scheidegger, Govard, 2002). Это делает, с одной стороны, возможным с широкое индикационное использование лишайников, а с другой требует формирования теоретической и методической основы для разработки природоохранных мероприятий.

Лишайники на Севере и в северных высокогорьях имеют особый статус и очень высокую социально-экономическую значимость (Андреев, 1973, 1975; Kauppi, 1993; Магомедова, 1994б, 1996; Bolshakov et al., 1996; Perez-Llano, 1994; Cornelissen et al., 2001). Огромная роль оленеводства и охоты на

олений для выживания связанного с ними населения, особая роль естественной кормовой базы для оленеводства, важная роль лишайников как основы зимнего питания и постоянного компонента рациона оленей обусловили этот особый статус. Оленеводство и охота на оленя веками формировала мировосприятие и этно-экологические традиции народов Севера (Golovnev, Osherenko, 1999; Южаков, Мухачев, 2001; Юрпалов и др., 2001а, 2001б, 2001в). Лишайники в этом контексте также на особом положении (Харючи, 2001).

Таким образом, актуальными направлениями лихенологических исследований в высокогорьях являются:

- выявление видового и ценотического разнообразия лишайников;
- анализ распространения видов и их реакции на изменение условий среды;
- оценка роли лишайников в структуре растительных сообществ, растительном покрове и высокогорных экосистемах;
- характеристика динамических процессов в лишайниковом покрове, связанных с процессами выветривания, склоновыми процессами, изменением гидротермического режима;
- анализ тенденций антропогенных изменений в распространении лишайников, составе и структуре образуемых ими сообществ, их роли в структуре растительного покрова;
- выявление индикационных возможностей лишайников; обоснование мер по охране и рациональному использованию ресурсного потенциала лишайников.

Особое значение имеет разработка системы мониторинга, позволяющая не только оценить и контролировать изменения в лишайниковом покрове, но и использовать лишайники для контроля динамики экосистем.

Все эти исследования должны опираться на надежную методическую основу. Тут мы вновь отметим, что ценолого-синэкологические (Трасс, 1982б) методы изучения лишайников до сих пор не получили достаточного

развития, в то время как перечисленные выше исследования можно выполнить только на этой основе.

Цель исследования - дать всестороннюю характеристику лишайников как структурного компонента растительного покрова высокогорий гольцового типа.

Задачи исследования:

Провести анализ видового и ценотического разнообразия лишайников во всем многообразии местообитаний, а также его изменения в связи с изменением широты, высоты над уровнем моря.

Описать зависимость состава и структуры сообществ лишайников от условий абиотической среды (субстрата, гидротермического режима).

Охарактеризовать процессы формирования сообществ лишайников и показать их место в динамике растительного покрова.

Показать роль лишайников в сложении растительного покрова, а также дать анализ роли лишайников в экосистемах высокогорий гольцового типа.

Выявить реакцию лишайников и образуемых ими сообществ на антропогенные воздействия.

Разработать концепцию лишеномониторинга 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 антропогенных 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 лишеномониторинга.

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. Лишеноценометрический анализ позволяет оценить относительный возраст и степень динамичности местообитаний.

Анализ актуальных антропогенных воздействий и реакции на них лишайников 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 важным компонентом и доминантом значительной части 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 выраженные 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.

Автор пользуется случаем выразить сердечную благодарность учителям - П.Л. Горчаковскому и К.А. Рябковой, определившим мой путь в науке; коллегам-лихенологам за неизменный интерес к моей работе; Ю.Л. Мартину, личность и работы которого были для меня путеводной звездой; И.И. Макаровой, Л.И. Бредкиной, У. Сохтингу - за помощь в определении лишайников; С.Н. Эктовой, М.В. Чибиряку, С.П. Трушину за неоценимую помощь на завершающем этапе работы; Е.Г. Кузюкову, С.И. Дотдугеву, Г.С. Могенсену, Д. Уолкеру за информационную поддержку. Глубоко признательна всем сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН, чья симпатия и дружба поддерживали меня в моей работе. Особые слова благодарности - Л.М. Морозовой, которая была рядом и помогала мне в работе и в жизни в течение почти тридцати лет. С благодарностью вспоминаю тех, кого уже нет - М.М. Сторожеву, И.Х. Блюменталю, И.И. Абрамова, В.Н. Андреева, Л.Ф. Семерикова, Б.В. Попова, Г.В. Троценко, В.И. Кузнецова, К. Эверетта. Все мои успехи – в память моего отца Кондратьева Алексея Федоровича.

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследование роли лишайников в структуре растительного покрова высокогорий проводилось в пределах Уральской горной страны – на Полярном, Приполярном, Северном и Южном Урале (рис. 1.1.1.). Краткие экспедиции на Алтай (1977), в Хибины (1978, 2002) и северную Скандинавию (1999) позволили нам сравнить природу, растительность и лишайниковый покров этих горных систем, но в своих выводах мы базируемся на материалах, которые собраны в высокогорьях Урала.

1.1. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ УРАЛЬСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

Уральская горная страна расположена в центре Евразии, на границе Европы и Азии. Урал пересекает несколько природных зон (Горчаковский, 1960, 1968, 1975). В тундровой зоне расположена северная часть Полярного Урала – Заполярный Урал. Небольшой отрезок хребта к северу и югу от Северного полярного круга относится к зоне лесотундры. Южная часть Полярного Урала, Приполярный Урал и Северный Урал находятся в зоне тайги, подзоне северной тайги. Обследованные нами на Южном Урале хребет Нургуш и гора Ирмель расположены в широколиственно-лесной зоне, в подзоне смешанных широколиственно-хвойных лесов.

К арктическим мы относим высокогорья Заполярного Урала, расположенные в тундровой зоне. При этом мы исходим из понимания Арктики как физико-географической системы Северного полушария, включающей в пределах Северного полярного круга и изотермы июля +10°C территории распространения сплошной многолетней мерзлоты с развитием ледникового покрова или безлесной тундры (Граммберг и др., 2000). В климатическом и геоботаническом отношении высокогорья Заполярного Урала являются субарктическими (Атлас Арктики, 1985; Матвеева, 1998). Среди бореальных наибольшее внимание мы уделяем высокогорьям, расположенным в подзоне северной тайги на Приполярном и Северном Урале.

Границы:
 1 – зон,
 2 – подзон,
 3 – Уральской горной страны
 зоны:
 I – тундровая,
 II – лесотундровая,
 III – бореально-лесная с
 подзонами:
 IIIа – редкостойных лесов,
 IIIб – северной тайги,
 IIIв – средней тайги,
 IIIг – южной тайги,
 IIIд – предлесостепных
 сосновых и березовых лесов,
 IV – широколиственно-лесная
 с подзонами:
 IVа – смешанных
 широколиственно-хвойных
 лесов,
 IVб – широколиственных
 лесов,
 V – лесостепная,
 VI – степная
 4 - Точки проведения
 исследований

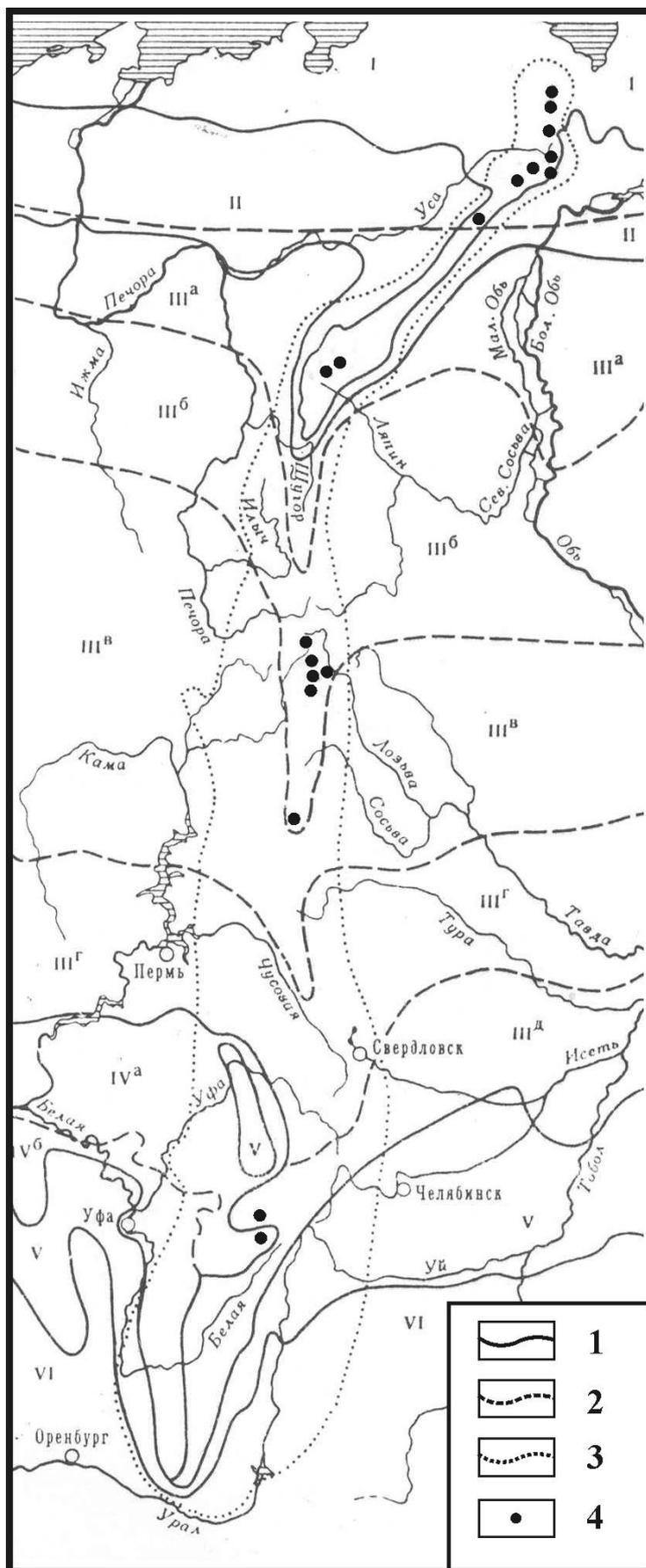


Рисунок.1.1.1. Зональное деление растительного покрова Урала (Горчаковский, 1975) и точки проведения исследований

1.2. ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ УРАЛЬСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

Современные природные комплексы рассматриваемой территории были созданы в неоген-четвертичное время, хотя основные черты современного строения территории были заложены в более древние эпохи.

В рифее на месте Урала и Западно-Сибирской равнины располагалась геосинклинальная система, характеризовавшаяся сложными геологическими процессами, в результате которых был заложен фундамент современных геологических структур Урала.

В течение палеозоя возникшие в конце рифея поднятия и погружения продолжали существовать как геотектонически активные элементы. В карбоне-триасе на Урале происходили интенсивные горообразовательные процессы. В результате палеозойские породы были собраны в складки, разбиты сбросами, прорезаны интрузиями, чем и было создано структурное, морфологическое и литологическое разнообразие отдельных частей горной страны.

В мезозое и палеогене рассматриваемая территория характеризовалась тектоническим спокойствием. К концу палеогена Урал был размыт и едва возвышался над окружающими равнинами.

В неоген-четвертичное время происходили интенсивные тектонические движения, резко менялся климат, вызывая оледенения, а затем регрессию ледников. Это вызвало многократную перестройку ландшафтов и смену биотических комплексов. Современные биотические комплексы складывались в послеледниковое время (Комар, Чикишев, 1968).

1.3. ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И РЕЛЬЕФ

Урал представляет собой гигантский мегаантиклинорий. В его пределах четко просматривается соответствие горных хребтов антиклинальным зонам, а понижений между хребтами – синклинальным. Основные тектонические структуры и разделяющие их глубинные разломы

протягиваются в меридиональном направлении на многие сотни километров (Борисевич, 1968; Комар, Чикишев, 1968).

В строении Урала принимают самые разнообразные по возрасту и составу структуры, располагающиеся в два отличающихся по степени дислоцированности и метаморфизованности горных пород этажа – байкальский и герцинский (Комар, Чикишев, 1968).

Основные морфоструктуры Урала – плато, увенчанные остатками древних поверхностей выравнивания; хребты и горные вершины – отпрепарированные выходы устойчивых к выветриванию осадочных и изверженных пород с сохранившимися на вершинах участками древних поверхностей выравнивания; межгорные депрессии – полосы поверхностей выравнивания, вдающиеся вдоль древних долин в горную область. Основные орографические элементы Урала имеют долготное простирание, обусловленное меридиональной ориентировкой геологических структур (Борисевич, 1968).

Полоса горного рельефа осевой зоны Урала связана с Центрально-Уральским антиклинорием.

Самое северное его расширение – Харбейский антиклинорий, соответствующий Заполярному Уралу – представляет собой ряд коротких обособленных хребтов и массивов, многие из которых имеет высоту более 1000 м. Хребты разделены глубокими троговыми долинами. Древние ледниковые цирки, древние и современные кары с небольшими ледниками придают рельефу альпийский характер. В восточной части характерны более низкие платообразные междуречья. С востока к полосе горного рельефа примыкает широкая полоса увалистых предгорий.

Собственно Полярный Урал соответствует Собско-Войкарскому антиклинорию и представлен одним хребтом, наиболее высокие вершины которого сложены ультраосновными породами, а перевальные седловины – сланцами. С востока к хребту примыкает цепочка гряд и увалов высотой до

600 м – Малый Урал, отделенный от главного хребта широкой межгорной депрессией.

Большая часть Приполярного Урала, приурочена к Ляпинскому антиклинорию. Осевая зона сложена древними метаморфическими породами (кварцитами, протерозойскими слюдисто-кварцитовыми и филлитовыми сланцами), прерванными мощными интрузиями гранитов. В рельефе преобладают обширные высокие плоскогорья, над которыми поднимаются хребты, в том числе Исследовательский с высшей точкой Урала горой Народной (1894 м над уровнем моря). Широко распространены моренные комплексы, троговые долины, ледниковые кары и цирки, созданные деятельностью четвертичных оледенений. Послеледниковые (перигляциальные) образования представлены нагорными террасами, курумами, натечно-солифлюкционными формами. Восточная часть осевой зоны Приполярного Урала имеет более низкие высоты (800-900 м) и представлена обширными плато. Восточный склон представляет собой узкую (лишь местами превышающую 10 км) полосу увалистого рельефа, имеющую значительный уклон на восток. Ее высоты изменяются от 350 м на западе до 150 м у границ Западно-Сибирской равнины (Борисевич, 1968).

Горная полоса Северного Урала приурочена к суженному участку Центрально-Уральского антиклинория и представлена тремя меридиональными плосковерхими хребтами. Центральный водораздельный хребет (Поясовый Камень) имеет высоту 700-750 м. Наиболее высокие вершины поднимаются до 1160 (Отортен)-1315 (Ойка-Чакур) м. Западный хребет выражен лишь в центральной части и имеет высоту 800-850 м. Крупные вершины поднимаются до 1617 м (Телпос-Из). Восточная Предуральская гряда состоит из обособленных массивов, сложенных ультраосновными породами габбро-перидотитового состава. Отдельные вершины достигают значительной высоты (Чистоп – 1292 м, Денежкин Камень – 1493 м, Косьвинский Камень – 1519 м). Вершины хребтов выровнены, выветривание вызывает формирование каменных морей, осыпей,

курумов. Восточная полоса увалистого рельефа неширока, тогда как на западе она достигает в ширину 80 км. Здесь прослеживается ряд меридионально ориентированных увалов – парм.

Полоса горного рельефа на Южном Урале соответствует Башкирскому антиклинорию. Хребты и увалы, достигающие высоты 1000-1600 м разделяются глубокими межгорными понижениями. Склоны наиболее высоких массивов террасированы.

Таким образом, наибольшими высотами и распространением альпийских форм рельефа характеризуются Полярный и Приполярный Урал. Здесь развита многолетняя мерзлота и современное оледенение (Комар, Чикишев, 1968). Горная полоса в пределах Северного Урала представлена плосковерхими хребтами меридионального направления.

Оледенения горной части не изменили основных черт рельефа Урала, а лишь обогатили его мелкими формами. Во внеледниковой части Урала во время оледенения происходило интенсивное образование курумов, нагорных террас и делювиально-солифлюкционных отложений (Борисевич, 1968).

Новейшие тектонические движения не играли большой роли в формировании современного рельефа Урала, что согласуется с малой интенсивностью современных эндогенных процессов и незначительной сейсмичностью (op. cit.).

Современные экзогенные процессы дифференцируются в связи с существованием высотной поясности, различиями в климате северных и южных частей Урала, западного и восточного макросклона (op. cit.).

Основной процесс в послеледниковом развитии рельефа в высокогорьях Урала - гольцовая денудация (op. cit.). Среди современных экзогенных процессов как наиболее значимые выделяют морозное и подснежное выветривание и солифлюкцию, совместная деятельность которых формирует нагорные террасы. Физическое выветривание приводит к формированию каменных полей, осыпей и россыпей. Подвижность каменных глыб в этих формированиях обеспечивается силой тяжести, температурными

колебаниями, вымыванием мелкозема, солифлюкцией, формированием полигональных и кольцевых структурных грунтов (Матвеев, 1966).

Переувлажнение снега и образование его скоплений вызывает образование снежных запруд в истоках рек, прорыв которых формирует селевые потоки.

Существование ледников карового и присклонового типов вызывает карообразование, накопление моренного материала.

Наличие в северных районах вечной мерзлоты обуславливает сезонное протаивание и промерзание грунтов, явления пучения, формирования пятнистых грунтов, мелкобугристого микрорельефа. В связи с потеплением климата происходит вытаивание ледяных включений, вызывающее просадки оттаивающих грунтов (термокарст), солифлюкцию.

Эрозионно-аккумулятивная деятельность рек, наиболее выражена в Предуралье и Зауралье и исключительно замедлена в пределах горного Урала.

Среди антропогенных форм рельефа в высокогорьях Урала наиболее типичны канавы, карьеры и котловины, отвалы, грядовый и холмистый рельеф из промытого драгами и гидромониторами галечного материала в долинах рек, просадки грунта в местах подземной добычи полезных ископаемых (Борисевич, 1968).

1.4. КЛИМАТ

Климат Урала характеризуют как континентальный с коротким прохладным летом и холодной продолжительной зимой (Кувшинова, 1968). Регион испытывает сильное воздействие западной циркуляции атмосферы. Преобладают ветры западного и северо-западного направления. Урал сдерживает распространение влияния Атлантического океана на восток, нарушая общую картину распространения всех климатических элементов, отклоняя изолинии. Западный его макросклон и водораздел получают значительно больше осадков, чем восточный макросклон. Восточный склон отличается большей континентальностью (op. cit.).

При этом для Урала характерно многообразие климата, связанное с большой протяженностью территории с севера на юг, значительными абсолютными и относительными высотами, а также сильной расчлененностью рельефа (op. cit.).

Климат значительно меняется в связи с изменением географической широты. Различия в климатических показателях Полярного, Приполярного и Северного Урала весьма значительны, поскольку теплоэнергетические ресурсы в зоне тундры составляют менее 2000 Дж/м²/год, в таежной зоне – 2200-2800 МДж/м²/год (Белоненко, Попова, 1994). К северу увеличивается суровость климата в связи со снижением количества поступающего тепла, понижением средней температуры января и июля (табл. 1.4.1). Климат северной части Урала формируется, в основном, под влиянием циклонической деятельности на арктическом фронте.

Таблица 1.4.1

Широтное изменение климатических показателей на Урале (по: Кувшинова, 1968)

Показатели	Полярный Урал	Приполярный Урал	Северный Урал
Суровость климата, баллы	5.5	5	4.5
Суммарная солнечная радиация, ккал/см ² /год	72	80	87
Радиационный баланс, ккал/см ²	19	22	26
Годовое количество осадков, мм	500-600	600-800	600-700
Средняя температура января, °С	-23	-21	-18--20
Средняя температура июля, °С	9-12	14	15-16

В горной части, а особенно в высокогорьях климат более суров, чем в предгорьях (табл. 1.4.2). С возрастанием высоты местности теплоэнергетические ресурсы уменьшаются на 45-116 МДж/м²/год (op. cit.). Климат высокогорий характеризуется продолжительной морозной зимой, коротким прохладным летом, резкими колебаниями температуры, обильными осадками, высокой влажностью воздуха, сильными ветрами.

Теплый сезон с положительными среднесуточными температурами и отсутствием устойчивого снежного покрова, в высокогорьях Урала длится менее трех месяцев - с середины июня до начала сентября. Заморозки и снежные метели возможны в любом из месяцев. Погода очень изменчива, много пасмурных дней. Характерны резкие суточные колебания температуры (Кувшинова, 1968; Горчаковский, 1975).

Таблица 1.4.2

Различия климатических показателей горной и предгорных частей на Северном Урале (по: Кувшинова, 1968)

Район	Количество осадков, мм		Высота снежного покрова, см	Продолжительность периода, дни		
	за год	за теплый период		залегания снежного покрова	безморозного	со средней суточной температурой более 10°
Предуралье	450-640	350-450	80-125	185-200	70-100	75-105
Горная часть	600	500	125	200	0-60	65
Зауралье	350-580	280-480	60-70	170-190	85-105	80-105

В высокогорьях с юга на север возрастает суровость климата и сокращается вегетационный период (Кувшинова, 1968; Горчаковский, 1975). Средняя многолетняя годовая температура в высокогорьях ниже нуля, при этом на Полярном Урале она составляет -7.7° (Ра-Из), а на Северном -4.6° (Конжаковский Камень).

Суровость климата увеличивается с высотой. Прежде всего, происходит снижение температуры. Высотный температурный градиент составляет 0.5° - 0.7° на каждые 100 м высоты. Растет сила ветра. Ветры оказывают иссушающее действие и перевевают снег. С высотой также

увеличивается годовое количество осадков, уменьшается испарение. С этим связано избыточное увлажнение.

Наиболее суров климат в поясе гольцовых пустынь. В течение всего теплого периода здесь наблюдаются переходы температуры через 0°C. Повторяемость пасмурной и дождливой погоды летом 25-30%. В горно-тундровом поясе безморозный период больше (июнь-август), повторяемость пасмурных и дождливых погод достигает 38-53%. Климат подгольцового пояса несколько мягче, а в горной тайге безморозный период продолжается с мая по август, повторяемость пасмурных и дождливых дней составляет 30-45% (Кувшинова, 1968; Горчаковский, 1975).

Сложный горный рельеф формирует мозаику местообитаний с разными гидротермическими условиями. Характерное явление - температурные инверсии. Мощность снежной толщи также сильно изменяется в зависимости от крутизны склонов и степени защищенности их от ветров. С увеличением высоты мощность и плотность снежного покрова увеличивается до верхней границы леса (Кеммерих, 1961). В безлесной части снег сдувается со склонов и накапливается в ущельях и понижениях рельефа. В глубоких долинах, ущельях крупные массы снега сохраняются в течение лета и питают многочисленные ручьи. Некоторые снежники так и не успевают растаять.

Северные районы Урала находятся в области распространения вечной мерзлоты. Вечная мерзлота встречается на Урале на 600 км южнее, чем на прилегающих равнинах. На Полярном Урале длительная мерзлота имеет сплошное распространение, на Приполярном Урале мерзлота встречается на плоских вершинах и нагорных террасах выше 600-700 м. В горах Северного Урала многолетнемерзлые породы образуют острова и массивы, пронизанные таликами на больших высотах и северных склонах (Чижишев, 1968).

Климат высокогорного Урала более суров, чем климат гор Фенноскандии или юга Сибири, но менее суров, чем климат гор севера

Сибири. Материалы, позволяющие сравнить климат арктических и бореальных высокогорий, содержатся в Приложении 1 (табл. 1.1, 1.2).

1.5. ГИДРОГРАФИЯ

Важнейшая гидрологическая особенность Урала – избыточное увлажнение в зонах тундры, лесотундры и тайги (Кеммерих, 1968).

Северная часть Урала относится к бассейну Северного Ледовитого океана. Реки восточного макросклона, где проводились наши исследования, относятся к бассейну Оби. Это ее левые притоки (Байдарата, Щучья, Лонготюган, Харбей, Сосьва и др.) на Полярном Урале, притоки Северной Сосьвы - Ляпина на Приполярном Урале, притоки Иртыша-Тобола-Тавды на Северном Урале.

Реки имеют горный характер. Большинство речных долин в высокогорьях на севере Урала троговые. Встречаются и образовавшиеся в послеледниковое время эрозионные V-образные (Куницын, 1966).

Основной источник питания рек - талые снеговые воды, дождевое питание занимает второе место. Высокогорья северной части Урала отличаются высоким средним годовым стоком – до 1000 мм (Кеммерих, 1961, 1968). Интенсивность смыва с поверхности водосборов и мутность воды в реках незначительны. Мутность речных вод Северного, Приполярного и Полярного Урала не превышает 20 г/м² несмотря на обильный и энергичный поверхностный сток. Воды отличаются слабой минерализацией, что связано с прочностью пород и наличием вечной мерзлоты (Кеммерих, 1968).

Озера в высокогорьях имеют ледниковое или тектоническое происхождение, реже термокарстовое. Источники питания – талые и подземные воды (op. cit.).

Пересеченный рельеф, хорошая дренированность реками, несмотря на избыточное увлажнение, препятствуют заболачиванию. Однако, вследствие распространения мерзлоты, задерживающей просачивание атмосферных

осадков и интенсивную циркуляцию подземных вод, наблюдается заболачивание западин на нагорных террасах, в седловинах перевалов, на днищах межгорных впадин, иногда болота образуются при зарастании горных водоемов (Игошина, 1964). Вследствие сурового климата торфонакопление происходит крайне медленно (Кеммерих, 1968).

На Полярном и Приполярном Урале много ледников. Общая их площадь составляет 25 км². Ледники встречаются в гольцовом поясе между 63°58' и 68°10' с. ш. Ледники быстро тают, находясь в стадии деградации. Это связано с низким их положением над уровнем моря и большой продолжительностью стояния солнца над горизонтом. (op. cit.). Площадь, занятая снежниками значительно превышает площадь ледников. Основные очаги оледенения – район озер Большое и Малое Хадата-Юган-Лор, Большое и Малое Щучье на Полярном Урале, гора Народная, хребты Сабля и Западные Саледы на Приполярном Урале.

В гидрогеологии Урала большую роль играют грунтовые воды элювиально-делювиальных образований. Грунтовые воды в щебнистых образованиях коры выветривания горных пород в виде небольших родников с дебитом до 0.5 л/сек встречаются даже на склонах гор. Вследствие большого количества осадков эти воды слабо минерализованы. В основном это щелочные воды с повышенным содержанием кремнекислоты. Воды бедны кальцием и магнием, общая жесткость воды незначительна (op. cit.).

1.6. Почвы

Почвы Урала отличаются большим разнообразием в связи с исключительной сложностью геологического и орографического строения территории, особенностями климата и растительного покрова. Распределение почв подчинено высотной поясности и отражает зональность (Погодина, Розов, 1968).

На Полярном Урале горно-тундровые почвы смыкаются с тундровыми почвами равнин. Наиболее распространены горно-тундровые глеевые почвы,

реже встречаются горно-тундровые дерновые почвы (Иванова, 1947). Горные почвы отличаются от зональных тундровых почв меньшей оглеенностью, слабой оторфованностью, маломощностью (20-40 см.), сильной щебнистостью. Для высокогорий характерны горно-арктические и примитивные почвы. Под лесами формируются своеобразные модификации горно-дерново-лесных почв (Фирсова, Дедков, 1983).

На Приполярном Урале в почвенном покрове преобладают горно-тундровые почвы – более оторфованные и более кислые в сравнении с горными почвами Полярного Урала. У верхней границы леса под листовенничными редколесьями формируются горные глеево-подзолистые почвы, отличающиеся от равнинных аналогов меньшей мощностью торфянистого горизонта, более мощным гумусово-иллювиально-железистым, каменистостью. Под луговыми участками формируются горно-луговые почвы. В долинах рек - лугово-аллювиальные с признаками оглеения и оподзоливания (Богатырев, Ногина, 1962). В нижних частях склонов под сомкнутым лесным покровом распространены горные дерново-лесные почвы, связанные рядом переходных вариантов с глеево-подзолистыми почвами равнин (Погодина, Розов, 1968).

На Северном Урале характерно значительное снижение площади, занятой горно-тундровыми почвами. Основной фон почвенного покрова составляют горные серые лесные почвы (Фирсова, 1968) Но и здесь, как в районах, расположенных дальше к северу, в высокогорьях можно наблюдать все стадии почвообразования - разрушение каменных глыб, накопление мелкозема и формирование примитивной аккумулятивной почвы (Богатырев, 1953а, 1953б; Экологические проблемы индустрии туризма..., 2002).

1.7. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

История современного развития растительности арктических и бореальных высокогорий началась во второй половине третичного периода. Направленность развития и трансформации флоры и растительности в

разных районах северной Евразии была приблизительно одинаковой. В ледниковый период усилилось сходство между растительным покровом различных высокогорных областей северного полушария. В плейстоцене по периферии оледенения сформировался тундроподобный перигляциальный комплекс растительности, в состав которого входили растения арктического и высокогорного происхождения. В период наибольшего оледенения перигляциальная растительность, окаймлявшая уральский ледник, смыкалась на юго-востоке с аналогичной растительностью на окраине Алтайского ледника. В голоцене связь между высокогорьями Урала и Сибири прервалась. В послеледниковое время постепенно вырабатывались ассоциации горных тундр, лугов, подгольцовых мелколесий (Горчаковский, 1969, 1975).

Современная растительность предгорий Урала и низких уровней гор во многом сходна с растительностью прилегающих равнин. В своей повышенной части Урал характеризуется более суровым и влажным климатом, что обуславливает значительное продвижение по горным вершинам и склонам на юг таких элементов растительного покрова, аналоги которых на прилегающих равнинах встречаются на много сотен километров севернее (Игошина, 1964; Горчаковский, 1975).

На самом северном отрезке - Заполярном Урале - растительность нижних уровней гор (до 400-500 м над уровнем моря) представлена горными тундрами, сливающимися у подножия с тундрой прилегающих равнин. В горно-тундровом поясе представлен комплекс каменистых, лишайниковых, пятнистых и кустарничково-моховых тундр. Выше располагается пояс холодных гольцовых пустынь, в нем широко распространены каменные россыпи и скалистые останцы, покрытые скудной растительностью, преимущественно из мхов и лишайников (Игошина, 1933, 1935; Горчаковский, 1975; Магомедова, 2002б; Морозова, 2002б).

В зоне лесотундры в нижней части склонов появляются редколесья, а к югу от Северного полярного круга в подзоне северной тайги в нижней части

горных склонов узкой полосой простирается горно-лесной пояс. Горные лиственничники на Полярном Урале аналогичны зауральским редкостойным предлесотундровым лесам. Верхняя граница лесного пояса достигает 100 - 200 м на севере и повышается до 300 - 400 м на юге. Выше располагается подгольцовый пояс, в котором распространены лиственничные редколесья. Близ верхней границы горных мелколесий в горных долинах встречаются заросли кустарниковой ольхи. Однако большая часть территории южного отрезка Полярного Урала совершенно безлесна. Выше подгольцового пояса расположен горно-тундровый, простирающийся до 600-700 м над уровнем моря. Горные тундры представлены, главным образом, каменистыми, реже встречаются лишайниковые, на более ровных местах - моховые. Обилие летующих снежников и ледников в горах обуславливает широкое распространение околоснежных лужаек в понижениях и по берегам ручейков, вытекающих из снежников (Горчаковский, 1975).

В пределах таежной зоны на Приполярном и Северном Урале структура высотной поясности выглядит следующим образом. Нижний высотный пояс представлен горной, преимущественно темнохвойной, тайгой. Этот пояс поднимается по склонам Приполярного Урала до 400-550 м, по склонам Северного Урала до 600-900м. Подгольцовый пояс, соответственно, занимает высоты до 600 и 900 м. Редколесья и криволесья сочетаются здесь с мезофильными лугами. Горно-тундровый пояс имеет высший предел распространения 800-900 м на Приполярном Урале и 1200-1500 м на Северном Урале. Растительность представлена разными типами горных тундр и криофильными лужайками.

Холодные гольцовые пустыни занимают вершины горных массивов на всех широтных отрезках (Горчаковский, 1950, 1955, 1957, 1958, 1966а, 1968, 1975; Куваев, 1959, 1961, 1962, 1978, 1985).

На Южном Урале, географическое положение которого определяет более высокий уровень границы леса (1000 – 1250 м), гольцовая растительность представлена лишь на вершинах самых крупных гор. П.Л.

Горчаковский (1975) считает наиболее характерными для горно-тундрового пояса травяно-моховые тундры.

Современная динамика высокогорной растительности связана с процессом морозного выветривания, приводящего к формированию мозаики местообитаний и образованию новых субстратов для освоения растительностью. С отдельными стадиями разрушения каменных глыб, выравнивания рельефа, накопления мелкозема и формирования почвы связаны шесть основных этапов сукцессионных смен - первичные лабильные сообщества на останцах и каменных россыпях, каменистые горные тундры, лишайниковые горные тундры, кустарничково-моховые горные тундры, кустарниково-моховые горные тундры, травяно-моховые горные тундры (ор. cit.).

1.8. Животный мир

Наиболее характерные черты животного мира Урала определяются разнообразием природных условий, обусловленных огромной протяженностью региона с севера на юг, тесным переплетением широтной зональности и высотной поясности, различием западной и восточной частей Уральских гор, широким распространением каменистых местообитаний (Кириков, 1968).

Основная особенность животного населения – обедненный видовой состав и малая плотность. Такая особенность связана со скудностью кормовых запасов и отсутствием хороших убежищ. Урал имеет «более северный» облик животного мира в сравнении с соседними равнинами (ор. cit.). В горной тайге уменьшается плотность населения ряда птиц и млекопитающих, например белки, глухаря, рябчика, лесной куницы и др. Резкая перестройка животного мира происходит также и с высотой.

Фауна горных тундр Урала бедна, большинство животных заходит из нижележащих поясов. Исключительно с осыпями связано распространение северной сеноставки, а с каменистыми тундрами - тундровой куропатки.

Маломощные, промерзающие зимой и высыхающие летом почвы создают тяжелые условия для существования почвенных животных. Насекомые представлены обильным гнусом (комары, мошка, слепни), обычны шмели, муравьи. Многие виды животных, свойственных Северу, спускаются по горным тундрам к югу. Например, северные олени в конце 19 века заселяли горный Урал до $52^{\circ}15'$, тогда как на равнинах южная граница их распространения проходила на широте 56° (Кириков, 1968; Кoryтин, 2001).

1.9. Горные тундры как природное явление и элемент социально-экономической сферы

Особое внимание в нашей работе уделяется горным тундрам, олицетворяющим высокогорный ландшафт в умеренном климатическом поясе Северного полушария. Тундра (от финского *tunturi* - безлесная, голая возвышенность), биом, распространенный в арктическом поясе земли. Горные тундры - аналог зональных тундр. Имеет много общего с ними и ряд отличий. Термин «горная тундра» может относиться к растительному сообществу, типу ландшафта и высотному поясу. Поэтому мы остановимся на характеристике горных тундр как ландшафта, типа растительности, высотного пояса, а также элемента социально-экономической сферы.

1.9.1. Горные тундры как ландшафт

Различают шесть основных типов высокогорного ландшафта (Голмачев, 1948). Классическим является альпийский тип. Характер растительности в высокогорьях этого типа определяется наличием мощного снегового покрова, достаточной увлажненностью в течение года, хорошим дренажем, отсутствием вечной мерзлоты. Основу растительных сообществ составляют мезофиты. Высокогорья Урала относятся к гольцовому (горно-тундровому) ландшафту, к западному (скандинавско-уральскому) его варианту (Горчаковский, 1975). Тундровые ландшафты встречаются в наиболее возвышенной части Уральской горной страны. В северной части безлесные гольцы тянутся сплошной полосой вдоль водораздела до хребта

Хоза-Тумп. Южнее имеются лишь обособленные гольцовые вершины в водораздельной части и на параллельных грядах (Чистоп, Денежкин Камень, Косьвинский Камень). Межгорные понижения покрыты лесом.

Основные черты гольцового ландшафта таковы:

Выравненность, сглаженность рельефа, наличие плоских, почти горизонтальных нагорных террас. Плоскую поверхность имеют не только седловины, но и некоторые вершины. Лишь горные вершины, сложенные трудно разрушаемыми горными породами, имеют вид скалистых останцов, острых пиков и гребней.

Суровый климат с продолжительной морозной зимой, коротким прохладным летом, сильными ветрами, довольно обильными атмосферными осадками, высокой влажностью воздуха и резкими колебаниями температуры в период вегетации. Дневное освещение в период вегетации довольно продолжительное, но инсоляция не очень интенсивна в связи с северным положением, частыми туманами и облачностью. Безморозный период составляет 40-50 дней в июне-июле. Разреженность воздуха влечет за собой повышенную теплоотдачу и резкие суточные колебания температур. В середине июля в условиях сплошной облачности температура воздуха не превышает 8-10°. Даже в летние месяцы наблюдается понижение температур до отрицательных. Летние осадки выпадают в виде морозящих дождей. Снежный покров скудный или умеренный, дающий растениям ограниченное укрытие. Значительные местные различия в мощности снежного покрова определяют длительность вегетационного периода и степень защищенности местообитаний. Снег не выпадает лишь в течение одного-полутора месяцев. Снабжение влагой растений ограничено, поскольку снежный покров скуден, приток вод сверху практически отсутствует, так как нивальный пояс не выражен. С юга на север наблюдается возрастание жесткости климата и сокращение вегетационного периода.

Горно-тундровые почвы имеют характер почвоэлювия (Таргульян, 1971). Верхний горизонт горно-тундровых почв перегнойно-торфянистый, в

нем значительно больше разложившихся растительных остатков, чем минеральных частиц. Ясного разделения на генетические горизонты нет, по механическому составу измененная почвообразованием порода обычно суглинистая. Почвы имеют сильно кислую реакцию, бедны гумусом, каменисты. В высокогорьях Урала можно наблюдать целую гамму переходов от самых начальных стадий почвообразования до хорошо сформировавшихся относительно плодородных почв подгольцового пояса. Почвообразование в связи с низкими температурами замедлено. Корневая система проникает в почву неглубоко.

Преобладающие растительные сообщества - горные тундры и заросли выровненных по линии снежного покрова кустарников. Сосудистые растения обладают ускоренным ритмом сезонного развития. Кратковременность вегетационного периода вызывает преобладание на гольцах многолетников и сильную выраженность вегетативного размножения. Растения невысокие, приземистые. Значительную роль в структуре фитоценозов играют мхи и лишайники.

Ограниченность кормовых ресурсов, отсутствие убежищ и жесткий термический режим обусловили бедность животного мира.

Естественная динамика горнотундровых ландшафтов связана с гольцовой денудацией (Борисевич, 1968; Горчаковский, 1975).

1.9.2. Горные тундры как тип растительности

Горные тундры составляют самостоятельный класс формаций тундровой растительности, образуют высотную ступень, аналогичную равнинным тундрам (Горчаковский, 1975). В соответствии с динамической классификацией выделяются следующие типы горных тундр:

1. Первичные лабильные сообщества на каменистых россыпях. Первая стадия формирования растительного покрова на поверхности выветривающихся каменных глыб представлена лишайниками,

литофильными мхами. Цветковые растения разрастаются на скоплениях мелкозема. Ценоотические отношения неустойчивы, как и видовой состав таких группировок.

2. Каменистые горные тундры. Не менее 50% поверхности оголено. Субстрат - каменные глыбы или щебень со скоплениями мелкозема. Часть поверхности глыб и щебня покрыта накипными и листоватыми лишайниками. В местах скопления мелкозема развиты группировки сосудистых растений. Покрытие 20-30%.
3. Лишайниковые горные тундры. Формируются тремя путями - в местах скопления мелкозема среди россыпей, на разрушенной до щебня породе и на поверхности каменных глыб по мере выветривания и освоения лишайниками и мхами. Доминируют кустистые лишайники. Проективное покрытие их достигает 60-80%. Роль мхов зависит от особенностей формирования ценоза и очень изменчива. Примесь цветковых растений невелика.
4. Кустарничковые горные тундры. Формируются в связи со стабилизацией субстрата и формированием почвенного покрова, когда условия увлажнения становятся благоприятными для цветковых растений, прежде всего гипоарктических кустарничков, и зеленых мхов.
5. Кустарниковые горные тундры. Увеличение мощности почвы и улучшение условий увлажнения ведет к вытеснению кустарничков кустарниками - ивами и карликовой березкой. Увеличивается мощность мохового покрова.
6. Травяно-моховые горные тундры. Характерны для горно-тундрового пояса к югу от 61° с.ш. Встречаются и на Северном Урале, но небольшими фрагментами. Вторичные травяно-моховые тундры могут формироваться на Северном Урале под воздействием выпаса оленей, но, по мнению П.Л. Горчаковского (op. cit.), довольно

быстро возвращаются к исходным типам кустарничковых и кустарниковых тундр, когда выпас прекращается.

1.9.3. Горные тундры как высотный пояс

В качестве высотного пояса горные тундры включают каменные осыпи и россыпи, скальные останцы, горно-тундровые фитоценозы, луга, заросли кустарников. На разных широтных отрезках Урала горно-тундровый пояс, как показано выше, занимает разные высоты и имеет разную ширину.

1.9.4. Горные тундры как элемент социально-экономической сферы

Разработка концепций оценки социально-экономической значимости экосистем и их компонентов, методов эколого-экономической оценки территории связана с созданием системы платного природопользования и экологического проектирования. В этой сфере сформировались два подхода: «иррациональный» и потребительский. Первый основывается на признании абсолютной ценности природных комплексов, не имеющей стоимостного выражения (Уникальные территории в культурном наследии, 1994; Чибилев, 1996 и др.). Второй рассматривает природные комплексы как элемент экономической сферы, ценность которых может быть выражена в натуральных и стоимостных показателях (Лебедев, 1998 и др.).

Ресурсное значение растительности рассматривается нами в трех аспектах: биосферном, утилитарном, и социальном (табл. 1.9.1) (Магомедова, 1992; Магомедова, Морозова, 1998а, 2001в).

Ресурсный потенциал растительного покрова горных тундр можно охарактеризовать следующим образом.

В высокогорьях Урала произрастает около 500 видов сосудистых растений, примерно по столько же лишайников и мхов (Горчаковский, 1975; Рябкова, 1998; Дьяченко, 1999). Чрезвычайно важно, что в горных тундрах обитают растения, адаптированные к экстремальным условиям среды (Горчаковский, 1975). Особая роль высокогорий связана с концентрацией здесь редких видов (Горчаковский, Шурова, 1982). Смещение к югу

зональных и подзональных границ увеличивает биологическое разнообразие, внося северный элемент в региональную флору и фауну.

Таблица 1.9.1.

Аспекты оценки растительного покрова

Биосферный аспект	Социально-экономические аспекты	
	Утилитарный	Социальный
Вклад в круговорот вещества и энергии	Растительные ресурсы (древесные, кормовые, лекарственные, пищевые, технические, медоносы, охотничьи угодья)	Средообразующие и средозащитные функции
Биоразнообразие (видовое, ценозное, генетическое)	Создание убежищ для промысловой фауны	Информационные функции
Восстановительный потенциал (устойчивость)	Генетические ресурсы (селекция, интродукция, озеленение)	Гуманитарные функции (рекреационная, воспитательная, эстетическая)
Ландшафтообразование	Поддержание почвенного плодородия	Этноэкологические

Синтез органического вещества происходит в пессимальных условиях, но запас создаваемой растениями массы весьма значителен – от 14 г/м² до 8 кг/м² и более (Булатова, Горчаковский, 1974; Горчаковский, 1975; Андряшкина, 1985, 1988а; Андряшкина, Пешкова, 1997). В горных тундрах Кольского полуострова, имеющих примерно такую же продуктивность как кустарничково-моховые тундры на Северном Урале (Андряшкина, 1985, 1988а), первичная продукция равна 1.7 т/га, поглощение CO₂ - 3.11 т/га, производство кислорода - 2.38 т/га (Никонов, 1985). Запас фитомассы на единицу площади зависит от соотношения площади тундр и россыпей, соотношения типов тундр с учетом высоты над уровнем моря и характера склонов. На останцах и каменных россыпях запасы фитомассы невелики, но огромная по площади поверхность выветривающихся каменных глыб в

значительной степени покрыта лишайниками (Магомедова, 1991, 1996). Об их роли в формировании органической массы будет сказано ниже.

Особое значение имеет растительность в качестве участника процессов выветривания. Бактерии, водоросли, грибы, обитающие на скалах, выполняют огромную разрушительную работу, участвуя в выветривании горных пород. Лишайники оказывают на породу химическое и механическое воздействие, разрушая ее поверхностный слой, аккумулируя мелкоземистое вещество. Мхи и цветковые растения также способны разрушать породу, задерживать мелкозем. Большое значение имеет формирование отмершей дернины, содержащей богатую микрофлору. Процессы почвообразования и формирования сомкнутого растительного покрова на зарастающих каменных россыпях тесно переплетаются и благоприятствуют друг другу (Горчаковский, 1975).

Ландшафтная роль растительности заключается также в стабилизации субстратов. На Северном Урале смывается твердого минерального вещества примерно 14 г/м^2 , что соответствует скорости текущего разрушения 0.39 мм/год . В горно-лесном поясе смывается 0.075 мм почвенного слоя, а при нарушении целостности растительного покрова горных склонов - 0.81 мм/год (Экология Ханты-Мансийского автономного округа, 1997). На долю гольцового ландшафта приходится около 0.31 мм/год . Следует заметить, что растения, принимая участие в процессах выветривания, вносят некий вклад в формирование этого количества твердого минерального вещества, но, в то же время, растительность удерживает значительное его количество, вовлекая в процесс формирования горно-тундровых почв. Защитные свойства растительного покрова связаны с мощностью мохово-лишайникового покрова, степенью развития корневых систем цветковых растений и задерненности почвы.

Водорегулирующая функция растительности связана со способностью к поглощению и удержанию влаги. Мхи и лишайники поглощают воду всей поверхностью, удержание зависит от мощности мохово-лишайниковой

дернины. Влагу, накапливаемую слоем мелкозема, используют, прежде всего, цветковые растения. Основным источником влаги - осадки, но большое значение в высокогорьях имеет и конденсация влаги на поверхности каменных глыб. Влагонакопительная роль каменных россыпей заключается в также накоплении снега и сохранении медленно тающего снега в глубине россыпи. Количество удерживаемой воды снижается постоянными ветрами и повышается частыми морозящими дождями и туманами (Кеммерих, 1968; Кувшинова, 1968). Повышая шероховатость и снижая гидрофобность поверхности, тундровая растительность уменьшает поверхностный сток. Тем не менее, основная масса воды просачивается в россыпи и стекает, формируя водотоки. Горно-тундровые ландшафты эффективно конденсируют влагу и передают ее в нижние пояса гор и на равнины.

Влияние тундровых фитоценозов на формирование/изменение элементов климата сказывается в пределах фитоценоза (до 3-50 см над поверхностью субстрата, редко до 100 см) и реализуется через его состав, структуру и запас фитомассы. Например, травяно-кустарничковый ярус гасит скорость ветра на порядок, но лишь в припочвенном слое (Ипатов, Кирикова, 1998). Удержать снег тундровая растительность в значимом масштабе также не может, тем более что для высокогорий характерны очень сильные ветры.

Значительное воздействие оказывает тундровая растительность на температуру почвы. Исследования, проведенные в равнинных тундрах, показали, что разница температур почвы в лесотундровом редколесье под лишайниковым покровом и на его поверхности в жаркий солнечный день может составить 20°C (Kershaw, 1978). Нарушение или уничтожение растительного покрова сопровождается повышением температуры почвы и уменьшением влажности. При удалении растительного покрова увеличивается глубина сезонного протаивания почв (Павлов, Москаленко, 2001).

В утилитарном (хозяйственном) аспекте главное значение имеют кормовые ресурсы. Горные тундры северной части Уральского хребта

представляют собой ценные пастбища для северного оленя (Андреев, 1935; Игошина, 1933, 1935, 1964, 1966б; Игошина, Флоровская, 1939; Сторожева, 1967; Горчаковский, 1975; Магомедова, 1994б, 2002б, Магомедова и др., 1986а, 1986б, 1988б; Магомедова, Морозова, в печати).

В составе тундровых сообществ есть пищевые, лекарственные, технические растения, грибы. Особенно интенсивно заготавливаются в горных тундрах ягоды голубики, брусники, родиола розовая (золотой корень), цетрария исландская (Магомедова и др, 1997; Морозова и др., 1997).

Горные массивы привлекают туристов. Хотя туристический бизнес практически отсутствует (Экологические проблемы индустрии туризма..., 2002), потенциальная значимость высокогорий как рекреационных территорий чрезвычайно велика.

Наибольшее социальное значение высокогорий связано с их пастбищным потенциалом, поскольку оленеводство имеет совершенно особое значение для народов Севера - манси, коми, хантов, ненцев. Это не только традиционно основная форма хозяйственной деятельности и основа жизнеобеспечения. Оленеводство формирует стиль жизни, из него исходят важнейшие этнические, в том числе этноэкологические традиции этих народов (Golovnev, Osherenko, 1999; Южаков, Мухачев, 2001; Юрпалов и др., 2001а, 2001б, 2001в, Магомедова и др., 2003).

Какой бы ни оказывалась экономическая оценка тундр с использованием методов, ориентирующихся на утилитарный аспект, она не идет ни в какое сравнение с их экологической значимостью. Высокогорья характеризуются как экологически ценные территории с учетом относительно небольшой площади ими занимаемой; флористического и фитоценотического разнообразия; низкой толерантности к антропогенным воздействиям и низкого восстановительного потенциала; значимости запасов кормовых, пищевых, лекарственных растений; особой роли растительности в стабилизации субстратов и формировании почв (Жигальский и др., 1998, 2003; Магомедова и др., 1998б).

1.10. АКТУАЛЬНЫЕ АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

Антропогенная динамика растительного покрова на севере Урала связана с выпасом северных оленей, механическими нарушениями и загрязнением в зонах промышленного освоения, пожарами, рекреацией.

Выпас оленей по масштабам воздействия на растительный покров является ведущим антропогенным фактором, однако, наиболее глубокие, зачастую необратимые изменения растительности связаны с техногенными воздействиями.

1.10.1. Выпас оленей

Выпас оленей традиционно является основным видом деятельности коренных народов Севера России. Это наиболее широкомасштабная форма использования природных ресурсов - оленеводство охватывает зоны тундры, лесотундры, север таежной зоны (Андреев, 1972, 1973, 1975).

Главной особенностью и достоинством оленеводства является круглогодичное использование естественной кормовой базы. К оленьим пастбищам относят те территории, растительность которых пригодна в качестве корма - с учетом наличия кормовых видов растений, необходимого их запаса, доступности (Александрова и др., 1964; Южаков, Мухачев, 2001).

Поголовье домашних и диких оленей в России оценивается в 4 200 тысяч голов (Беляева, Дмитриева, 1997). Наибольшее количество домашних оленей выпасается в Ямало-Ненецком автономном округе – 540 тысяч голов (рис. 1.10.1). Площадь выбитых пастбищ в России составляет 1 260 000 км² (Беляева, Дмитриева, 1997). Больше всего выбитых пастбищ в Ямало-Ненецком автономном округе (Крючков, 1994). Особенно плохое состояние пастбищ на полуострове Ямал и на склонах Полярного Урала (Магомедова, 1994б, 2002б, Volshakov et al., 1996; Большаков и др., 1998а; Magomedova, Morozova, 2000; Южаков, Мухачев, 2001; Юрпалов и др., 2001а, 2001б). Это связано с большим поголовьем оленей, использованием пастбищ в

бесснежное время года и перегонным выпасом - двукратным (весной и осенью) проходом стад.

В Приуральском районе Ямало-Ненецкого автономного округа, куда входит Заполярный Урал и его предгорья, олени пастбища составляют 85% территории (56 000 км²). Летние пастбища находятся на западном склоне, где значительно больше зеленых кормов. На восточном макросклоне расположены весенние и осенние пастбища и прогонные пути. Оленей пригоняют в горы на лето из равнинных районов. С весны до глубокой осени олень находит в горно-тундровом поясе корма - сочные зеленые травы, листву кустарников, лишайники. Учетное поголовье оленей – 49 тыс. голов. Пастбищными ресурсами существующее поголовье обеспечено на 78-95% (в зависимости от сезона – ранняя весна 88%, поздняя весна 78%, ранняя осень 95%). В южной части Полярного Урала пастбищные нагрузки намного ниже: поголовье 13.5 тыс. голов, обеспеченность кормами составляет 188-210% (Южаков, Мухачев, 2001). Еще в начале 60-х годов землеустроительная экспедиция Росгипрозема рекомендовала для разгрузки, восстановления и улучшения пастбищ Полярного Урала уменьшить поголовье оленей. Однако поголовье значительно возросло (рис. 1.10.1.). В связи с этим на Заполярном Урале 70% пастбищ признаны пастбищами низшей категории как утратившие запасы кормов в связи с перевыпасом (Южаков, Мухачев, 2001; Юрпалов и др., 2001а).

На Приполярном Урале поголовье домашних оленей в 2001 году составляло 9 тыс. голов. Состояние пастбищ оценивается как удовлетворительное (Юрпалов и др., 2001б).

Небольшие частные стада оленей выпасали манси на Северном Урале еще в 80-х годах 20 века (Магомедова и др., 1986б, 1988б). Самый южный горный массив, где производился выпас домашних оленей - Денежкин Камень. Стадо здесь существовало еще в 80-х годах 20 века. Лишайниковый покров был значительно поврежден выпасом (Сторожева, 1967).

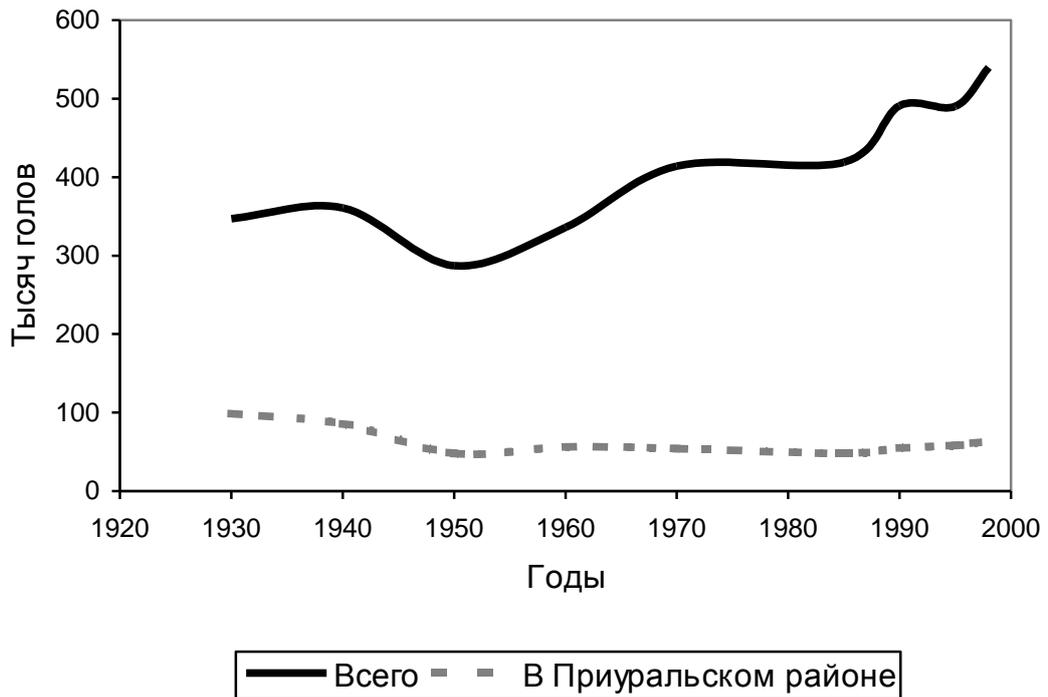


Рис. 1.10.1. Динамика численности оленей в Ямало-Ненецком автономном округе (по: Юрпалов и др., 2001б)

Диких северных оленей в 18 веке встречали на Южном Урале, в середине 20 века - вплоть до Тылайско-Конжаковско-Серебрянского горного массива (Горчаковский, 1975). В конце 20 века дикий олень в горах Урала практически исчез (Корытин, 2001). Отсутствие одомашненных и диких оленей неверно было бы объяснить недостатком кормов и неблагоприятными условиями климата (Горчаковский, 1975). Оттеснение и исчезновение диких оленей явилось результатом развития домашнего оленеводства, вырубки лесов, лесных пожаров, охоты (Корытин, 2001).

1.10.2. Техногенные воздействия

Растительный покров является основным объектом воздействия при геологической разведке, строительстве и эксплуатации промкомплексов по добыче полезных ископаемых и их транспортировке (Магомедова и др., 1988а; Магомедова, Морозова, 1994, 1997а, 1997б, 1998б, 2001а, 2001б).

Техногенные воздействия на растительность и ее лишайниковый компонент в высокогорьях Полярного Урала связаны с проведением разведочных работ Полярно-Уральской геологической экспедицией; на Приполярном Урале – с разрабатываемым более 40 лет Неройским месторождением кварца; на Северном - с трассой магистральных газопроводов, пересекающей Урал в верховьях реки Северная Сосьва.

Разведочные и изыскательские работы

Для разведочных и изыскательских работ характерны механические нарушения почвенно-растительного покрова, локальные атмосферные и поверхностные загрязнения (Магомедова, Морозова, 1997б).

Механические нарушения почвенно-растительного покрова можно объединить в две группы: площадные и линейные. Подавляющая часть линейных нарушений представлена следами одно- или многоразового прохода гусеничной техники, поскольку изыскательские работы связаны с активным обследованием территории. Поэтому к моменту запрещения движения транспорта вне дорог в бесснежный период в конце 80-х годов 20 века на Полярном Урале территория была значительно повреждена проездами транспорта (Добринский, 1990; Коробейникова, 1991).

Специфическое воздействие разведочных работ – серии канав и прикопок. Прикопки обычно имеют глубину до 50 см, ширину 50-60 см. Канавы шире и глубже. Прикопки и канавы сопровождаются отвалами. Канавы, прикопки и отвалы очень медленно покрываются растительностью. Участие лишайников в зарастании техногенных субстратов этого типа рассматривается в главе 6.

Атмосферные загрязнения связаны с работой двигателей транспортных средств, энергетических и буровых установок. В процессе бурения дизели на одной буровой выбрасывают в течение года до 2 т углеводородов и сажи, более 30 т окислов азота, 8 т окиси углерода, 5 т сернистого ангидрида, значительное количество тяжелых металлов. Загрязнение носит локальный

характер, но характеризуется наличием токсичных элементов, способных накапливаться в растительности и почвах (Гладков, 1987; Груздев, 1987).

Почвы и растительность загрязняются буровыми растворами и их компонентами, нефтепродуктами, бытовыми стоками. Загрязнение буровыми растворами локализовано в зоне с уничтоженным или сильно поврежденным механически почвенно-растительным покровом вокруг буровых. Загрязнение бытовыми стоками приурочено к жилым комплексам. Разливы нефтепродуктов наиболее вероятны из временных хранилищ горюче-смазочных материалов и на площадках, где производится обслуживание техники (Морозова, Магомедова, 1995, 1996; Морозова и др., 1995, Магомедова, Морозова, 1997б).

Строительство промышленных объектов

Со строительством промкомплексов связан максимум механических нарушений почвенно-растительного покрова. Происходит также его трансформация в связи с изменением гидрологического режима. Присутствие людей создает рекреационные нагрузки (вытаптывание, сбор пищевых, лекарственных и декоративных растений). Еще одно локальное неспецифическое воздействие - поверхностное загрязнение почвенно-растительного покрова сточными водами, нефтепродуктами.

Атмосферные загрязнения выбросами строительной и транспортной техники, энергетических установок, сварочным оборудованием приводят к локальному загрязнению почвенно-растительного покрова тяжелыми металлами, азотом, серой.

Большую опасность представляют пожары, связанные с аварийными ситуациями и просто с присутствием людей. В Западной Сибири, например, размеры территорий, нарушенных пожарами, многократно превышают размеры площадей, пострадавших от механических нарушений (Магомедова, Морозова, 1997б).

Строительство железной дороги для обслуживания газовых месторождений полуострова Ямал привело к созданию цепочки карьеров на

Заполярном Урале, а также значительно повысило степень доступности этой территории и уровень рекреационной нагрузки.

Эксплуатация промкомплексов

Северный Урал пересекает система магистральных газопроводов. В высокогорьях на восточном склоне Урала расположена компрессорная станция «Полярная». Специфическим воздействием комплекса по транспортировке газа является действие продуктов сгорания газа на компрессорных станциях, выбрасывающих в атмосферу пыль, окислы азота, двуокись серы, окись углерода и метан (Magomedova, 1993; Magomedova et al., 1993, 1997; Магомедова, Морозова, 1997б). К неспецифическим воздействиям относятся механическое разрушение и нарушение почвенно-растительного покрова при обслуживании трассы; пожары. У жилых комплексов, компрессорных станций, крановых узлов, вертолетных площадок сконцентрировано поверхностное загрязнение почвенно-растительного покрова сточными водами, нефтепродуктами (Магомедова, Морозова, 1994, 1997б, 2001а; Морозова, Магомедова, 1995; Морозова и др, 1995 и др.).

Многолетняя эксплуатация Неройского месторождения кварца привела к созданию в высокогорьях Приполярного Урала двух постоянных и трех временных жилых комплексов, связанных дорогами, а также нескольких шахтных выходов и отвалов. Создается проект разработки месторождения карьерным способом, что многократно увеличит размеры и глубину нарушений, степень атмосферного загрязнения.

Железная дорога, пересекающая Урал в зоне лесотундры, высокогорные ландшафты не затрагивает, но делает их доступными.

1.10.3. Рекреационные нагрузки

Рекреационные нагрузки связаны с туризмом, присутствием людей, принимающих участие в строительстве и обслуживании промышленных объектов, а также с появлением людей из ближайших населенных пунктов в

связи с увеличением доступности высокогорий. Основной вид воздействия на лишайники – вытаптывание. Иногда лишайники заготавливают как лекарственное и пищевое сырье, а также как декоративный материал.

1.10.4. Промышленное освоение и состояние пастбищных ресурсов

Разрушение, повреждение и загрязнение растительности обуславливает необходимость выведения из пастбищеоборота территории промышленных зон полностью. Загрязнение может иметь следствием для растительности прямой токсический эффект, накопление загрязнителя, эвтрофикацию. Для оленеводства это означает потерю кормов, ухудшение их качества, опасность движения поллютантов по пищевым цепям. Вывод из пастбищеоборота занимаемых промобъектами территорий, нарушение миграционных путей приводит к перераспределению пастбищ. На севере Урала и Западной Сибири, где оленеёмкость пастбищ превышена, а резервные пастбища отсутствуют, ущерб наносится дважды - изъятием территории с соответствующей оленеёмкостью и увеличением нагрузки на другие участки. В связи с этим последствия перераспределения выпаса сказываются в региональном масштабе (Магомедова, Морозова, 1997б, 2001а; Юрпалов и др., 2001б; Klein, Magomedova, in press).

1.10.5. Восстановление растительности на нарушенных территориях

После прекращения воздействий начинается формирование растительных сообществ, обычно с преобладанием травянистых растений. Восстановление растительности крайне замедлено в связи с неблагоприятными условиями (подвижный, трофически бедный субстрат, недостаточное и нерегулярное увлажнение, жесткий температурный режим) (Bolshakov et al., 1990, 1996; Магомедова, Морозова, 1994, 1997а, 1997б, 2001б; Morozova, Magomedova, 1994; Морозова, Магомедова, 1995, 1996; Магомедова и др., 2002). Восстановление растительности на нарушенных территориях тесно связано с восстановлением абиотических систем (Walker, Walker, 1991; Арчегова, 1998). Скорость процессов восстановления

определяется характером и степенью нарушенности: в случае выпаса - это годы, в случае техногенного механического нарушения - многие десятилетия.

Таким образом, наиболее масштабным видом воздействия на растительность высокогорий является выпас оленей. Техногенные и рекреационные нагрузки в высокогорьях Урала пока носят локальный характер. Несмотря на то, что ресурсный потенциал высокогорий высок, ранимость растительности и ландшафтов ограничивает возможности его использования.

Заключение

Разнообразие ландшафтов Уральских высокогорий связано со 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 ценологического изучения лишайников и их роли в структуре растительного покрова мы уделяли особое внимание, поскольку в отношении лишайников синэкологические методы применяются редко и не всегда последовательно.

Приоритет в лишайноценологических исследованиях принадлежит отечественным лишайноводам. Первые работы по геоботаническому изучению лишайников появились в России. Это были исследования А.А. Еленкина (1901б, 1904) и В.П. Савича (1909, 1913, 1914), которые, описывая сообщества лишайников, называют их «формациями». П.Н. Никольский (1928) использовал при изучении лишайниковых формаций определение константности и вычисление коэффициента общности. На основе современной фитоценологической методики исследовал эпилитные лишайниковые сообщества А.Н. Окснер (1927, 1961, 1962). Он закладывал пробные площадки, определял покрытие, выделял доминанты.

Начало фитоценологическому изучению лишайников на западе было положено работами Г. Дю Рие (Du Rietz, 1921, 1932) Э. Фрея (Frey, 1933, 1937; Frey, Ochsner, 1926), А. Хилитцера (Hilitzer, 1925). К середине 20 века сформировались методические основы фитоценологического изучения лишайников (Felfoldy, 1941, 1942; Duvigneaud, 1942; Du Rietz, 1945, 1965; Almborn, 1948, 1955; Hosokawa et al., 1953; Klement, 1955, 1959; Barkman, 1958; Трасс, 1966а и др.).

Традиционно большая часть ценологических исследований касается эпифитных лишайников. Исследования сообществ и синузид лишайников в высокогорьях и на Севере не столь многочисленны (Мартин, 1967б, 1968б, 1970б, 1970в, 1970г, 1987; Андреев, 1979; Магомедова, 1979, 1980а, 1980б, 1984, 1985б, 1991, 1994а, 1996, 2002а, 2002б, 2002в; Магомедова и др., 1986а,

1993; Седельникова, Седельников, 1979; Седельникова, 1981; 1985; Котлов, 1993; Пристяжнюк, 1994, 2001а, 2001б и др.).

Основой при разработке методики нашего исследования послужили работы Дж. Баркмана (Barkman, 1958), А.Н. Окснера (1961, 1962, 1971, 1974), Х.Х. Трасса (1964, 1965, 1966а, 1966б, 1981а, 1981б), Ю.Л. Мартина (1964, 1967а, 1967б, 1968а, 1968в, 1968д, 1968ж, 1969а, 1970а, 1970в, 1971а, 1971б, 1972, 1973, 1982а, 1985а, 1985б и др.), Н.С. Голубковой (1974, 1983а, 1984, Голубкова, Бязров, 1989 и др.).

Объектами нашего изучения являлись:

- сообщества лишайников во всем их разнообразии – инициальные группировки лишайников на поверхности каменных глыб и скоплениях мелкозема, сообщества лишайников с выраженной структурой и взаимоотношениями между особями, лишайниковый компонент почвенного покрова в пределах фитоценозов, а также его фрагменты - лишайносинузии.
- фитоценозы с участием лишайников, где последние выступают в качестве компонента мохово-лишайникового яруса, зачастую являясь доминантом яруса или сообщества в целом.

Термин «сообщество» (сообщество лишайников) в данном случае не является синонимом термина «фитоценоз» (сообщество растений) и обозначает группу лишайников, объединенную общностью местообитания, комплекса экологических условий и фитоценотического статуса. Фитоценотический статус сообществ лишайников может быть разным и обсуждается в главе 5.

Термин «сообщество лишайников» широко используется в современной лишайнологии. В сборнике тезисов IV Симпозиума IAL (Международной ассоциации лишайников) «Прогресс и проблемы лишайнологии на рубеже тысячелетий» (Барселона, 2000) этот термин (lichen community) многократно употребляется разными авторами в отношении эпифитных (Fos et al., 2000; Martin, Martin, 2000а, 2000б), эпилитных (Noske

et al., 2000; Pintado et al., 2000) и эпигейных (Cooper, Wookey, 2000) лишайников. Сообщества лишайников рассматриваются как компонент растительных сообществ (Cooper, Wookey, 2000). Используется также термин «лишайниковая растительность» - «lichen vegetation» (Winkler, Kappen, 2000). Сочетания мхов и лишайников описывают как криптогамные сообщества (op. cit.).

В отечественной традиции - использование термина «синузия». Синузиологический подход возобладавал, в значительной степени под влиянием эстонской лихенологической школы (Трасс, 1964, 1965, 1966а, 1981а, 1981б; Мартин, 1967б, 1968д, 1970б). Классик эстонской геоботаники и отец эстонской синузиологии Т. Липпмаа понимал под синузиями элементарные структурные группировки растений внутри фитоценозов, обособленные пространственно и состоящие обыкновенно из растений одной или близких элементарных жизненных форм (Трасс, 1966).

Понимание синузии разными авторами очень сильно различается. Под лихеносинузией понимается и вся совокупность лишайников, встречающихся в сообществе, и лишайники, растущие на одном субстрате в сообществе (Рябкова, 1965а, 1965б), и совокупность лишайников одного яруса на однородном субстрате в пределах сообщества (Седельникова, 1985), и совокупность конкретных пространственно обособленных сходных по видовому составу и жизненным формам лишайниковых группировок в пределах сообщества (Бредкина, Голубкова, 1977; Антонова, 1980, 1981а, 1981б; Бязров, 1971а, 1971б, 1974, 1975, 1986; Голубкова, Бязров, 1989).

При этом все декларируют понимание ее как синузии 2-го порядка Х. Гамса (Gams, 1918 по: Корчагин, 1976) – совокупности растений одной или близких жизненных форм. В таком случае, объем синузии зависит от понимания объема жизненной формы. Если лишайники относить к одной жизненной форме, то вся совокупность лишайников в сообществе и будет называться синузией. Если использовать современную классификацию жизненных форм лишайников, то следует выделять синузии ареолированных,

умбиликатных, рассеченнолопастных и проч. лишайников. Никто этого не делает. Объединяя близкие формы, выделяют синузии в соответствии с морфологическим типом лишайников – синузии кустистых, накипных и листоватых лишайников (Седельникова, 1981 и др.). Некоторые авторы объединяют виды разных морфологических типов в одну синузию (Мартин, 1969б; Nimis, 1981). В ряде работ принадлежность к морфологическим типам или жизненным формам реализуется на уровне федерации (Андреев, 1979) или униона (Трасс, 1981а).

Часто принципы выделения лихеносинузий понять бывает чрезвычайно сложно. Скажем, М.П. Андреев (1979), описывая лихеносинузии на Анюйском нагорье, провозглашает понимание синузий, вслед за В.Н. Сукачевым (1950), как структурной части фитоценоза, характеризующейся определенным видовым составом и определенным экологическим характером видов, пространственной обособленностью и особой фитоценотической средой. При внесении в это определение тезиса о том, что виды, входящие в это образование относятся к одной или близким жизненным формам мы получаем совокупность лишайников в пределах микрогруппировки. Эти единицы горизонтальной структуры лишайников и описывает М.П. Андреев. Лишайниковые группировки выше границы леса М.П. Андреев рассматривает как самостоятельные сообщества, но считает возможным классифицировать их как синузии, объединяя в унионы (по характерным видам), социететы (по доминантным видам) и федерации (по морфологическим типам лишайников). При этом автор отмечает, что достаточно разделять лишайниковые синузии по условиям местообитания на эпифитные, напочвенные и т.д., не придавая этим группам статуса классификационных единиц.

С.А. Пристяжнюк (2001а, 2001б) согласен рассматривать группировки лишайников в тундрах Ямала как сообщества, но в растительном покрове выделяет глазомерно различающиеся лишайниковые группировки, описывает их как синузии, объединяя в унионы, социететы, федерации,

формионы в рамках лишайникового типа моносинузиальной растительности. Панформионы выделяются им по типу субстрата (например, панформион напочвенных лишайниковых синузий). Экологически однородные объединения лишайников рассматриваются в ранге федераций. С.В. Пристяжнюк допускает переход синузии из одного сообщества в другое. Ценологическую и экологическую некорректность такого подхода демонстрирует следующее. Мезофильно-психрофильные лишайники занимают понижения микрорельефа в кустарничково-лишайниково-моховых и мохово-лишайниковых тундрах, равномерно распространены в напочвенном покрове ивняков и концентрируются на повышениях микро- и нанорельефа в травяно-моховых тундрах. То есть в первом случае ведут себя как наиболее влаголюбивые в составе фитоценоза, а в третьем – как наиболее ксерофитные. Этого нельзя не учитывать.

Рассматривая синузию в качестве внутриценотической категории, некоторые лишайнологи отказываются от классификации синузий (Голубкова, Бязров, 1989; Седельникова, 1978, 1985). Иногда некоторые сообщества лишайников рассматривают в качестве фитоценозов (Андреев, 1979; Магомедова, 1979; Седельникова, Седельников, 1979; Пристяжнюк, 2001а).

Одной из причин расхождения в трактовке лишайносинузий является то, что в фитоценологии существовало, по крайней мере, два подхода к выделению синузий: эколого-биологический и эколого-морфолого-фитоценотический (Корчагин, 1976). Соответственно, классификация лишайносинузий строится как эколого-биологическая вне связи с ценотическими структурами (Пристяжнюк, 2001) или как классификация фитоценотических структур, имеющих свою собственную структуру (Мартин, 1987). Нам кажется, что параллельное использование системы классификационных единиц в отношении лишайносинузий привело к тому, что лишайникам отказано в значимом ценотическом статусе даже там, где они его, безусловно, имеют.

Б.М. Миркин (Миркин, Наумова, 1998) отмечает, что в современной литературе синузидальный подход стал редким, даже бриологи и лишенологи при изучении лишайников и мхов в лесах («сообществ в сообществах») избегают синузидального подхода. По его мнению, в большинстве случаев достаточно использовать понятие «ярус», чтобы в понятии синузидии не было необходимости. Вряд ли с этим можно согласиться. Синузидии и ярусы устанавливаются в сообществах по разным принципам (Корчагин, 1976). Ярус является более широкой структурной единицей. В нем может быть выделено несколько синузидий. В мохово-лишайниковом ярусе необходимо различать, по крайней мере, синузидии мхов и лишайников. Кроме того, синузидиями может называться совокупность лишайников в пределах микрогруппировки (Андреев, 1979) или микроценоза (Бязров, 1971а, 1971б, 1975; Голубкова, Бязров, 1989).

Синузидия понимается нами как фитоценотически детерминированная совокупность лишайников, объединенных общностью экологических условий. В напочвенном покрове это – совокупность лишайников в пределах группировки как элемента горизонтального расчленения фитоценоза. Ниже, в главе 5, мы вернемся к обсуждению фитоценотического статуса лишайников и лишеносинузидий.

2.1. ПОЛЕВОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ

Полевое определение видов представляет собой серьезнейшую проблему. Современные подходы к выделению видов и методы хемотаксономии не предполагают возможности полевой идентификации многих видов и этим ограничивают изучение лишайников как природного объекта и компонента экосистем. В то же время, при проведении синэкологических исследований и последовательной реализации соответствующих методов невозможно исключение не поддающегося определению вида из анализа.

Для снижения числа ошибок в определении наши исследования, по возможности, проводились в районах, где ранее был выявлен видовой состав лишайников (Савич, Еленкин, 1950; Рябкова, 1965а, 1965б, 1998; Сторожева и др., 1971; Волкова, 1970; Куваев, 1970; Мартин, 1967б, 1970б). Перед проведением полевых работ по определителям (Окснер, 1968; Домбровская, 1970; Домбровская, Шляков, 1967; Определитель лишайников СССР, 1971, 1975, 1977, 1978; Определитель лишайников России, 1996, 1998; Purvis et al., 1992; Wirth, 1995 и др.) составлялись схемы различения (идентификации) видов в полевых условиях и изучался гербарный материал. При полевом определении видов использовали стандартные реактивы (*K*, *C*, *KC*, *J*, *P*, *N*, *HCl*). При невозможности отбора гербарного образца у накипных лишайников брались апотеции для микроскопического исследования. Все не определенные или вызывающие сомнения в корректности определения видовой принадлежности слоевища получали шифр. При невозможности идентификации вид вносился в список как неизвестный и учитывался при определении общего числа видов и видовой насыщенности.

В ряде случаев нами не могло быть учтено выделение новых видов. Например, вид *Cetraria muricata* был выделен из вида *C. aculeata*. В выполненных ранее описаниях произвести разделение невозможно.

Несмотря на то, что в значительной части описаний остаются не идентифицированные по разным причинам лишайники, описание большого числа площадок позволяет выявить более 90% известных для обследованных районов видов, а также отметить ряд видов впервые (Приложение 2).

Названия видов приводятся в соответствии с «Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic» (Andreev, Kotlov, Makarova, 1998). В таблицах и тексте мы приводим названия видов со следующими изменениями: *Cladina arbuscula* ssp. *mitis* приводится как *C. mitis*, *Cladonia gracilis* ssp. *elongata* - как *C. elongata*, *C. cervicornis* ssp. *verticillata* - как *C. verticillata*, *Lecidea lapicida* var. *pantherina* – как *Lecidea pantherina*.

При использовании литературных источников название видов приводится в современной трактовке.

2.2. ОПИСАНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ И СООБЩЕСТВ ЛИШАЙНИКОВ

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

2.2.1. Отбор участков для описания

Стремление получить объективные характеристики растительности исследуемых участков и применить статистический анализ для обработки полученных данных заставляет отказаться от субъективного отбора образцов, описания типичных участков, в том числе и при исследовании сообществ лишайников (Yarranton, 1967; Culberson, 1955a, 1955b; Hale, 1955; Мартин, 1967б, 1971б; Магомедова, 1980а и др.).

Отбор участков для описания осуществлялся нами случайным образом. На обследуемых горных массивах вдоль склонов закладывались высотные профили. На разной высоте вдоль профиля были проложены трансекты поперек склона. На трансектах закладывались начальные точки координатных осей. Пробные точки выбирались векторами. В качестве координат применялись пары случайных чисел (случайное расстояние по случайному направлению). Полученная пробная точка обозначала центр квадрата, в котором проводилось описание.

2.2.2. Схема выполнения описаний

Общие геоботанические описания выполнялись по общепринятой форме на *пробных площадях* размером 5х5 м в тундровых фитоценозах и 10х10 м в лесных сообществах (Программа и методика биогеоценологических исследований, 1974).

В тех случаях, когда тундровое сообщество занимало площадь меньшую, чем 5x5 м, для описания использовали **пробную площадку** размером 1x1 м. На россыпях на площадку 1x1 м попадало несколько эпилитных лишайниковых сообществ. Опытным путем было установлено, что для описания эпилитных сообществ следует использовать пробную площадку размером 25x25 см (см. подраздел 2.2.3).

В пределах пробных площадей (5x5 м) и пробных площадок (1x1 м) на **учетных площадках** размером 25x25 см описывали структуру лишайниковых сообществ. Для эпилитных сообществ пробные площадки являлись также и учетными.

2.2.3. Размеры учетной площадки

В литературе существует целый ряд предложений о размере пробных площадок при исследовании разных типов растительности. П. Грейг-Смит (1967) указывает, что при определении оптимальной величины площадок следует учитывать влияние краевого эффекта, требования минимизации дисперсии среднего, удобство произведения подсчетов.

Основой для выбора размеров учетных площадок в нашем исследовании был анализ изменения числа видов на площадках разного размера (Мартин, 1967б; Магомедова, 1980а). Для установления оптимального размера площадки для учета ценотических показателей в сообществах лишайников в горных тундрах мы сравнивали количество видов и покрытие на площадках разного размера в десятикратной повторности. Изменение числа видов лишайников в зависимости от размеров пробной площадки показано на рисунке 2.2.1.

Учитывая достаточную полноту выявления видового состава, удовлетворительную точность определения основных показателей (10-12%), характеризующих сообщество, удобство при пользовании, мы избрали размер учетной площадки 25x25 см для эпилитных и эпигейных сообществ.

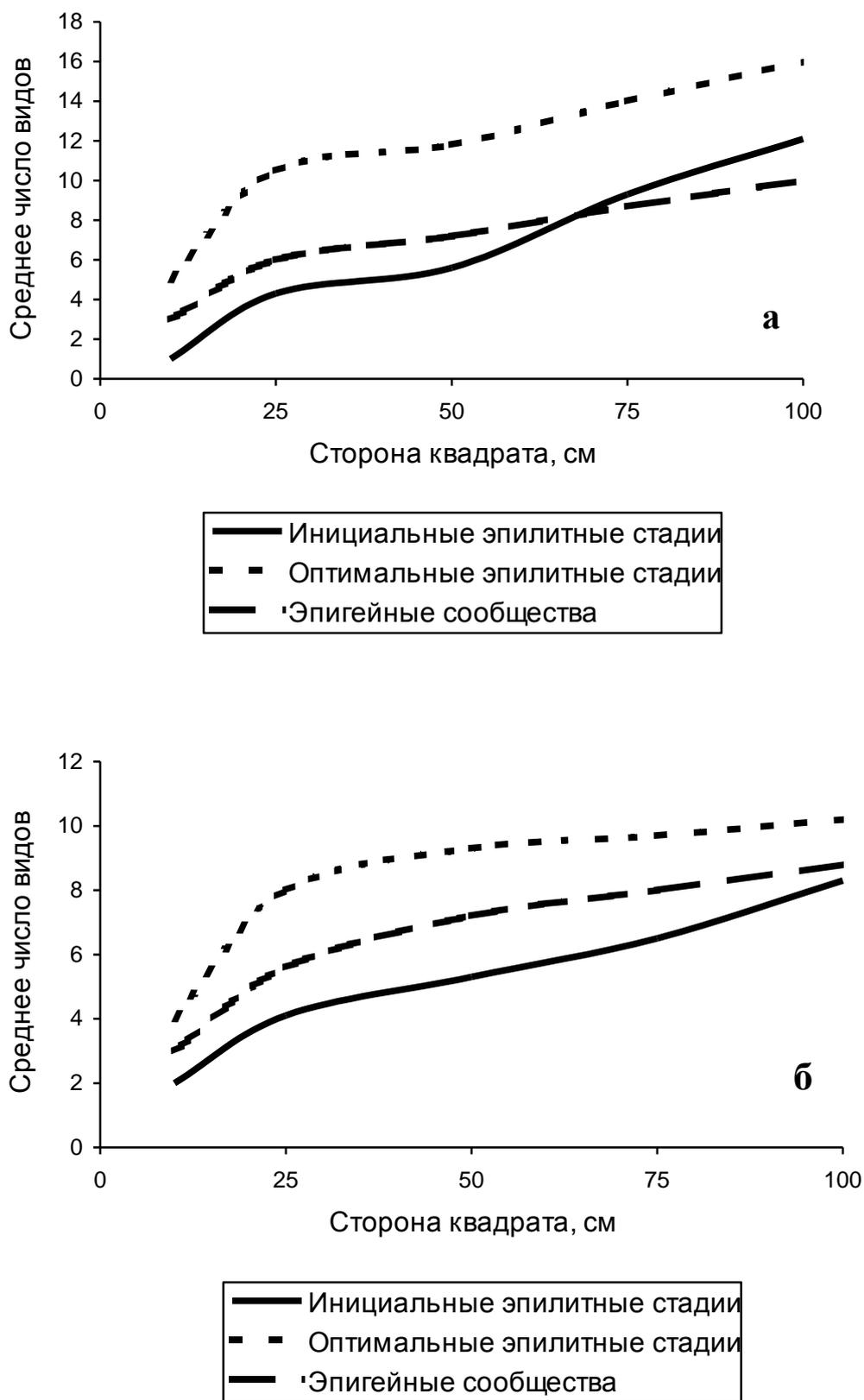


Рис. 2.2.1 Определение оптимального размера учетных площадок для изучения состава и сообществ лишайников на разных горных породах (а – пироксенитах, б – дунитах)

2.2.4. Характеристика местообитаний

При выполнении описаний подробно характеризовали местообитания. Отмечали географическое положение, абсолютную высоту, характер склона - его ориентацию и крутизну. Выделяли три категории склонов в зависимости от крутизны: пологие - 0 - 8°, средней крутизны - 8 - 16°, крутые - 16° и более (Военная топография, 1976). Подробно описывали субстрат. Для горной породы - степень ее выветрелости (табл. 2.2.1.), особенности залегания и размеры каменных глыб, их ориентацию и крутизну; для почвы - характер, мощность, каменистость. Учитывали окружающую растительность, выявляли следы антропогенных воздействий.

2.2.5. Ценогические показатели

На пробных площадях (5x5 или 10x10 м), а также на пробных площадках (1x1 м) в поле выявляли видовой состав, определяли количество видов и оценивали общее покрытие лишайников.

На учетных площадках определяли видовой состав лишайников, встречаемость, покрытие, количество слоевищ, их жизненное состояние, размер, конкурентную активность. Особое внимание было уделено оценке покрытия, которое наиболее точно демонстрирует пространственную структуру сообществ и роль видов в сообществе (Окснер, 1961, 1962; Мартин, 1967б; Магомедова, 1979, 1980а, 1980б, 1984, 1985б, 1986б, 1991, 1996б, 2002а и др.).

Видовое разнообразие

Видовое разнообразие оценивали двумя показателями:

а) видовой насыщенностью - средним числом видов на учетную площадку (25x25 см); б) видовым богатством - общим числом видов лишайников, зарегистрированных в данном сообществе или сообществах одной ассоциации, группы ассоциаций и проч.

Таблица 2.2.1

Оценка степени выветрелости породы

Тип субстрата	Глыбы				Щебень			
	1	2	3	4	5	6	7	8
Стадии выветривания	1	2	3	4	5	6	7	8
Характер поверхности	гладкая	шероховатая	гранулированная	ямчатая	гладкая	шероховатая	гранулированная	ямчатая
Кристаллы*	не выражены	не отделяются	с трудом отделяются	отделяются	-	-	-	-
Прочность**	не раскалывается	раскалывается с трудом	легко раскалывается		раскалывается		разламывается	
					с трудом	легко	руками	пальцами
Углы	острые		закругленные	круглые	острые		закругленные	
Трещины								
Характер стенок	гладкие	шероховатые	гранулированные		-	-	-	-
Характер краев	острые		закругленные	круглые	-	-	-	-
Заполнение	отсутствует	частичное	частичное или полное		-	-	-	-
Состав	-	мелкозем		мелкозем и лишайники	-	-	-	-

* для пироксенитов и гранитов, ** для дунитов и сланцев

Встречаемость

Встречаемость видов определялась на трех уровнях:

1. Как процент пробных площадей (5x5 м, 10x10 м) и пробных площадок (1x1 м), где вид регистрируется, от общего их числа. Характеризует встречаемость вида в разных типах горных тундр или лесных фитоценозов, в разных высотных поясах, широтных отрезках и проч. Демонстрируется как класс встречаемости (табл. 2.2.2.). Для эпилитных сообществ учет проводится на площадках 25x25 см.

Таблица 2.2.2

Классы встречаемости лишайников

Класс встречаемости	Характеристика классов встречаемости
P	Постоянный вид, встречаемость более 50%
N	Нередкий вид, встречаемость 26-50%
S	Спорадически встречающийся вид, встречаемость 10-25%
U	Редко встречающийся вид, встречаемость менее 10%
O	Единичные находки

2. Как процент учетных площадок, где вид регистрируется, от общего их числа. Выражается в процентах. Характеризует встречаемость видов в пределах фитоценоза.
3. Как число пересечений квадрат-сетки (в пределах учетной площадки 25x25 см), где вид регистрируется. Выражается в процентах. Используется для детальной характеристики структуры сообществ лишайников, группировок, синузий.

Обилие

Обилие оценивалось по шкале Друде (Ярошенко, 1969). Определение обилия рассматривали как дополнительный показатель для того, чтобы иметь возможность сравнить наши описания с выполненными ранее другими авторами, его использовавшими.

Покрытие

Общее проективное покрытие оценивалось на двух уровнях:

1. В пределах занятых лишайниками участков. Определяется на учетных и пробных площадках. Известно как плотность, густота (Андреев, 1935; Игошина, 1933, 1935 и др.).

Покрытие вида определяется в процентах как число ячеек квадратной сетки, занятых видом.

2. Как доля лишеносинузий в сложении растительного покрова. Определяется на пробных площадях.

На основе анализа описаний, выполненных в самых разнообразных сообществах – лесных, горно-тундровых, зональных тундровых, болотных (Магомедова, 1979, 1981, 1984, 1985б, 1991, 1994а, 1996б и др.) выделены классы покрытия и, на этой основе, ценотические группы видов (табл. 2.2.3.).

Таблица 2.2.3

Соотношение ценотических групп лишайников и покрытия

Ценотическая группа	Покрытие, % от общего
Доминанты	Больше 15
Содоминанты	10-15
Константные виды	не более 10, иногда 1-5
Сопутствующие виды	1-5, иногда до 10
Единично и редко встречающиеся виды	0

Размер слоевищ

Измерение диаметра листоватых и накипных лишайников выполняли штангенциркулем. Измеряли наименьший и наибольший диаметр слоевища, вычисляя затем средний (Магомедова, 1980а).

Размеры накипных лишайников определяли для четырех первых сукцессионных стадий, поскольку в дальнейшем из-за выкрашивания старых частей слоевищ, массового разрастания листоватых и кустистых форм, а также дезинтеграции субстрата достоверное определение размеров становится проблематичным.

Удобным объектом для измерения диаметра слоевищ среди листоватых лишайников являются умбиликатные лишайники. Слоевища рассеченнолопастных лишайников часто не образуют компактных розеток. Возможным оказалось измерение диаметров слоевищ *Arctoparmelia centrifuga*, а также *Physcia caesia* (на дунитах).

Определение размера (высоты) кустистых лишайников проводили по методике В.Н. Андреева (1954) - лишайники измеряли линейкой в предельно влажном состоянии.

Плотность «дернины»

Определяли как число «особей» - подециев, слоевищ - кустистых лишайников на учетную площадку (0.625 м²).

2.3. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНЕННОСТИ

Жизненность лишайников впервые начал учитывать Дж. Баркман (Barkman, 1958). Характеристика жизненного состояния в нашем исследовании позволяет дать предварительную, грубую оценку времени поселения лишайника и благоприятности условий для роста и развития в данном местообитании. Мы использовали следующую шкалу оценки этого признака (Трасс, 1968):

- f₁ - фертильное пышно развитое слоевище,
- f₂ - фертильное нормально (средне) развитое слоевище,
- f₃ - фертильное неразвитое слоевище,
- s₁ - стерильное пышно развитое слоевище,
- s₂ - стерильное нормально развитое слоевище,
- s₃ - стерильное неразвитое слоевище.

Данные использованы при дифференциации сообществ сукцессионных стадий.

2.4. КОНКУРЕНТНАЯ АКТИВНОСТЬ

Для изучения структуры фитоценозов большое значение имеет изучение взаимоотношений составляющих их растений (Уранов, 1965; Ниценко, 1971; Корчагин, 1976; Grime, 1979; Василевич, 1983; Работнов, 1987, 1992; Tilman, 1990; 1994; Миркин, Наумова, 1998). Взаимоотношения между компонентами лишайниковых группировок изучались лишь немногими исследователями (Degelius, 1940; Hale, 1952, 1955, 1965; Culberson, 1955a, 1955b; Окснер, 1961, 1962; Kershaw, 1964; Мартин, 1967b, 1968a, 1968д, 1969a, 1971b, 1972, 1987; Мартин, Волкова, 1965; Kohle, Winkler, 1973; Pentecost, 1980; Armstrong, 1982, 1986; Lawrey, 1981; Седельникова, 1985; John, 1989 и др.).

Взаимоотношения лишайников мы изучали на концептуальной основе, заложенной А.Н. Окснером (1961, 1962) по методике, предложенной Ю.Л. Мартином (1967b, 1968д, 1969a, 1971b).

Для каждого вида при описании на учетных площадках фиксировали взаимоотношения с другими видами с помощью шкалы взаимоотношений (Мартин 1967b).

Анализ взаимоотношений проводился с использованием коэффициента агрессивности (Ka):

$$Ka = 1 - 2 \sum_{i=1}^n x_{in} \left(\sum_{i=1}^n y_{in} \right)^{-1}$$

где x – количество агрессивных отношений, y – количество всех наблюдаемых отношений.

Ka имеет значение от -1 до $+1$. Виды, имеющие значение $-1 < Ka < -0.5$ мы, вслед за Ю.Л. Мартином, считаем сильными конкурентами, $0.5 < Ka < 0.5$ – средними, $+0.5 < Ka < +1$ – слабыми.

От анализа межвидовых сопряженностей, как метода оценки отношений между видами, мы отказались. Для нас всегда было очевидным ведущее значение факторов среды в определении состава сообществ в

суровых условиях высокогорий (Магомедова, 1979, 1980а, 1980б, 1982, 1984, 1986б). Н.В. Седельникова (1985) отмечает, что в группе эпилитных лишайников-пионеров сукцессии виды связаны между собой положительными связями. Нельзя не видеть, что общим для них является способность существовать на поверхности выветривающихся пород, никаких реальных связей собственно между лишайниками просто не существует.

Анализ межвидовых сопряженностей был весьма популярен, но сейчас многие исследователи от него отказались, поскольку результаты анализа неустойчивы, на корреляционные зависимости влияет структура выборки (Миркин, Наумова, 1998).

2.5. СПЕКТР ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Анализу состава жизненных форм в разных местообитаниях и его изменений в ходе сукцессий уделяли большое внимание, поскольку жизненные формы отражают адаптацию к типу местообитаний (Миркин, Наумова, 1998).

Изучение жизненных форм лишайников имеет достаточно длительную историю. Интерес к описанию жизненных форм проявляли многие лишайнологи (Omura, 1950; Klement, 1955; Barkman, 1958; Окснер, 1971, 1974; Голубкова, 1974, 1975, 1983а, 1983б; Голубкова, Бязров, 1989; During, 1992; Пристяжнюк, 1996а, 1996б и др.). Чрезвычайно интересны работы, рассматривающие эволюцию жизненных форм (Котлов, 1995).

Значение составления спектра жизненных форм при фитоценотическом изучении лишайников исследователи видят в применении его к изучению вертикальной структуры лишайносинузий (Мартин, 1967б), к оценке климатических условий местообитания (Renaut et al., 1968). Создание систем жизненных форм (Окснер, 1971, 1974; Голубкова, 1974, 1983а, 1983б; Голубкова, Бязров, 1989; Пристяжнюк, 1996а, 1996б и др.) стимулировало трансформацию понимания синузии (Голубкова, Бязров, 1989).

Общепринятой системы жизненных форм нет. Наиболее широко используемая система жизненных форм создана Н.С. Голубковой (1983а, 1983б). Используемая нами схема жизненных форм (табл. 2.5.1) также базируется на системе, предложенной Н.С. Голубковой. Схема адаптирована к задачам исследования.

Таблица 2.5.1

Схема жизненных форм

Морфологический тип	Класс	Группа
Накипные	Однообразнонакипные	Аталлические
		Лепрозные
		Зернисто-бородавчатые
		Плотнокорковые
		Ареолированные
	Чешуйчатые	Однообразно-чешуйчатые
		Ареолированно-чешуйчатые
	Диморфные	Диморфно-лопастные
Псевдо(карликово)-кустистые		
Листоватые	Умбиликатные	Полифильные
		Монофильные
	Лопастные	Широколопастные
		Рассеченнолопастные
		Вздутолопастные
Кустистые	Плагиоортотропные	Шиловидно-сцифовидные
	Ортотропные	Кустисто-разветвленные
		Кустисто-лопастные
		Нитевидные
		Вздутослоевидные

2.6. ОПРЕДЕЛЕНИЕ МАССЫ ЛИШАЙНИКОВ

Определение массы лишайников имеет большое значение для оценки их вклада в продукционные процессы в биосфере, роли лишайников в фитоценозах и роли отдельных видов в сложении сообществ лишайников.

Утилитарное значение этих данных также очень велико, поскольку многие лишайники являются кормом для северных оленей, а также

фармацевтическим и техническим сырьем (Андреев, 1935; Александрова и др., 1964; Селиванова-Городкова, 1965; 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.

Специальных исследований запасов массы лишайников ради анализа структуры и ценотической роли видов и лишайниковых сообществ в фитоценозах немного (Трасс, 1965; Мартин, 1968г, 1970г; Бязров, 1971; Седельникова, 1974, 1985; Рыкова, 1974, 1975, 1980; Кондратьева, 1976, 1977; Магомедова, 1978, 1979, 1980а, 1981, 1985а, 1985б, 1986а, 1991, 1996б; Магомедова и др., 1986а, 1991, 1997; Шмакова, Кудрявцева, 2002 и др.).

Изучалась динамика массы лишайников в ходе сукцессий на моренах ледников (Мартин, 1967б, 1970г), на обнажениях массивно-кристаллических пород в высокогорьях (Кондратьева, 1977; Магомедова, 1979, 1980а, 1991, 1996б), при зарастании берегов озера Севан (Абрамян, 1981, 1984), а также на горях (Магомедова, 1981, 1985б) и техногенно нарушенных территориях (Магомедова, Морозова, 1994, 1998б, Магомедова и др., 2002).

Значительная часть сведений о запасах массы лишайников содержится в работах, посвященных изучению тундр и оленьих пастбищ (Самбук, 1931; Андреев и др., 1935; Игошина, Флоровская, 1939; Александрова, 1958б, 1970; Андреев, 1966, 1970; Gaare, Scogland, 1975; Щелкунова, 1976а, 1976б; Полежаев, 1980, 1981, 1983, 1993; Магомедова и др., 1986а, 1991; Rassel et al., 1993; Магомедова, Морозова, 1997б; Nellesmann, 1997; Gaare, Tommervik, 2000 и др.). Оценка кормового запаса лишайников производится при проведении землеустроительных работ, хотя собственно определение массы лишайников производится на очень ограниченном числе образцов. В землеустройстве широко используется методика оценки запаса на основе определения покрытия и высоты лишайников, предложенная В.Н. Андреевым. Структура запасов массы лишайников при этом остается неизвестной.

2.6.1. Определение массы накипных лишайников

Определение массы накипных лишайников имеет большое значение для характеристики их роли в экосистемах, но трудность (а порой – невозможность) отделения их от субстрата обусловила немногочисленность сведений в литературе.

Ю.Л. Мартин (1968г) использовал метод механического отделения слоевищ, аналогичный методу укусов. Метод связан с большими затратами труда и времени, не дает точных результатов, не позволяет учесть роль видов в сложении массы.

Л.Г. Бязровым и И.Е. Старостиной (1977) предложен метод определения массы эпилитных лишайников на основе разработанного ранее метода определения массы эпифитных лишайников (Бязров, 1971а) путем определения массы через абсолютную поверхность талломов. При характеристике лишайниковых группировок на учетных площадках известной величины измеряется проективная поверхность каждого вида лишайников в абсолютных единицах. Определяется средняя масса слоевища на единицу поверхности. Существование прямолинейной зависимости массы таллома от размера поверхности, доказанной авторами на массовом материале позволяет определить массу лишайников умножением средней массы с единицы поверхности на величину проективной поверхности слоевища данного вида. Для определения массы на единицу поверхности авторы отделяли часть слоевища определенного размера от субстрата механически. Большая повторность (500) обеспечила маленькую статистическую ошибку определения.

При определении массы накипных лишайников мы также исходили из точного определения покрытия вида в сообществе и измерения массы лишайника на единицу поверхности слоевища. Мы считаем, что механическое отделение образцов от субстрата не обеспечивает получения точных данных. Нами была разработана оригинальная методика определения массы на единицу поверхности (Магомедова, 1978).

Отбирались куски породы со слоевищем лишайника одного вида. Измерялась величина слоевища (диаметр, площадь, при возможности – толщина), отмечалось расположение и плотность апотециев на единицу площади, определялся вес породы с лишайником. Слоевище отделяли от породы отжигом в муфельной печи или растворением в концентрированной серной кислоте. Отжиг проводили в течение трех часов при температуре 350°C. При растворении лишайников в серной кислоте, придерживались методики А. Флетчера (Fletcher, 1972). Чтобы учесть изменение веса за счет породы, ставили контрольные опыты – в каждой группе образцов обработке подвергались куски породы без лишайников. После обработки порода взвешивалась и по разнице с весом до отжига устанавливалась масса лишайника.

Оба метода отделения слоевищ от субстрата были использованы при определении массы лишайников, растущих на дунитах, и дали один и тот же результат. Пироксениты при отжиге растрескивались, давая ошибку за счет веса породы, поэтому масса лишайников, растущих на них, определялась растворением в серной кислоте.

Высчитывалась масса лишайника на 1 см² и 6.25 см² (1% покрытия при использовании учетных площадок для определения фитоценологических показателей размером 25x25 см). Точность определения массы 10-15% мы считали достаточной, т.к. в этих же пределах находится и статистическая ошибка определения покрытия вида (табл. 2.6.1).

Применение этой методики позволило установить структуру массы эпилитных лишайников, показать роль видов в ее сложении, проследить динамику массы лишайников в эпилитных сообществах в ходе сукцессий на достаточно большом материале, без чрезмерных затрат времени и труда, особенно в полевых условиях. Отсутствие достоверных различий в массе лишайников одного и того же вида на единицу поверхности на дунитах и пироксенитах позволило нам использовать эти данные для определения запаса массы лишайников на других горных породах.

Следует отметить, что эта методика является практическим применением теоретической разработки Л.Г. Раменского (1937, 1938, 1952) о связи проективного покрытия растений с их весом, а также распространением на накипные лишайники широко применяющейся методики В.Н. Андреева (1940) по определению надземной биомассы.

Таблица 2.6.1

Масса некоторых видов накипных лишайников

Виды	Фитомасса	
	мг/см	г/625 см ² (1% покрытия)
<i>Tremolecia atrata</i>	9±0.8	0.056
<i>Placynthium nigrum</i>	12±1.3	0.075
<i>Rhizocarpon geographicum</i>	13±1.0	0.081
<i>R. eupetraeum</i>	14±1.7	0.088
<i>Lecanora polytropa</i>	18±1.0	0.113
<i>L. cenisia</i>	19±2.5	0.119
<i>Candelariella vitellina</i>	20±2.2	0.125
<i>Porpidia flavicunda</i>	24±1.5	0.150
<i>Protoparmelia badia</i>	27±3.0	0.169
<i>Aspicilia caesiocinerea</i>	31±2.0	0.194
<i>Lecidea pantherina</i>	34±4.0	0.213
<i>Xanthoria elegans</i>	34±2.5	0.213
<i>Ochrolechia lactea</i>	43±3.5	0.269
<i>Ophioparma ventosa</i>	45±3.0	0.280

2.6.2. Определение массы кустистых и листоватых лишайников

Массу лишайников оценивали с учетом общих требований, необходимых для получения достоверных данных по биологической продуктивности (Василевич, 1969). Были проведены специальные исследования с целью определения оптимального размера и необходимого количества площадок для учета массы лишайников со статистической ошибкой не более 10-15% (Кондратьева, 1976), для чего в десятикратной повторности закладывали площадки размером 20x20, 25x25, 40x40, 50x50, 100x100 см. Определялась масса, рассчитывалась статистическая ошибка

определения. На площадках всех размеров статистическая ошибка определения сухого веса лишайников на единицу площади не превышала 10% (20x20 – 9.3%; 25x25 – 9.3, 50x50 – 9.1%; 100x100 – 8.9%). Было признано целесообразным, использовать площадки 25x25 см.

При отборе образцов использовали методы, аналогичные методу укусов – лишайниковый покров снимали или выбирали лишайники из моховой дернины на площадке 25x25 см. В камеральных условиях образцы разбирали по видам, очищали от мусора, высушивали и взвешивали в воздушно-сухом состоянии. Часть образцов высушивались до абсолютно сухого веса в сушильном шкафу, на основании чего был определен коэффициент для пересчета воздушно сухого веса в абсолютно сухой.

В каждом сообществе закладывалось по 10-15 пробных площадок (в зависимости от структуры сообщества) для получения данных об общем запасе массы лишайников и массе отдельных видов со статистической ошибкой 10-20%.

2.6.3. Пространственная оценка запасов массы лишайников

Эпилитные лишайники

Запас массы эпилитных лишайников определяли на учетных площадках (25x25 см), исходя из покрытия вида и массы на 1 см² и/или на 1% покрытия (стандартный запас). На основе этих данных определяли запас массы лишайников для сообщества в целом.

При необходимости определения массы лишайников в пределах россыпи, высотного пояса и проч. на пробных площадях размером 5x5 м определяли покрытую лишайниками площадь и соотношение сообществ. Исходя из среднего запаса массы сообществ и их соотношения по площади, определяли запас массы лишайников на оцениваемом участке.

Эпигейные лишайники

Установлено, что величина запаса массы кустистых лишайников зависит от видового состава, покрытия, высоты и плотности дернины

(Андреев, 1935, 1954, 1966; Кондратьева, 1976, 1977; Магомедова, 1980а, 1981, 1985б, 1985в; Магомедова и др., 1986а, 1991, 1997; Sveinbjornsson, 1987; Магомедова, Морозова, 1998б; Полежаев, 1980, 1981, 1983, 1993 и др.). Множественность факторов, определяющих запас массы лишайников, затрудняет его пространственную оценку.

Между запасом массы и покрытием выявлена прямо пропорциональная связь (Андреев, 1935, 1954, 1966; Магомедова, 1980а, 1981, 1985б, 1985в; Полежаев, 1981, 1983; Nellesmann, 1996). Связь покрытия, высоты и массы лишайников использована В.Н. Андреевым (1940) для разработки методики оценки запаса лишайниковых кормов. Методика предполагает «безукосное» определение массы по специальным таблицам на основе данных о покрытии и высоте лишайников, что также является развитием и реализацией идеи Л.Г. Раменского (1937, 1938, 1952) о связи проективного покрытия растений с их весом.

Зависимость запаса массы лишайников от видового состава лишайниковых тундр при общем проективном покрытии 95-100% демонстрирует таблица 2.6.2., зависимость запаса от высоты лишайников – таблица 2.6.3.; роль плотности дернины в формировании запаса массы лишайников – таблица 2.6.4.

Таблица 2.6.2

Зависимость массы кустистых лишайников от соотношения видов, относящихся к разным жизненным формам, в сообществах лишайниковых тундр (Северный Урал)

Тундра	Запас массы, г/625 см ²	Покрытие, %		
		<i>Cladina</i>	<i>Cetraria</i>	<i>Alectoria</i>
Кладиновая	62±7	79±8	9±1	6±1
Цетрариевая	46±4	33±3	63±5	4±1
Алекториевая	36±6	32±4	6±1	60±7

Таблица 2.6.3

Зависимость массы кустистых лишайников от их высоты

Высота, см	0.5	1	2	3	4	5	6	7
Запас, г/м ²	27-83	175	300	450	510-550	460-700	940	970

Наибольший запас при равном проективном покрытии лишайников в сообществах способны формировать кустисто-разветвленные лишайники рода *Cladina*, наименьший – нитевидные (*Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans* и проч.). Запас лишайников закономерно возрастает с увеличением высоты лишайников (высоты, мощности лишайниковой дернины). За счет разной плотности дернины при равном покрытии и высоте запас массы лишайников также значительно изменяется.

Таблица 2.6.4

Связь покрытия, плотности дернины и массы кустистых лишайников

Тундра	Покрытие, %	Плотность, слоевищ(подушечек)/625см ²	Масса, г/м ²
Лишайниковая	70	650	710
Лишайниковая	70	470	640
Арктоусовая	40	330	510
Дриадовая	40	230	160
Голубичная	25	670	200
Травяно-моховая	25	60	18

Полученные данные учитывали при сравнении запасов массы лишайников в зависимости от высоты над уровнем моря и географической широты, и изменении запасов под воздействием антропогенных факторов.

В территориальном аспекте запас зависит от площади и соотношения разных типов тундр. Для определения запаса использовали данные о структуре растительного покрова и запаса лишайников в сообществах, представленных на анализируемой территории.

2.7. ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ОРИЕНТАЦИИ И КРУТИЗНЫ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

От ориентации и крутизны зависят микроклиматические условия. Лихенологи обратили внимание на отсутствие *Rhizocarpon geographicum* на поверхностях скал, ориентированных на юг и тяготение к поверхностям, ориентированным на север, в Альпах (Birceland, 1973; Haerberly et al., 1979). В разных горных системах были проведены специальные исследования по влиянию ориентации и крутизны на распространение лишайников (Мартин, 1964, 1968e; Orwin, 1972; Armstrong, 1977; Pentecost, 1979; Магомедова, 1980a, 1980б, 1984).

Для оценки чувствительности лишайников к изменению ориентации и крутизны, связанными с этим изменениями гидротермического режима и для выделения экологических разностей при анализе сукцессионных изменений мы изучали зависимость видового состава и покрытия лишайников от ориентации и крутизны поверхности, на которой формируется лишайниковая группировка, а также ориентации и крутизны склона (Магомедова, 1980a, 1980б; 1984, 1991).

Изучали эпилитные сообщества лишайников на останцах и россыпях, каменистые и лишайниковые тундры на горе Косьвинский Камень (Северный Урал).

Образцы отбирали методом случайной выборки. Описания выполнялись по принятой схеме.

Для элиминации всех других факторов, способных повлиять на изменение состава и структуры сообществ, зависимость от ориентации склонов изучали на одной горной породе в привершинной части. Зависимость состава и структуры сообществ лишайников от ориентации поверхностей глыб изучали на восточном склоне Косьвинского Камня на одном высотном уровне (в центральной части пояса горных тундр – на высоте 1300 м над уровнем моря). Зависимость числа видов и покрытия от крутизны поверхности глыб изучали на одной горной породе, на одной

высоте, на восточном склоне, на поверхностях восточной ориентации. Для анализа использовано 116 описаний с поверхностями горизонтальных и имеющих уклон 15°, 30°, 45°, 60°, 75°, 90°, 105°, 120°.

Зависимость состава и структуры сообществ лишайников от ориентации и крутизны анализируется в главе 3. Здесь лишь отметим, что результаты проведенного исследования широко использовались при сборе материала - на всех горных массивах, на всех высотах материал для сравнения собирался на восточных склонах, на поверхностях восточной ориентации с уклоном 30-60°.

2.8. ВЫЯВЛЕНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ВЫСОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ

Высотное распределение лишайников было предметом исследования многих лихенологов. Большая часть этих исследований посвящена сравнению видового разнообразия лишайников в разных высотных поясах. В каждом высотном поясе определяется число видов, соотношение видов, относящихся к разным экологическим группам, географическим элементам, морфологическим типам, анализируется число видов на разных типах субстрата (Рассади́на, 1940; Макаревич, 1958; Рябкова, 1965б; Голубкова, 1975, 1983а; Кравчук, 1982; Седельникова, 1985; Иванов, 1990; Макрый, 1990; Байбулатова, 1991; Гёз, 1993; Урбанавичене, 1997; Слонов, 1999; Порядина, 2000 и др.). В некоторых работах рассматривается высотное распространение видов (Hansen, 1978; Копачевская, 1963; Мартин, 1964, 1968е; Куваев, 1980б). Иногда распространению видов дается количественная оценка – учитывается изменение встречаемости (Куваев, 1959, 1961, 1962, 1970, 1972, 1978, 1979, 1980а, 1980б; Куваев и др., 1974а, 1974б; Домбровская, 1970) или покрытия (Egea, Llimona, 1987). В ряде работ вскрываются важные закономерности высотного распространения лишайников без количественной оценки (Еленкин, 1904; Рассади́на, 1940; Макаревич, 1958; Рябкова, 1965б; Голубкова, 1975, 1983а). В итоге о

высотном распространении видов известно несравненно больше, чем о распространении образуемых ими сообществ (See, Bliss, 1980).

На Урале высотное распределение лишайников изучала К.А. Рябкова (1965а, 1965б). Она описала распределение лишайников по высотным поясам на горном массиве Денежкин Камень (Северный Урал), а также наметила основные закономерности изменения лишайникового покрова с высотой – смену представителей семейства *Cladoniaceae* на *Cetraria*, *Alectoria*, *Cornicularia*; уменьшение разнообразия эпигейных лишайников, уменьшение роли листоватых эпилитов и увеличение роли накипных, прежде всего - из рода *Lecidea*. В.Б. Куваев (1980б), характеризуя закономерности высотного распространения растений на Приполярном Урале, приводит сведения о высотной приуроченности (на основе определения встречаемости) 113 видов лишайников и сравнивает их встречаемость в южной и северной части Приполярного Урала.

Наши исследования высотного распределения лишайников всегда проводились на геоботанической основе (Магомедова, 1980а, 1980б, 1984, 1985а, 1986б, 1991, 1995, 1996б, 2002а, 2002б, 2002в).

Изучение закономерностей высотного распределения лишайников представляет интерес с нескольких точек зрения: дает возможность оценить чувствительность лишайников к изменению высоты над уровнем моря как фактору среды, позволяет получить информацию об особенностях распространения видов, может помочь в уточнении границ высотных поясов. Особое значение имеет изучение возможности использования лишайников для индикации гидротермических параметров среды, а также создание методической и информационной основы для мониторинга глобальных климатических изменений.

2.8.1. Описание высотного профиля

Разработка методики и первоначальный сбор материала проводились в горных тундрах горы Косьвинский Камень (Северный Урал), где ранее была

исследована лишенофлора (Волкова, 1970), изучена динамика лишайникового покрова (Магомедова, 1979; 1980а), проводились комплексные исследования закономерностей высотного распределения биоты (Салмина, Минеева, 1986; Бердюгин, 1999).

Основой для анализа закономерностей высотного распределения лишайников явились описания сообществ лишайников на трансектах, проложенных на разной (фиксированной приборными методами) высоте перпендикулярно склону и постоянному высотному профилю.

Пробные точки отбирали методом случайной выборки вдоль трансект. В каждой пробной точке описание проводили по принятой схеме. Учитывали только виды, зарегистрированные на учетных площадках.

Проанализировано распределение 135 видов лишайников. На учетных площадках вдоль высотного профиля не зарегистрированы 8 видов из известных на этой породе (менее 10%): один из встречающихся спорадически (*Protoparmelia badia*), пять из редко встречающихся и два из единично встречающихся. Мы считаем, что повторность площадок была достаточной, поскольку степень выявления видового разнообразия достаточно высока.

Определяли принадлежность лишайниковых сообществ к сукцессионным стадиям, а также анализировали соотношение сообществ разных сукцессионных стадий (Магомедова, 1980а, 1986б).

Для вычленения влияния абсолютной высоты и возможной элиминации влияния других факторов среды в основу анализа положены данные о распространении лишайников на восточном склоне, на поверхности глыб восточной ориентации с крутизной от 15° до 60° (Магомедова, 1984).

2.8.2. Оценка высотной приуроченности видов лишайников

При изучении высотной приуроченности цветковых растений, мхов и лишайников в высокогорьях Хибин, Урала и Путорана В.Б. Куваев (1980а, 1980б и др.) на основании данных о встречаемости видов на разных

высотных ступенях выделил следующие высотно-ценотические группы видов:

I, II - лесные виды;

III - лесные виды, заходящие в тундры;

IV - виды, тяготеющие к верхнему пределу древесной растительности;

V - убикисты - не зависящие от высоты;

VI - горнотундровые, заходящие в леса;

VII - горнотундровые;

VIII - каменисто-пустынные, заходящие в леса;

IX - каменисто-пустынные.

В основу характеристики высотной приуроченности лишайников нами положено выявление эколого-ценотического оптимума, определявшегося как высотная ступень с наибольшей встречаемостью и покрытием данного вида с учетом представительства на данной высотной ступени группировок, относящихся к стадии, где вид активно участвует в сукцессионном процессе (Магомедова, 1996б). Это позволяет объективизировать оценку распространения видов с низкими встречаемостью и конкурентной активностью. В соответствии с положением эколого-ценотического оптимума выделено четыре высотные группы видов:

Виды, экологический оптимум которых находится ниже верхней границы леса (В.Б. Куваев - высотно-ценотические группы I-IV);

Виды с экологическим оптимумом в нижней части горно-тундрового пояса (В.Б. Куваев - высотно-ценотическая группа VI);

Виды с относительно равномерным распределением в пределах горно-тундрового пояса и экологическим оптимумом в центральной его части (В.Б. Куваев - высотно-ценотические группы V, VII);

Виды, тяготеющие к верхней части пояса горных тундр и холодным гольцовым пустыням (В.Б. Куваев - высотно-ценотические группы VIII, IX).

Соответствие высотных групп, выделенных нами, и высотно-ценотических групп, выделенных В.Б. Куваевым, весьма условно, поскольку

высотно-ценотические группы «перекрывают» друг друга. Нам удалось избежать этого. Мы анализируем высотное распределение лишайников в двух самых распространенных типах местообитаний - на поверхности каменных глыб в россыпях и в тундровых фитоценозах. Мы не анализируем высотное распределение лишайников, растущих на живой и мертвой древесине в связи с их минимальной ценотической ролью выше границы леса. У В.Б. Куваева в анализ включены и эпифиты, и эпилиты, и эпигейные лишайники.

В соответствии с тем, как были выделены высотные группы видов, для анализа изменений в распространении видов и характеристики изменений сообществ лишайников выделены четыре высотных ступени:

- 1 - подгольцовые редколесья,
- 2 - нижняя часть пояса горных тундр,
- 3 - центральная часть пояса горных тундр,
- 4 - верхняя, переходная к поясу холодных гольцовых пустынь, часть пояса горных тундр и пояс холодных гольцовых пустынь.

2.8.3. Экологическая оценка изменений в распределении видов

В качестве индикаторов изменения гидротермического режима с высотой и широтой использован анализ изменения соотношения видов, относящихся к разным географическим элементам и экологическим группам.

Географические элементы

Географическая характеристика вида работает на экологическую оценку (Миркин, Наумова, 1998). Ограничения для такой оценки создает разнородность экотопов в любом географическом районе. Строгий отбор для анализа одного типа экотопов позволяет нам избежать этого ограничения.

Для анализа использованы следующие показатели: число аркто-альпийских и бореальных видов, их доля от числа видов, а также отношение числа аркто-альпийских видов к числу прочих.

Анализ соотношения лишайников, относящихся к разным географическим группам в высотных поясах Карпат, выполненный М.Ф. Макаревич (1958), показал тяготение аркто-альпийских видов к альпийскому поясу, примерно равное соотношение аркто-альпийских и бореальных видов в субальпийском поясе, преобладание бореальных видов в верхней части горно-лесного пояса и неморальных в нижней его части. Мы решили использовать этот подход для экологической оценки местообитаний.

Экологические группы

Для анализа использованы следующие показатели: число криофитов, психрофитов, мезофитов и ксеромезофитов, их доля от числа видов, а также общее число видов мезофитов и психрофитов и их общая доля от числа видов.

Отнесение вида к той или иной экологической группе осуществляли на основе литературных данных (Седельникова, 1990; Пристяжнюк, 1996б; Херманссон и др., 1998; Пыстина, 2000 и др.) и характера его распространения в высокогорьях Урала.

2.8.4. Анализ изменений в сообществах лишайников

Изменения состава и структуры сообществ лишайников с высотой выявлены на основе анализа описаний, выполненных вдоль высотных профилей. Анализировали изменение видового разнообразия, покрытия, массы лишайников, ценотической роли видов (доминирования).

2.8.5. Анализ изменений в лишайниковом покрове

Показано изменение соотношения сообществ эпилитных лишайников на пробных площадях размером 5x5 м, заложенных на россыпях на разной высоте.

Соотношение разных типов тундр выявлено на высотных профилях.

Далее в тексте высокогорья рассматриваются как часть горных систем выше границы леса. Сюда входят пояс горных тундр и холодные гольцовые пустыни (Горчаковский, 1975).

2.8.6. Оценка зональных особенностей высотного распределения лишайников

Высотные профили были описаны на восточных склонах четырнадцати горных массивов, гор, хребтов на Полярном, Приполярном, Северном Урале (табл. 2.8.1.).

Таблица 2.8.1

Широтное положение и высота изученных горных массивов

Широта, ° ' с.ш.	Горный массив	Высота над ур. моря, м
Полярный Урал		
67°40'	Анучина	932
67°40'	Няро-Пэ	826
67°40'	Пус-Ёрка	751
67°20'	Яркеу	708.5
67°20'	Ханмейхой	1313.9
67°20'	Харбейхой	1090
67°10'	Большой Пайпудынский хребет	907
Приполярный Урал		
64°30'	Неройка	1646
64°30'	Додо	1076.7
Северный Урал		
62°40'	Гумпкопай	1182
62°35'	Холат-Сяхл	1096
62°30'	Чистоп	1292
62°20'	Ойка-Чахль	1322.4
59°30'	Косьвинский Камень	1519
Южный Урал		
54°29'	Нургуш	1406
54°30'	Иремель	1582

На каждом проведены исследования охарактеризованные выше. Описания проводили по принятой схеме. Анализ описаний был направлен на

выявление изменения распределения видов, состава и структуры сообществ и структуры лишайникового покрова с высотой на разных широтах.

Далее в тексте при рассмотрении распределения видов по субстратам, динамики сообществ лишайников и проч. указывается широтный отрезок, для которого справедливы сделанные заключения. При отсутствии упоминания – широтные различия не зафиксированы. Еще раз упомянем, что к арктическим высокогорьям отнесены горные массивы, расположенные в зоне тундр (Заполярный Урал).

2.9. ИЗУЧЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА

Методические основы исследования динамики лишайникового покрова заложены при выполнении работы, защищенной в качестве кандидатской диссертации (Магомедова, 1980а). Закономерности формирования лишайникового покрова исследовали на обнажениях ультраосновных пород в горных тундрах Северного Урала. Сукцессионные процессы анализировались в эколого-динамических рядах на основе определения степени выветрелости породы и относительных датировок с помощью метода лихеноценометрии (Магомедова, 1979).

В настоящей работе расширен спектр горных пород. Сравнили различия в составе и структуре сообществ сукцессионных стадий на горных породах не только разного состава, но и генезиса.

Проанализирована последовательность появления на поверхности выветривающихся горных пород лишайников, относящихся к разным жизненным формам, географическим элементам, экологическим группам.

Изменение степени определенности и постоянства видового состава на разных сукцессионных стадиях оценили по доле вновь внедряющихся видов, и соотношению видов, встречающихся в составе сообществ на разном количестве стадий.

Для выделения экологических разностей при анализе сукцессионных изменений изучали зависимость видового состава и покрытия лишайников от

ориентации и крутизны поверхности, на которой формируется лишайниковая группировка (Магомедова, 1984). Исследованы изменения сукцессионного процесса с высотой и проявления зональности (Магомедова, 1979, 1986б, 1995, 1996, 2002а, 2002б).

2.9.1. Изучение сукцессионных смен

К вопросам методики изучения сукцессионных изменений в растительном покрове обращались многие исследователи. Наиболее полно методические аспекты изучения сукцессий изложены в работе В.Д. Александровой (1964). Она различает две группы методов: прямые и косвенные.

К прямым методам относятся непосредственные наблюдения, эксперименты, изучение остатков, сопоставление со старыми описаниями. Наиболее обширную и точную информацию о сменах позволяет получить метод непосредственных наблюдений. Однако необходимость долговременных работ определила малую популярность этого метода в лишенологических исследованиях.

Из косвенных методов наиболее общим является метод установления сукцессионных (временных) связей на основе изучения пространственных (экологических и фитоценологических) рядов сообществ. Он позволяет создать общую картину смен, наметить основные этапы сукцессий, выявить основные серийные стадии, высказать предположение о ведущих факторах среды, определить их изменения для каждой стадии. Ряд, который устанавливается методом изучения пространственных рядов, не является конкретно сукцессионным, он позволяет лишь в результате наблюдений многих пространственных рядов получать схематизированное представление о серии (Александрова, 1964). Метод сравнительного изучения сообществ, составляющих пространственные экологические и фитоценологические ряды удобен тем, что позволяет в течение одного-двух сезонов собрать материал, характеризующий весь ход сукцессии.

Согласно В.Д. Александровой (1964), при использовании этого метода возможны следующие ошибки:

Во-первых, когда за сукцессионные ряды принимают экологические ряды сообществ, не связанные сукцессионными связями, обусловленные первичной разницей в экотопах. Для установления того, что экологический ряд повторяет ряд сукцессионный, надо доказать, что существует природный процесс, протекающий в определенном направлении, путем геологических, почвенных, гидрологических и других исследований.

Второй источник ошибок – помещение в один ряд сообществ, относящихся к разным субсериям.

Поскольку основным процессом, определяющим динамику растительного покрова в высокогорьях, является морозное выветривание (Горчаковский, 1975), возможность этих ошибок в значительной степени элиминируется оценкой степени выветрелости горных пород и определением связи состава и структуры сообществ лишайников со степенью выветрелости горной породы (Магомедова, 1979, 1980а).

2.9.2. Определение степени выветрелости горных пород

Оценку степени выветрелости пород и сформированности почвы для относительной датировки ледниковых отложений наряду с измерением размеров и покрытия лишайников использовал П. Биркланд (Birkeland, 1973). Он учитывал характер поверхности горной породы и характер углов. Выветрелыми считались куски породы с ясными кристаллами минералов, Три класса радиусов кривизны углов породы (0.5 см – угловатый, 0.5-2.5 см – закругленный, 2.5 см – округлый) использовали в качестве свидетельства продолжительности выветривания. Учитывалась толщина лессовых отложений.

В геологической литературе отсутствует единая достаточно разработанная система оценки степени выветрелости породы (Золотарев, 1971; Ярг, 1974; Ollier, 1984), тем более, в отношении того

микроскопического в геологическом масштабе слоя коры выветривания, который имеет значение для лишайников. При определении степени выветрелости пород для относительной датировки стадий в процессе исследования сукцессионных изменений в лишайниковых сообществах мы руководствовались работой В.В. Коломенского (1952).

Наиболее важными признаками считаются: 1 – цвет и оттенок породы; 2 – степень и характер раздробленности; 3 – механическая прочность породы, 4- минеральный состав. Оценивали первые три признака. Поскольку изменение минерального состава отражается на окраске породы, мы считали возможным ограничиться оценкой изменения окраски. Описывали общую окраску породы. Учитывали толщину измененного слоя, наличие потеков, пятен.

Процессы выветривания приводят к нарушению монолитности породы. Сетью трещин порода разбивается на блоки, обломки и куски разной формы и размера. При описании глыб учитывали их размер, форму, расположение, сглаженность углов и краев трещин. Процессы выветривания, ведущие к механическому раздроблению пород, проявляются в основном во вскрытии и расширении уже существующих трещин, в образовании новых – трещин выветривания. В связи с этим трещины описывались подробно. Учитывали расположение их, длину, глубину, ширину, густоту на единицу поверхности, характер заполнения, состав и свойства заполнителя. Измеряли эффективную глубину трещины – глубину наиболее открытой ее части. При описании трещин указывался характер их стенок (глянцевая, гладкая, шероховатая, наличие налетов). Наличие скрытых трещин проверялось постукиванием геологическим молотком.

Вначале степень выветрелости оценивали по таблице 2.2.1. Затем учитывали цвет поверхности, толщину измененного слоя, длину, глубину и ширину трещин, наличие скрытых трещин. Учет этих признаков позволил охарактеризовать состояние породы на каждой из стадий сукцессии и

отделить описания сообществ, формирующихся на породе уже выветрелой, но не подвергавшейся ранее заселению.

Для того, чтобы определить, какой из ценотических признаков является более точным индикатором состояния породы, мы воспользовались определением пористости и коэффициента выветрелости. Были отобраны куски дунита с покрывающими их лишайниками. Сообщества лишайников отличались по числу видов, видовому составу, характеру размещения видов и их покрытию, но примерно одинаковые по общему покрытию.

Пористость была определена в лаборатории Уральского геологического управления. Коэффициент выветрелости породы оценивается по следующей формуле:

$$\text{где: } K = \left| \frac{F - F_0}{F} \right|,$$

K - коэффициент выветрелости,

F - какой либо из параметров физических свойств (объемный вес, пористость, коэффициент пористости) исследуемой породы,

F_0 - соответствующий параметр материнской породы (Безруков, Дубровин, Янушевич, 1973).

Для относительной датировки эпигейных сообществ измерялась мощность мелкозема и мохово-лишайниковой дернины, определялась степень выветрелости щебня (края, поверхность, прочность, размер) и породы под толщей мелкозема. В зависимости от толщины слоя мелкозема выделяли еще четыре стадии: А – менее 2 см, В – 2-5 см, С – 6-10 см, Д – более 10 см.

2.9.3. Лихеноценометрия

Надежные результаты в выделении сукцессионных стадий можно получить при возможности определения возраста сообществ. Определение абсолютного возраста широко используется при исследовании эпифитной растительности, в том числе и лишайников (Platt, Amsler, 1955; Barkman,

1958; Kalgutcar, 1969; Бязров, 1971б; Harris, 1971a; Berner, 1973; Hurka et al., 1974 и др.).

Определение возраста скальных обнажений, оползней, селей, лавин, лавовых потоков, датировка движения ледников – задача очень трудная. В высокогорьях, где неприменима дендрохронология, где не образуется торф, где нет обнажений известного возраста, она еще более осложняется. В таких районах перспективно применять в качестве индикаторов возраста лишайники, которые именно здесь играют важную роль в растительном покрове.

Лихенометрия – биоиндикационный метод, позволяющий определять относительный и абсолютный возраст субстратов по размерам слоевищ лишайников, растущих на этих субстратах (Мартин, 1987). Метод, разработанный канадским ученым Р. Бешелем (Beschel, 1955; 1957; 1958a, 1958b; 1959, 1961, 1973; Beschel, Weidick, 1973), успешно применен многими исследователями для определения абсолютного возраста морен, оползней, лавин и проч. (Andreas, Webber, 1964; Ostrem, 1965; Yochimsen, 1966, 1973; Мартин, 1967а, 1967б, 1968в, 1969б, 1970а, 1970в, 1971а; Турманина, 1971; Benedict, 1967, 1968; Mottershead, White, 1972; Denton, Karlen, 1973; Calkin, Ellis, 1980; Gordon, Sharp, 1983; Серебряная, 1989; Beget, 1994; Calkin et al., 1998 и др.), для установления относительного возраста разнообразных участков на моренах, прибрежных участках (Palmer, Miller, 1961; Stork, 1963; Lindsay, 1973; Bull et al., 1996 и др.), а также для установления возраста сукцессионных стадий (Мартин, 1967а, 1967б, 1969б, 1970а, 1970в, 1971а, 1975).

При применении лихенометрии основной задачей является определение прироста лишайников. Для оценки прироста Р. Бешель (Beschel, 1957) предложил лишайниковый индекс – максимальный диаметр *Rhizocarpon geographicum* в возрасте 100 лет. Лишайниковый индекс зависит от условий произрастания, но на данной территории константен, поскольку климатические колебания сглаживаются медленностью роста лишайников.

При определении лишайникового индекса кроме непосредственного измерения прироста лишайников можно использовать косвенные методы. Если установлены размеры нескольких максимальных слоевищ вида-индикатора на поверхностях с известным возрастом, можно составить кривые роста и по ним определить возраст интересующих объектов. С помощью лихенометрии можно определять промежуток времени до 2000 лет (Beschel, 1957, 1961), хотя находят слоевища желтых *Rhizocarpon* в возрасте 7500-8000 лет с диаметром более 250 мм. При необходимости датирования объектов большего возраста необходимо установить наличие нескольких поколений лишайников, изучить конкурентные отношения и выявить сукцессионные ряды сообществ.

П. Вебер и Дж. Эндрюс (Webber, Andrews, 1973) выделяют три круга проблем, возникающих при применении лихенометрии:

Биологические проблемы – симбиотическая природа лишайников, морфологическая и экологическая пластичность, микроскопическая и химическая основа таксономии, темп роста и старения, конкурентность, выживание и выкрашивание взрослых (зрелых) лишайников.

Проблемы среды – нестабильность субстрата, различия в процессах выветривания, вариабельность химизма субстрата и условий микросреды, долговременные колебания климата.

Проблема отбора образцов – неверное определение вида, неудача в поисках слоевищ наибольшего размера, ошибка в измерении, неточное построение кривой роста, неточная стратиграфическая интерпретация.

Значительную проблему представляет собой гибель слоевищ под действием долго лежащего снега (Beschel, 1961; Benedict, 1990; Caseldine, Baker, 1998 и др.).

Кроме метода измерения (собственно лихенометрии) Ю.Л. Мартин (1967б, 1973) выделил метод анализа структуры группировок – лихеноценометрию и использовал этот метод при анализе сукцессий лишайниковых синузий на моренах ледников Полярного Урала, для

датировки солифлюкционных процессов в Таймырской тундре и при исследовании ландшафтов в оазисах Восточной Антарктиды.

Наряду с приростом, в качестве индикаторов используют сравнение покрытия (Benedict, 1968; Orwin, 1970; Birkeland, 1973; Miller, 1973; Магомедова, 1979, 1980а и др.), видового состава (Benedict, 1967; Birkeland, 1973; Miller, 1973; Магомедова, 1979, 1980а и др.), а также массовое измерение слоевищ лишайников (Benedict, 1967; Магомедова, 1979, 1980а и др.). Учитывается пространственное распределение лишайников (John, 1990), в том числе слоевищ разного размера (Innes, 1983; Caseldine, Baker, 1998).

Для определения относительного возраста нами использовалось определение и сравнение покрытия лишайниковых сообществ. Проводилось массовое измерение размеров слоевищ накипных, листоватых и кустистых лишайников. На каждой учетной площадке измерялось максимально возможное число слоевищ накипных и листоватых лишайников. Кустистых лишайников измерялось по возможности не менее 15 особей (подушечев, слоевищ) каждого вида на учетной площадке.

2.9.4. Зависимость состава и структуры сообществ лишайников от степени выветрелости горной породы и оценка индикационной роли фитоценологических показателей

Для оценки зависимости состава и структуры сообществ лишайников от свойств горной породы и индикационного значения видового состава, числа видов, характера их размещения, покрытия лишайников мы проанализировали изменение этих показателей на породе разной степени выветрелости (Магомедова, 1979, 1980а). Исходя из большого значения для лишайников пористости породы (Armstrong, 1974), мы рассмотрели изменение лишайниковых сообществ как в связи с изменением пористости (рис. 2.9.1), так и в связи с изменением коэффициента выветрелости (рис. 2.9.2).

Анализируя возможность использования характера лишайникового покрова для индикации степени выветрелости горной породы, прежде всего, следует отметить достаточную чувствительность лишайниковых сообществ к физическим свойствам субстрата. При относительно небольшом изменении пористости от 4 до 11, а коэффициента выветрелости от 22% до 58%, мы смогли пронаблюдать значительную перестройку сообществ лишайников (Магомедова, 1979, 1980а).

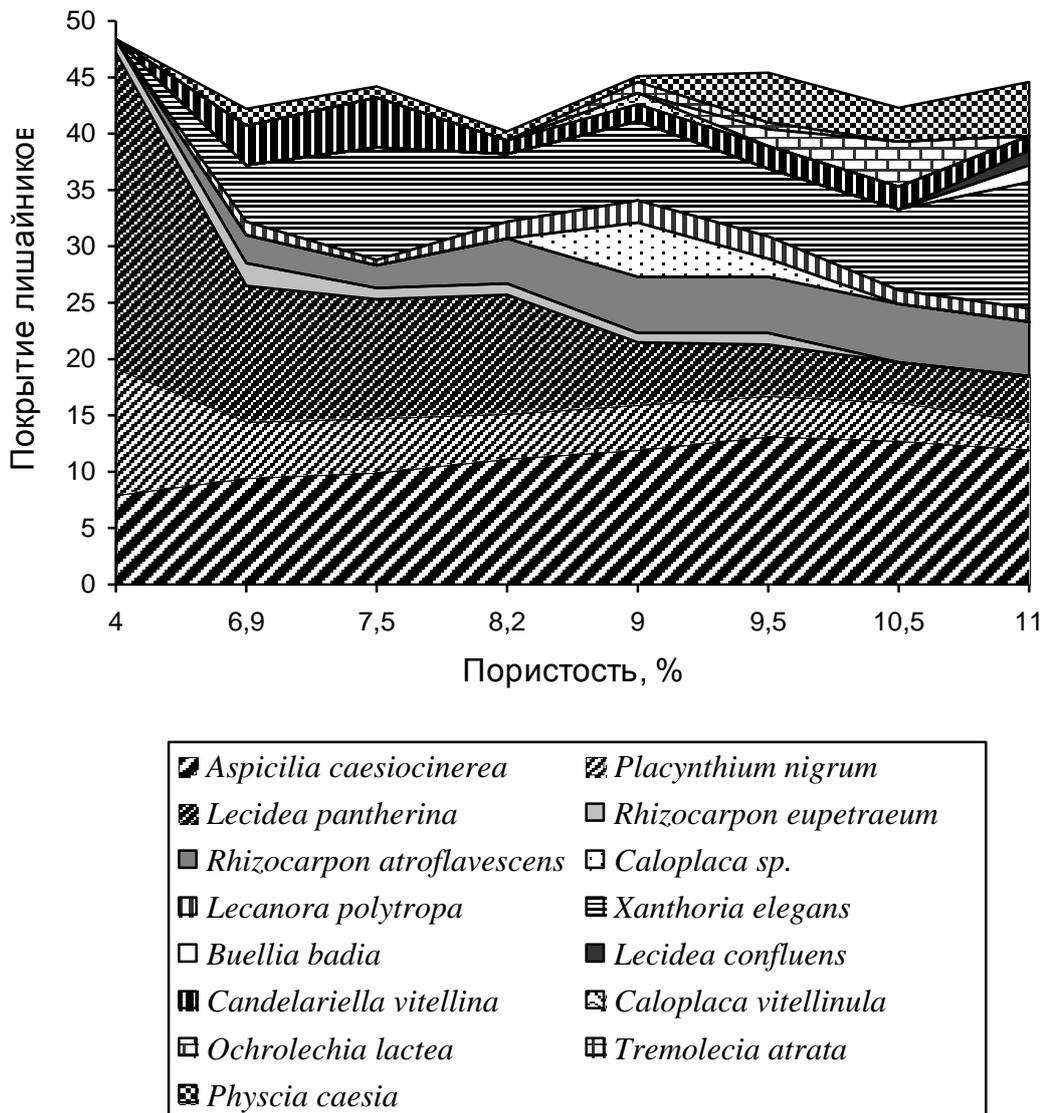


Рис. 2.9.1 Изменение покрытия лишайников в связи с изменением пористости дунита

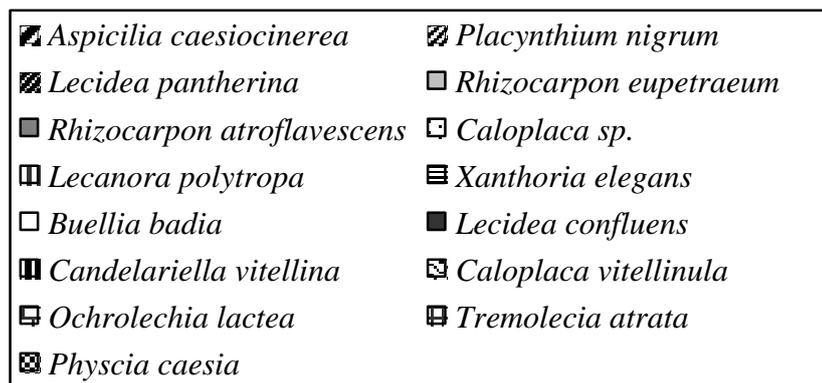
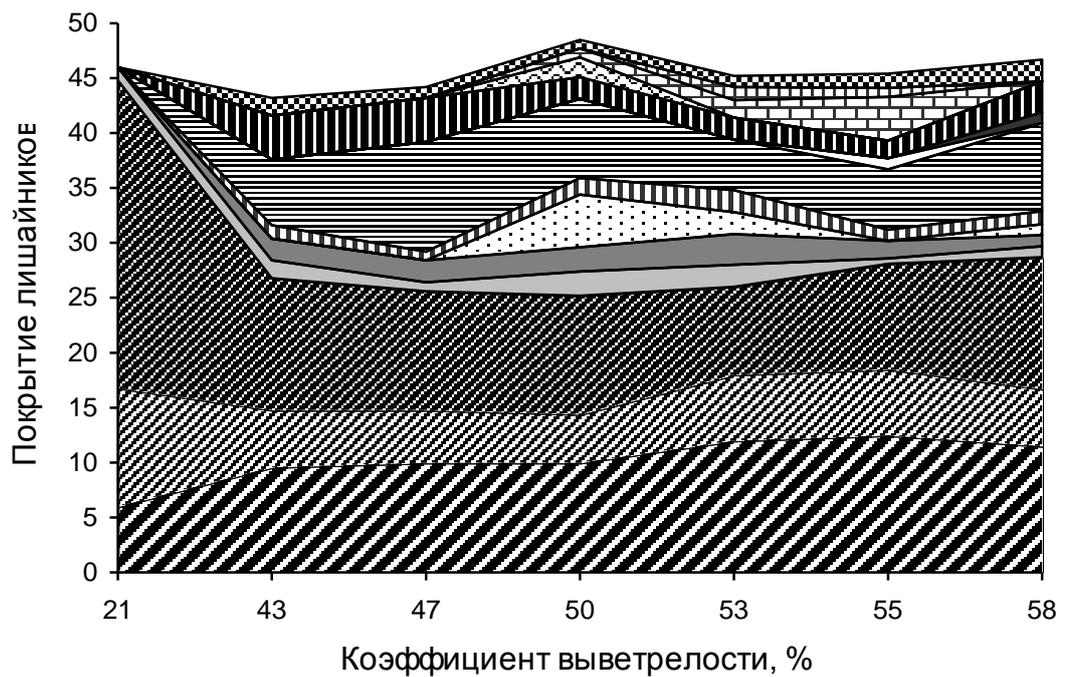


Рис. 2.9.2 Изменение покрытия лишайников в связи с изменением выветрелости дунита

Это может свидетельствовать о том, что выделение сукцессионных стадий в зависимости от степени выветрелости нерасчлененной до щебня породы в сообществах накипных лишайников имеет под собой объективную основу и различия в составе и строении сообществ вызваны не столько ценотическими факторами, сколько преобразованием субстрата.

Различия во флористическом составе служат одним из основных индикационных признаков. Индикатором является и число видов (Orwin, 1970), но основное внимание должно быть уделено набору видов.

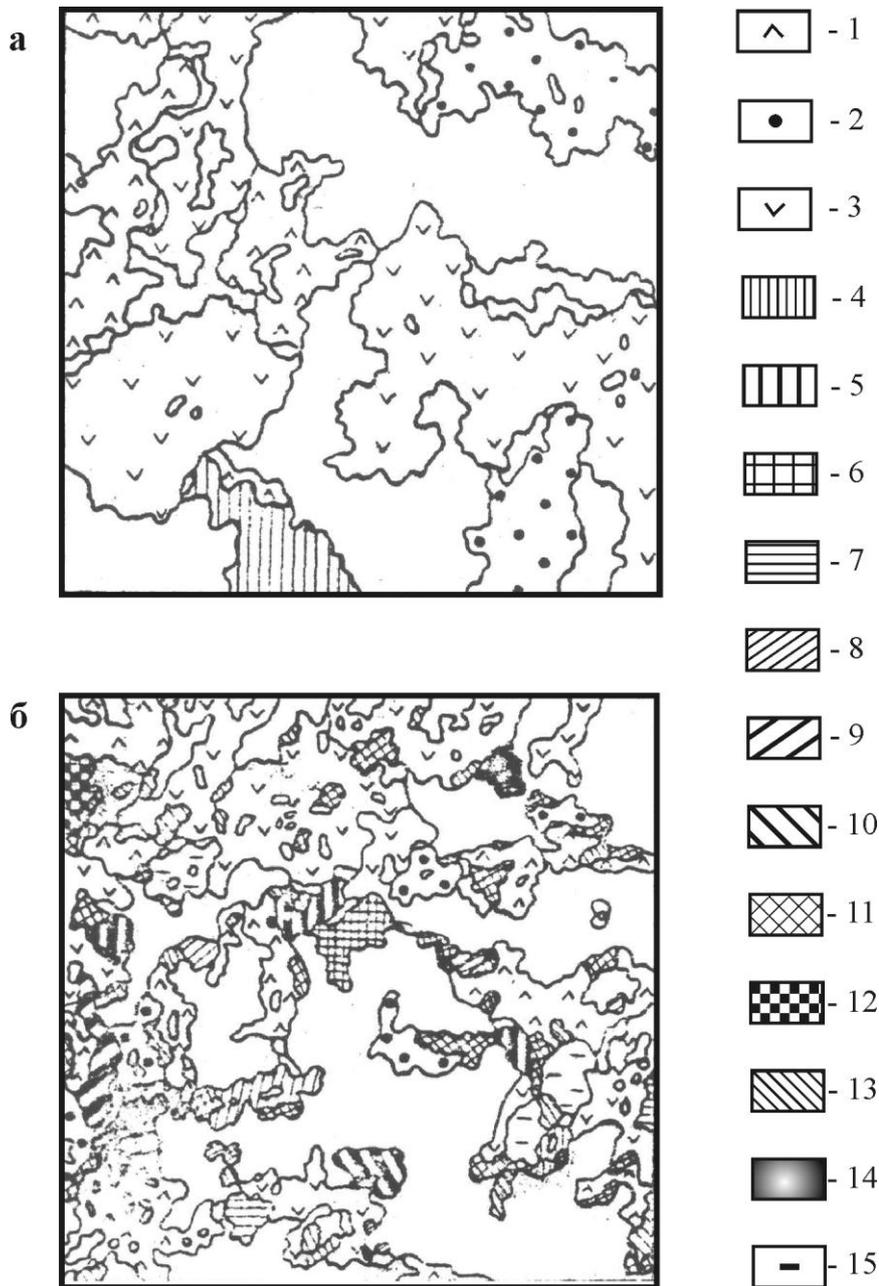


Рис. 2.9.3 Изменение строения лишайниковых сообществ в связи с изменением пористости породы от 4.0 (а) до 10.3 (б). Размер площадки 25×25 см.

1 - *Aspicilia caesiocinerea* 2 - *Placynthium nigrum* 3 - *Lecidea pantherina*
 4 - *Rhizocarpon eupetraeum* 5 - *Rhizocarpon atroflavescens* 6 - *Caloplaca* sp.
 7 - *Lecanora polytropa* 8 - *Xanthoria elegans* 8 - *Buellia badia*
 10 - *Lecidea confluens* 11 - *Candelariella vitellina* 12 - *Caloplaca vitellinula*
 13 - *Ochrolechia lactea* 14 - *Tremolecia atrata* 15 - *Physcia caesia*

Значительные изменения в характере размещения видов (рис. 2.9.3) осложняют интерпретацию данных об изменении размеров слоевищ. Признак

этот также в значительной степени зависит от конкурентоспособности вида. И хотя связь размера слоевищ с возрастом не вызывает сомнений, основывать датировку субстрата лишь на этом признаке вряд ли возможно.

Оказалось, что использование покрытия без учета видового состава и участия видов не может быть достаточно точным показателем сукцессионной продвинутости сообщества. При медленном разрастании пионерных видов группировка с их доминированием и достаточно высоким покрытием, вероятно, имеет значительный возраст, поскольку увеличение покрытия тесно взаимосвязано с увеличением возраста субстрата (Мартин, 1967а, 1967б, 1968а, 1969б, 1970а, 1971а, 1985а, 1985б, 1987; Orwin, 1970). Внедрение новых видов в эту группировку задерживается свойствами породы.

Полученные нами данные свидетельствуют о тесной связи состава и структуры сообществ литофильных лишайников со степенью выветрелости горной породы и позволяют использовать лишайники в качестве индикатора физико-химических свойств пород. С другой стороны, доказанная связь изменения сообществ лишайников со степенью выветрелости горной породы дает обоснование для выделения сукцессионных стадий на основе анализа состава и структуры сообществ лишайников.

2.9.5. Выделение сукцессионных стадий

В случае невозможности определения абсолютного возраста устанавливается относительная последовательность сукцессионных стадий путем тщательного и всестороннего изучения динамики ландшафта (Александрова, 1964). Экологические исследования при историческом подходе, по мнению Х.Х. Трасса (1966б), являются тем путем, который позволяет выделить определенные стадии в непрерывно меняющемся растительном покрове. Границы этих стадий определяются различиями в среде, изменением среды самими растениями, наличием переломных пунктов

в факторах внешней среды, исторически сложившимися группировками (Александрова, 1964).

Основным фактором, вызывающим сукцессионные смены растительности на обнажениях массивно-кристаллических пород в горных тундрах северного Урала является выветривание пород и трансформация рельефа (Горчаковский, 1966а, 1966б, 1975). Для выявления сукцессионных смен в горных тундрах Северного Урала мы использовали метод экологических рядов (Магомедова, 1979, 1980, 1982, 1996б).

Выделение и исследование этапов сукцессий сообществ литофильных лишайников отражает ход процессов выветривания и относится к стадийно-синхронной индикации ландшафтных процессов (Викторов, 1971). Наблюдая в пространстве участки одного эколого-генетического ряда, и сопоставляя их, конструируют ряд в целом, составляя картину процесса из отдельных фрагментов. Индикация процессов облегчается тем, что пространственно-экологические ряды растительности по отношению к какому-либо фактору среды в значительном числе случаев соответствуют сменам растительного покрова во времени (Воронов, 1976).

Для относительной датировки мы использовали лихеноценометрические данные и определение степени выветрелости породы. Первоначальное выделение стадий осуществлялось в поле. Обработка описаний выполнена вручную.

При группировании описаний проведена проверка правильности выделения стадий. Для этого мы воспользовались методом, предложенным В.И. Василевичем (1962, 1969). Определялось различие («расстояние») двух сравниваемых описаний, вычисленное по флористическому составу и проективному покрытию:

$$\text{где: } R = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2 + (z_1 - z_2)^2 + \dots},$$

x_1, y_1, z_1 – покрытие видов А, В, С ... в первом фитоценозе,

x_2, y_2, z_2 - покрытие этих же видов во втором фитоценозе.

Определенное по этой формуле «расстояние» рассматривается как количественная мера сходства лишайниковых сообществ.

2.10. ВЫЯВЛЕНИЕ РОЛИ ЛИШАЙНИКОВ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ

Интерес к сообществам низших растений появился у фитоценологов в 30-х годах 20 века. В это время были выдвинуты идеи, сформировавшие учение о синузиях. В лихенологии нашли широкий отклик методические подходы Уппсальской геоботанической школы относительно анализа структурных компонентов растительности и разработки систем классификации этих относительно самостоятельных единиц. Лихенологи, принявшие методологию школы Браун-Бланке классифицировали лишайниковые группировки как самостоятельные ассоциации (Klement, 1955; Barkman, 1958 и др.). Отмечая неправомерность такого подхода, Х.Х. Трасс (1966а), тем не менее, как важнейшую особенность лихеносинузий отмечает их относительную автономность. Это служит основанием того, что лишайниковые синузии изучаются вне анализа структуры растительных сообществ, частями которых они, тем не менее, признаются.

Лихеносинузии (группировки, сообщества) описывали многие лихенологи - в лесных фитоценозах (Горбач, 1955; Копачевська, 1961; Бязров, 1971а, 1971б, 1974, 1975, 1986 и др.), в горных районах (Бредкина, Голубкова, 1977; Водопьянова, 1973; Домбровская, 1963а, 1963б, 1970; Еленкин, 1904; Макаревич, 1958; Мартин, 1967, 1970а, 1970б; Савич, 1913; Магомедова, 1979, 1980а, 1985а, 1986б, 1991, 2002а, 2002б; Седельникова, Седельников, 1979; Седельникова, 1981, 1985; Волкова, 1984 и др.), на Севере (Андреев, 1979; Афонина и др., 1979, 1980; Макарова, Катенин, 1979; Пийн, 1979а, 1979б, 1982а; Пийн, Трасс, 1971; Магомедова, 1981, 1985б, 1996б, 2002б; Магомедова и др., 1993; Магомедова, Морозова, 1997б; Nimis, 1981; Oksanen, Ahti, 1982; Пристяжнюк, 1994, 2001а, 2001б и др.).

Изучение состава и структуры лихеносинузий, их изменения в ответ на изменения условий среды, в том числе антропогенные, остается чрезвычайно

важным этапом в развитии лихенологии. Тем не менее, наряду с продолжением углубленного изучения лихеносинузий (сообществ, группировок лишайников) необходимо вернуться к анализу места лишайников в структуре растительного покрова и оценке их биогеоценотической роли.

Роль лишайников в растительном покрове выявляли на двух уровнях:
роль лишайников в структуре фитоценозов,
роль сообществ с доминированием лишайников в структуре растительного покрова.

Фитоценоз рассматривается нами как условно отграниченный однородный контур растительности, часть фитоценотического континуума (Александрова, 1969, 1971; Миркин, Наумова, 1998).

Участки с разреженной растительностью некоторые исследователи описывают как группировки. Мы не различаем фитоценозы и группировки - в Арктике и в высокогорьях последние являются очень распространенным и вполне самостоятельным компонентом растительного покрова (Матвеева, 1998). Термин «группировка» мы относим к единицам горизонтального сложения (структуры) фитоценозов (Корчагин, 1976). Лишь для самых первых стадий формирования сообществ лишайников мы используем термин «инициальная группировка» - иногда такие группировки «сливаются», образуя одно сообщество на следующих стадиях.

Для оценки роли лишайников в структуре растительных сообществ и растительного покрова по восточному склону Урала от предгорных равнин до главного водораздела на Полярном, Приполярном и Северном Урале заложены экологические профили от подножий до вершин. Вдоль профилей характеризовали структуру растительного покрова, делали геоботанические описания и описания сообществ лишайников по охарактеризованной выше схеме.

Роль лишайников в растительных сообществах определена на основе анализа описаний. Сравнивали видовое богатство и видовую насыщенность,

покрытие, фитомассу и массу лишайников. В качестве ведущего показателя использовали покрытие, поскольку оно наиболее наглядно демонстрирует соотношение компонентов растительного сообщества.

Роль сообществ с доминированием лишайников оценена на основании анализа структуры растительного покрова. Вдоль высотных профилей выявляли разнообразие растительных сообществ и определяли соотношение сообществ по занимаемой ими площади. Выделяли сообщества, где:

- а) покрытие лишайников больше покрытия мхов и цветковых растений;
- б) покрытие лишайников меньше, чем покрытие сосудистых растений, но лишайники в мохово-лишайниковом ярусе доминируют;
- в) в мохово-лишайниковом ярусе покрытие лишайников меньше, чем покрытие мхов, но не меньше, чем 10%;
- г) доля лишайников в общем покрытии менее 10%.

Затем определялась доля сообществ всех вышеперечисленных групп вдоль профиля. К сообществам с доминированием лишайников относили сообщества двух первых групп.

2.11. ИЗУЧЕНИЕ РЕАКЦИИ ЛИШАЙНИКОВ НА АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

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

2.11.1. Выпас оленей

Сравнивали состав и структуру горно-тундровых, зональных тундровых и болотных фитоценозов, а также почвенного покрова в лесных сообществах вне выпаса и при разной пастбищной нагрузке. Горные тундры на Северном Урале сравнивали на горных массивах, где постоянно ведется выпас, где выпас ведется периодически или выпасается меньшее число оленей, где выпас отсутствует. На Приполярном и Полярном Урале пастбищные территории сравнивали с теми участками, которые для оленей недоступны.

Описания выполняли по принятой схеме. Брели образцы для определения массы лишайников. Оценивали высоту и плотность лишайниковой дернины, наличие и характер повреждений (Магомедова, 1985б, 1986а, 1988, 1991, 1998).

2.11.2. Треплинг

Влияние рекреационных нагрузок изучали в горных тундрах на отроге (“плече”) горы Косьвинский Камень. Трансекты закладывали параллельно тропам. Через 5, 10, 20, 40 см от края тропы, лишенной растительного покрова натягивали шнур. Линейные описания (1х100 см) выполняли в десятикратной повторности.

В сосняках лишайниковых вокруг жилого комплекса Лонг-Юганской газокompрессорной станции описания выполнялись по радиусам с разным удалением от источника нагрузки (Магомедова, Морозова, 1997б).

Описания выполняли по принятой схеме. Оценивали наличие и характер повреждений слоевищ лишайников, брали образцы для определения массы лишайников.

2.11.3. Техногенные механические нарушения

Оценка состояния растительного покрова, характера его нарушений выполнялась на основании аэровизуального и маршрутного обследования, подробного изучения растительности на профилях и ключевых участках, где фиксировали соотношение обнаженного субстрата и поверхности, покрытой растительностью, описывали сохранившиеся фрагменты растительного покрова и пионерные группировки растений на техногенном субстрате (Магомедова, Морозова, 1996, 1997б).

Для анализа закономерностей формирования/восстановления лишайникового покрова проведены исследования в нарушенных сообществах с доминированием лишайников, а также на техногенных субстратах (насыпях, отвалах).

Рассматривали три типа условий для восстановления растительности:

Коренная растительность не была полностью уничтожена, а лишь нарушена в той или иной степени (сведение древостоя, проезды транспорта, частичное снятие почвенно-растительного покрова и др.), захламлена.

Растительный покров был уничтожен полностью, почвенный слой сохранен частично.

Искусственно созданные местообитания - насыпи грунта, где условия формирования растительного покрова значительно отличаются от исходных режимом увлажнения, отсутствием питательного слоя почвы, активизацией ветровой и водной эрозии (Магомедова, Морозова, 1996, 1997б).

Описания сообществ выполняли по принятой схеме. Иногда описания начинали сразу с площадок 1x1 м, иногда с площадок 25x25 см - в зависимости от размера сохранившихся фрагментов растительного покрова. Фиксировали наличие и характер повреждений слоевищ.

2.12. РАЗРАБОТКА СХЕМЫ ЛИХЕНОМОНИТОРИНГА

Лихеномониторинг рассматривается как подсистема, элемент ботанического мониторинга (Магомедова, 1986, 1994б; Magomedova, 1990, 1994, 2000). В этом контексте и будет обсуждена концепция лихеномониторинга в главе 6.

Для обоснования системы фито- и лихеномониторинга разработаны иерархические шкалы природной и антропогенной динамики растительного покрова (см. в главе 6) в соответствии с пространственной дифференциацией экосистем (ландшафтов) (Магомедова, Морозова, 1997б).

На севере Урала и Западной Сибири формируется сеть опорных точек лихеномониторинга дифференцированных по зонам, высотным поясам, типам растительности, сезонным участкам выпаса оленей и прочее. Контроль на постоянных площадках сочетается с массовым, по всей территории трехступенчатым учетом состояния лишайников - оценкой участия в сложении растительного покрова, оценкой участия в сложении фитоценозов, тщательного анализа динамических процессов в лихеносинузиях

(Magomedova, 1990; Мартенс и др., 1996; Magomedova et al, 1996; Магомедова, Морозова, 1997б).

В результате мониторинговых наблюдений получены данные о формировании лишайникового покрова на горях, техногенных субстратах, об изменении лишайникового покрова на оленьих пастбищах (Магомедова, Морозова, 1994; Magomedova, 1994, 2000; Магомедова, 1996б; Magomedova, Morozova, 1999, 2000).

Особую часть работ представляет собой обслуживание постоянных площадок на массиве Косьвинский Камень, заложенных 1976-1979 годах. На площадках наблюдаются изменения в сообществах эпилитных лишайников. Эти наблюдения позволили описать микросукцессионные процессы и, на этой основе, показать механизм, поддерживающий долговременное существование сообществ эпилитных лишайников (см. в главе 4). Мы надеемся использовать этот материал также для индикации климатических изменений, поскольку медленный рост лишайников элиминирует значимые погодичные флюктуации, а реакция высокогорных лишайников на изменение гидротермического режима может быть ярко выраженной (Magomedova, 2001; Магомедова, 2002б, 2002в).

2.13. СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА

При обработке материала использовали пакет прикладных программ «Statistica 5.5» (Statsoft). Для оценки видового сходства использован кластерный анализ (с определением Эвклидовой дистанции), а также коэффициент Сьеренсена. Степень сходства сообществ оценивали с использованием коэффициента, предложенного В.И. Василевичем (1962, 1969). Для выявления зависимости распространения типов тундр от высоты над уровнем моря применили факторный анализ.

2.14. ОБЪЕМ ВЫПОЛНЕННЫХ РАБОТ

Материал для диссертационной работы собирался в 1975-2002 годах.

Обследованы горные массивы на Полярном, Приполярном, Северном и Южном Урале (рис. 1.1.1., табл. 2.8.1.). Для сравнения привлекался материал, собранный нами в 1979-2000 годах на территории Западно-Сибирской равнины, а также во время посещения Хибин, Алтая, гор северной Скандинавии.

Обобщены материалы, полученные в результате выполнения 960 общих геоботанических описаний, 3 693 описаний сообществ лишайников.

Для определения запаса массы лишайников разобрано 2370 проб. Стандартный запас массы накипных лишайников определен для 15 наиболее широко распространенных видов, для чего обработано 413 образцов.

Выполнено более 10 000 замеров слоевищ накипных, 3 000 листоватых и 47 000 кустистых лишайников.

Полевые материалы и гербарные образцы хранятся в Институте экологии растений и животных УрО РАН.

При обработке сборов были изучены некоторые коллекции в гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова, Таллинского ботанического сада, Тартусского государственного университета, Уральского государственного педагогического университета, Ботанического музея и Института споровых растений Копенгагенского университета.

Глава 3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ В ВЫСОКОГОРЬЯХ

Лишайники отличаются способностью поселяться в местообитаниях с экстремальными условиями, на бесплодных, подвергающихся эрозии субстратах. Они проявляют высокую устойчивость метаболизма при низких и высоких температурах, переносят резкие перепады температур (Lange, 1969, 1972; Lange, Karpen, 1972; Karpen, 1973, Lange et al., 1975; Lindsay, 1977; Valcuvia Passadore et al., 2000 и др.). Многие лишайники ассимилируют при температуре воздуха ниже 0°C (Gannutz, 1969; Lange, 1969; Ahmadjian, 1970; Karpen, Lange, 1970, 1972; Lange, Karpen, 1972; Вайнштейн, 1973; Karpen, 1973; Мартин, 1984б, 1987; Karpen et al., 1996). Лабораторные и полевые опыты с лишайниками показали их способность использовать в качестве источника влаги росу и водяные пары из воздуха и достигать благодаря этому положительного баланса веществ (Bliss, Hadly, 1964; Lange, 1953, 1969, 1972; Lange, Bertsch, 1965; Lange et al., 1968, 1970, 1975; Blum, 1973 и др.). В условиях неравномерного увлажнения лишайники в состоянии быстро восстанавливать свои жизненные функции и максимально использовать благоприятные периоды.

В результате исследования экологии отдельных видов лишайников (Еленкин, 1901б, 1904; Almborn, 1948; Lindhal, 1953; Alvin, 1960; Haynes et al., 1970; Adams, Risser, 1971; Hansen, 1971; Harris, 1971a, 1971b; Bird, Marsh, 1972, 1973a, 1973b; King, Lechmann, 1973; Armstrong, 1974; Lechowicz, Adams, 1974a, 1974b; Azuaga et al., 2000 и др.), влияния факторов среды на видо- и формообразование (Weber, 1962, 1967; и др.), на рост и ход физиологических процессов (Karenlampi, 1971; Kershaw, Rouse, 1971; Равинская, Вайнштейн, 1975; Lechowicz, 1981; Kershaw, 1985; Cooper et al., 2001), а также влияния экологических факторов на сообщества лишайников (Culberson, 1955a, 1955b; Barkman, 1958; Pearson, 1969; Pearson, Laurence, 1965; Hale, 1952, 1965; Kershaw, 1964; Мартин, 1968б, 1968е, 1970г, 1984б; Домбровская, 1970;

Orwin, 1972; King, Lehmann, 1973; Kershaw, Larson, 1974; Lechovicz, Adams, 1974a; Larson, Kershaw, 1975; Магомедова, 1980б, 1984, 1986б, 1991, 1996, 2002а, 2002б, 2002в; Canters et al., 1991; Hovenden, Seppelt, 1995; Gassman, Ott, 2000; Valcuvia Passadore et al., 2000 и др.) в качестве наиболее значимых факторов выделены обеспеченность влагой, температура, интенсивность освещения.

Первостепенное значение для лишайников имеет также характер субстрата (Еленкин, 1901б, 1921; Савич, 1909; Рассадина, 1930; Викторов, 1956, 1960; Моисеева, 1961; Домбровская, 1970; Hale, 1955, 1956, 1967; Culberson, 1955a, 1955b; Brodo, 1973; Garty, Galun, 1974; Matthes et al., 2000; de los Rios et al., 2002 и др.).

Лишайники считают пластичными организмами по отношению к факторам среды (Weber, 1962, 1967 и др.). Установлено, что изменение условий среды, особенно увлажнения, для них важнее, чем поддержание так называемых оптимальных условий. Поскольку лишайники являются симбиотическими организмами, состоящими из грибного и водорослевого компонента, а каждый индивидуум можно рассматривать как миниатюрную экосистему (Farrar, 1976 и др.), постоянство условий среды может привести к разрастанию мико- или фикобионта и гибели лишайника, что наблюдали в природе и в экспериментах (Smith, 1962; Ahmadjian, 1965; Pearson, 1969; Culberson, 1970 и др.).

Лишайники имеют ряд физиолого-биохимических, анатомических и морфологических особенностей, обеспечивающих их выживание в высоких широтах и в высокогорьях. К их числу относится темная пигментация, выраженная у многих арктических и альпийских лишайников и обеспечивающая, с одной стороны, повышение температуры слоевища, а с другой - защиту от ультрафиолетовых лучей (Dodge, 1965; Мартин, 1968а, 1987; Lindsay, 1977 и др.). Многие антарктические лишайники имеют утолщенный коровый слой, регулирующий водный режим (Мартин, 1987; Büdel, Scheidegger, 1996). Ареолированность слоевищ увеличивает их

поверхность для восприятия света и влаги, пространство внутри слоевища для газового обмена при той же площади. Крайним проявлением этой тенденции является образование кустистых форм у накипных лишайников в Антарктиде (Мартин, 1987). К числу такого рода приспособлений относят и эндолитизм (Dodge, 1965; Karpen et al., 1981; Мартин, 1982а, 1984б, 1987; Friedmann, 1982), а также способность к регенерации (Gassman, Ott, 2000).

Комплекс эволюционно выработанных адаптаций к выживанию в пессимальных и экстремальных условиях среды обеспечивает широкое распространение лишайников в высокогорьях, отличающихся невероятным многообразием местообитаний. На формирование растительного покрова в горах большое влияние оказывают рельеф (экспозиция и крутизна склонов); характер почвенного покрова (преобладание мелкоземистых или скелетных каменистых почв, теплоемкость грунта и водоудерживающая способность); ветер; деятельность человека (Быков, 1954; Станюкович, 1955; Щукина, 1960). Разная инсоляционная, циркуляционная или ветровая экспозиция приводит к различиям в положении границ высотных поясов растительности на разноориентированных склонах (Щукина, 1960).

Мы исследовали экологические закономерности распространения лишайников в высокогорьях, анализируя видовое разнообразие, состав и структуру сообществ лишайников в градиентах изменений условий среды (Магомедова, 1979, 1980а, 1980б, 1984, 1985а, 1986б, 1991, 2002а, 2002б). 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.

3.1. МЕСТООБИТАНИЯ

Наиболее распространенными и типичными местообитаниями для лишайников в высокогорьях являются останцы; каменные и щебнистые

россыпи и осыпи; скопления мелкозема; морены, горные тундры на горно-тундровых почвах разной мощности и каменистости.

Останцы – это выходы наиболее устойчивых к выветриванию горных пород. Останцы отличаются стабильностью, но поверхность их открыта воздействию ветра, дождя и снега. Характерны очень резкие суточные и дневные колебания температуры поверхности пород (более 20°). Переход температуры поверхности пород через 0° происходит восемь месяцев в году (Матвеев, 1966).

Лишайники поселяются на поверхности глыб и в трещинах. На поверхности глыб преобладают накипные лишайники, отличающиеся крупными размерами, видов немного. Наиболее типичны *Rhizocarpon geographicum*, *Lecanora polytropa*, *Lecidea pantherina*, *Aspicilia caesiocinerea*. Листоватые и кустистые лишайники сконцентрированы у трещин, представлены немногими видами - наиболее распространенные *Umbilicaria proboscidea* и *Sphaerophorus fragilis* (Магомедова, 1979, 1980а). В трещинах лишайники встречаются редко – там, где образуются скопления мелкозема при условии, что трещина не забивается снегом.

Сообщества лишайников отличаются низким видовым разнообразием, но значительным покрытием. Высокое покрытие и значительные размеры лишайников свидетельствуют о длительном существовании сообществ. Низкое видовое разнообразие свидетельствует о жесткости экологических режимов, ограничивающих развитие сообществ (Магомедова, 1980а).

Россыпи представляют собой скопления обломочного материала, возникшего за счет процессов выветривания и оставшегося лежать на месте (элювиальные россыпи) или образовавшегося за счет поступления материала сверху (делювиальные россыпи). Россыпи дифференцируются на россыпи лесного пояса и россыпи гольцов в связи с различиями в процессах формирования и залегания (Матвеев, 1966).

Россыпи лесного пояса лишены постоянного источника питания и поэтому быстро зарастают мхами и цветковыми растениями. В свежих

россыпях обломки пород небольшие, окатанные. Лишайниками они покрыты слабо из-за подвижности и малого возраста. Если поверхность породы выветрелая, то на ней появляются быстрорастущие листоватые эпилиты, прежде всего - *Parmelia omphalodes*, *P. saxatilis*. На мхах и на скоплениях мелкозема разрастаются кустистые лишайники – представители рода *Cladonia*, а затем и *Cladina*, но значимого участия в зарастании россыпи лишайники не играют.

Гольцовые россыпи являются наиболее широко распространенным типом субстрата, покрывая до 80% поверхности склонов выше границы леса. Россыпи покрывают подножия останцов и нагорные террасы.

Россыпи содержат глыбы разного размера (4x1x0.75 – 0.4x0.3x0.2), отличающиеся резкими гранями. Материал россыпи постоянно подвергается сортировке под действием температурных колебаний, действия воды, ветра и процессов выветривания. На склонах крутизной 10° и более формируются подвижные россыпи – каменные потоки, курумы. Для курумов характерно движение и сортировка каменного материала. Движение происходит под действием силы тяжести и вызывается температурным расширением и сжатием камней, движением, замерзанием и оттаиванием воды, ударным воздействием глыб. Для подвижных россыпей характерна окатанность многих обломков, обусловленная истиранием ребер и более быстрым их выветриванием (Матвеев, 1966).

На россыпях господствуют эпилитные лишайники. Поверхность глыб в разной степени покрыта ими. Цветковые растения единичны, литофильные мхи кое-где разрастаются вместе с лишайниками – чаще в трещинах и расщелинах, на скоплениях мелкозема, реже - на поверхности глыб.

Лишайниковый покров здесь максимально разнообразен. Особенности зарастания поверхности россыпей разных горных пород, поверхностей разной ориентации и крутизны рассмотрены ниже, а закономерности формирования сообществ лишайников на поверхности каменных глыб - в следующей главе.

Осыпи характеризуются подвижностью поверхностных каменных масс. В процессе стабилизации происходит сортировка материала осыпи. В верхней части концентрируются мелкие камни и мелкозем, в нижней – крупные каменные глыбы.

На стабилизированных осыпях в соответствии с сортировкой камней выделяются две зоны зарастания. В верхней части осыпи на поверхностях камней постепенно разрастаются накипные лишайники. Окатанные камни довольно быстро зарастают листоватыми (*Umbilicaria proboscidea*, *U. cylindrica*, *Arctoparmelia centrifuga*) лишайниками. На скоплениях мелкозема и/или мелких камней происходит формирование покровов из мхов и эпигейных лишайников. Оно описано как щербнистая субсерия формирования лишайниковых тундр в главе 4, которая реализуется на пироксенитах, габбро, гранитах и некоторых других горных породах. В нижней части осыпи на крупных глыбах формируются эпилитные сообщества - такие же, как на россыпях.

Некоторые местообитания на останцах, россыпях и осыпях очевидно отличаются по набору видов и характеру зарастания. К числу особых местообитаний могут быть отнесены следующие.

Верхушки камней, имеющих условия для поселения орнитокпрофильных лишайников, заселяются такими видами как *Candellariella vitellina*, *Xanthoria elegans*, *Lecanora badia*, *Physcia dubia*, *Umbilicaria arctica*, *Parmelia infumata* и др.

Вертикальные затененные поверхности каменных глыб предпочитают *Lecanora bicinkta*, *Rhizocarpon atroflavescens*, *Fuscidea kochiana*, *F. mollis*, *Leptogium saturninum*, *Chrysothrix chlorina*, *Dermatocarpon miniatum*, *Tephromela atra*, *Baeomyces rufus*, *Umbilicaria deusta*, *Phaeophyscia endococcina*, *Ph. hispidula*, *Platismatia glauca*, *Pseudephebe minuscula*, *Nephroma isidiosum*, *N. resupinatum*, *Vulpicida tilesii*, *Stereocaulon dactylophyllum*.

Поверхности, по которым сочится вода, также зарастают лишайниками, например *Umbilicaria vellea*, *Dibaeisbaeomyces*, *Pilophorus robustus*.

Места скопления снега у основания скал отмечены присутствием *Pertusaria oculata*, *Cladonia ectocyna*, *Solorina crocea*, *S. saccata*, *Baeomyces placophyllus*, а иногда - *Peltigera venosa*, *Solorina bispora*, *S. spongiosa*, *Peltigera venosa*, *Stereocaulon vesuvianum*.

Обращенные к склону поверхности, испытывающие, помимо затенения, воздействие движущихся сверху воды и снега, оказываются вполне подходящими для *Rhizocarpon geminatum*, *Fuscidea kochiana* и *Lecanora bicinkta*, *Tephromela aglaea*, *Baeomyces placophyllus*, *Pannaria hookeri*, *Physconia muscigena*, *Pseudephebe minuscula*, *Cladonia squamosa*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon botryosum*.

Скопления мелкозема как самостоятельный тип местообитаний в высокогорьях редки, поскольку мелкозем, образующийся в процессе выветривания, сносится вниз по профилю россыпей и по склонам. Тем не менее, среди россыпей и осыпей с разной степенью частоты встречаются скопления эпигейных лишайников на минеральном мелкоземистом субстрате (Магомедова, 1980, 1991). Минимальные скопления мелкозема, образующиеся в трещинах, между глыбами или на горизонтальной поверхности глыб, уже представляют собой субстрат для освоения лишайниками. Первыми здесь появляются *Racomitrium lanuginosum*, *Alectoria ochroleuca*, *Sphaerophorus fragilis*, *Stereocaulon alpinum*. Формирование сообществ лишайников на скоплениях мелкозема рассматривается в главе 4 как мелкоземная сукцессионная субсерия.

Горные тундры на горно-тундровых почвах. Группа местообитаний, обозначенная как «горные тундры», характеризуется сочетанием каменистого субстрата и мелкоземистого материала, каменистого субстрата и почв. Типичные местообитания таковы.

Обломочный материал (каменные глыбы или щебень) со скоплениями мелкозема. Часть поверхности глыб и щебня покрыта накипными и

листоватыми лишайниками. В местах скопления мелкозема развиты группировки литофильных мхов и кустистых лишайников, иногда с участием сосудистых растений.

Скопления мелкозема среди россыпей, перемежающиеся разрушенной до щебня породой или выветрелыми поверхностями каменных глыб, осваиваются лишайниками и мхами. Наиболее обильны кустистые лишайники. Роль мхов очень изменчива. Примесь цветковых растений невелика.

Тонкий сплошной слой мелкозема с включением обломочного материала, маломощная горно-тундровая почва. Налицо стабилизация субстрата и формирование почвенного покрова. Видовое разнообразие лишайников значительно возрастает, пятна лишайников чередуются с пятнами гипоарктических кустарничков и зеленых мхов, часто формируются многокомпонентные группировки.

Малоподвижный субстрат, горно-тундровая почва (с включением обломочного материала). Увеличение мощности почвы и улучшение условий увлажнения ведут к вытеснению кустарничков кустарниками - ивами и карликовой березкой. Увеличивается мощность мохового покрова. Вытесняются многие лишайники, меняется набор видов.

Вышеперечисленные типы местообитаний составляют динамический ряд. Процессы морозного выветривания приводят к разрушению каменных глыб, накоплению мелкоземистых частиц и формированию почвы. Этому ряду трансформации субстрата соответствует сукцессионный ряд растительных сообществ. С отдельными стадиями разрушения каменных глыб, выравнивания рельефа, накопления мелкозема и формирования почвы связаны шесть основных этапов сукцессионных смен - первичные лабильные сообщества на останцах и каменных россыпях, каменистые горные тундры, лишайниковые горные тундры, кустарничково-моховые горные тундры, кустарниково-моховые горные тундры, травяно-моховые горные тундры

(Горчаковский, 1975). Сообщества лишайников, характерные для всех перечисленных местообитаний описаны в следующих главах.

Морены образованы смесью мелкого каменного и мелкоземистого материала. Субстрат и режим увлажнения здесь относительно благоприятны для поселения лишайников. Заращение морен определяется фактором времени, что позволяет широко использовать лихенометрию для датировки (Andrews, Webber, 1964; Ostrem, 1965; Yochimsen, 1966, 1973; Мартин, 1967а, 1967б, 1968в, 1969б, 1970а, 1970в, 1971а; Турманина, 1971; Benedict, 1967, 1968; Mottershead, White, 1972; Denton, Karlen, 1973 и др.). Морены, как особый тип местообитаний, на Урале описаны Ю.Л. Мартином (1967б, 1968г, 1968д, 1969б, 1970а, 1970в, 1975, 1987).

Лишайники встречаются также на валунах в горных потоках, на стволиках кустарничков и кустарников, костном материале (Рябкова, 1965; Волкова, 1970; Куваев, 1970; Сторожева и др., 1971).

Заключение

Лишайники в высокогорьях осваивают широкий спектр местообитаний – от самых распространенных до особых, специфических. Характерным и чрезвычайно важным обстоятельством является то, что лишайники осваивают местообитания, которые недоступны для поселения цветковых растений и мхов, прежде всего – огромную по площади поверхность каменных глыб, находящихся на разных стадиях выветривания.

3.2. СУБСТРАТЫ

Лишайники встречаются на самых разнообразных субстратах – камнях, древесине, почве, искусственных материалах, коже и других. Некоторые связаны с субстратом непрочно, другие полностью погружены в него. Требовательность к субстрату у лишайников различна. Многие ограничены определенным субстратом, но есть и космополиты, при этом известно, что лишайники с широчайшей встречаемостью на разных субстратах имеют широчайшие географические и экологические границы (Hale, 1955, 1956,

1967; Barkman, 1958; Brodo, 1973; Garty et al., 1974 и др.). Очевидная приуроченность видов к определенным субстратам послужила основанием для разделения лишайников на субстратные группы (Савич, 1909, 1914; Du Rietz, 1945 и др.).

Отношение к особенностям субстрата связано с требованием к различным химическим и физическим его свойствам (Еленкин, 1901a, 1921; Савич, 1909; Викторов, 1956, 1960; Hale, 1955, 1956, 1967; Culberson, 1955a, 1955b; Brodo, 1973; Garty, Galun, 1974; Магомедова, 1979, 1980a, 1982; de los Rios et al., 2002 и др.). Многие аспекты распределения лишайников определяются химией субстрата (Brodo, 1973; Brown et al., 1994). Известно, что лишайники не только способны к адсорбции минералов, но и являются активными их аккумуляторами (Smith, 1962; Brodo, 1973; Мартин, 1978, 1982b, 1984, 1986, 1987 и др.). Лишайники накапливают большое число микроэлементов, в количествах, значительно превышающих их содержание в породах и почвах (Михайлова, Михайлов, 1967; Мартин, 1987). Из физических свойств наибольшее значение имеют определяющие возможность инициального закрепления лишайников, влагообеспеченность, характер и скорость выветривания (Armstrong, 1974; Магомедова, 1979, 1980a, 1982).

3.2.1. Распределение лишайников по субстратам

По приуроченности к субстрату лишайники традиционно делят на три основные группы: эпигейные (обитающие на почве), эпилитные (обитающие на твердых минеральных субстратах), эпифитные (обитающие на древесном субстрате). При необходимости, в зависимости от задач исследования, используется более дробное деление – выделяют эпиксильные, эпифилльные, эпибриофильные и др. (Голубкова, 1977).

Рассмотрим распределение лишайников в высокогорьях Урала на субстратах трех типов: горные породы, почвы (в том числе примитивные, скопления мелкозема), органические субстраты (мхи, стволы и ветви

кустарников и кустарничков, растительные остатки, помет и кости животных) (Приложение 3, табл. 3.1, рис. 3.1).

Практически равное количество видов лишайников зарегистрировано на каменистом субстрате (153) и на почве (150). На органических субстратах в высокогорьях лишайники менее разнообразны (66 видов).

Облигатные эпилиты представлены наибольшим числом видов, и именно они составляют основу этой субстратной группы лишайников (табл. 3.2.1). Факультативные эпилиты дифференцировали следующим образом: на горных породах и почве растет 29 видов (на мелкозем, практически лишенном органики - 5 видов, на почве – 15 видов; на почве и органике – 9 видов); на горных породах и органических субстратах встречается 10 видов (табл. 3.2.2).

Таблица 3.2.1

Доля облигатных и факультативных эпилитных и эпигейных лишайников

Субстратная группа	Всего видов	Доля от общего числа видов, %	Доля в субстратной группе, %
Эпилиты	143	50	100
облигатные	114	40	75
факультативные	39	14	25
Эпигейды	150	53	100
облигатные	87	30	58
факультативные	63	22	42

Среди эпигейных лишайников по числу видов также преобладают облигатные эпигейды (табл. 3.2.1). Среди факультативных эпигейдов выделены следующие группы: на каменистом субстрате и почве растет 20 видов, на почве и органических субстратах встречается 43 вида. Из них 9 видов обнаружено еще и на скальном субстрате (табл. 3.2.2).

Только на органических субстратах обнаружено 13 видов (около 5%). Очень небольшой оказывается группа эпифитных лишайников, растущих в высокогорьях на стволиках и веточках кустарников и кустарничков. Обилие

эпифитных видов крайне низко. Некоторые эпифиты встречаются на почвах и поверхности каменных глыб. Если среди факультативных эпилитов на органическом материале встречается 10 видов (26%), то среди факультативных эпигеидов эта группа включает 34 вида (54%). На всех типах субстрата обитает лишь 3% видов (табл. 3.2.2).

Таблица 3.2.2

Распределение лишайников разных морфологических типов по субстратным группам

Субстраты	Морфологические типы		
	Накипные	Листоватые	Кустистые
Скальный и каменистый	64/22*	39/14	11/4
Камни, мелкозем, почва	6/2	1/0.5	13/5
Камни и органические субстраты	7/2	3/1	-
Мелкозем и почва	10/3	12/4	65/23
Почва и органические субстраты	15/5	14/5	5/2
Органические субстраты	12/4	1/0.5	-
Все субстраты	2/0.5	3/1	4/1.5

* в числителе – число видов, в знаменателе – доля от общего числа видов, %

Только на минеральном субстрате обитает 119 видов, а на обогащенном в разной степени органическим веществом – 168.

Среди эпилитных преобладают накипные лишайники, а среди эпигейных – кустистые. Листоватые лишайники наиболее разнообразны на каменистом субстрате. На органическом материале видовым разнообразием выделяются накипные формы (табл. 3.2.2).

Накипные и листоватые лишайники образуют ядро облигатных эпилитов, среди факультативных относительно много кустистых. Среди облигатных эпигеидов преобладают кустистые лишайники, среди факультативных эпигеидов доля видов разных морфологических типов различается мало (табл. 3.2.2).

Таким образом, в результате проведенного анализа выделены две группы лишайников по приуроченности к субстрату – эпилитные и

эпигейные, основу которых формируют облигатные виды – накипные среди эпилитов и кустистые среди эпигейдов. Группа эпилитных лишайников отличается несколько большим видовым разнообразием и большей определенностью видового состава за счет доминирования группы облигатных эпилитов – накипных и листоватых.

Выделять органические субстраты в отдельную группу нам показалось нецелесообразным, поскольку встречаемость таких субстратов в высокогорьях очень мала, и подавляющая часть представленных на них лишайников встречается и на других типах субстратов.

То, что среди эпилитных и эпигейных лишайников встречается лишь 29 общих видов (10%), свидетельствует о разобщенности двух типов местообитаний и двух типов сообществ лишайников – эпилитных и эпигейных. Преобладание среди эпилитных лишайников облигатных, а среди эпигейных – большого числа лишайников, способных осваивать разные субстраты, может свидетельствовать о более жестком отборе и более стабильном составе эпилитных сообществ.

3.2.2. Значение свойств горной породы для лишайников

Видовой состав скальных лишайников в значительной степени зависит от химического состава горных пород (Brodo, 1973). Тем не менее, попытки анализа распространения литофильных лишайников в связи с литохимией немногочисленны. Наибольшее число исследований посвящено лишайниковой растительности известьсодержащих пород, серпентинитов, песчаников, сланцев, гранитов (Wattson, 1918; Keever et al., 1951; Degelius, 1955; Foote, 1966; Yarranton, Green, 1966; Yarranton, 1967; Armstrong, 1974; Wilson et al., 1981; Ascaso et al., 1982; Wierzchos, Ascaso, 1994, 1996; Prieto et al., 1995, 1997; Azuaga et al., 2000; de los Rios et al., 2002 и др.). Несколько расширяют спектр изученных пород исследования лавовых потоков (Jackson, Keller, 1970; Adamo, Violante, 1991), а также архитектурных сооружений,

памятников и проч. (Prieto et al., 1995; Silva et al., 1999; Aptroot, James, 2000 и др.).

Не претендуя на исчерпывающий анализ взаимоотношений между лишайниками и горными породами, мы сделаем обзор исследований, выполненных нами (Магомедова, 1979, 1980а, 1982). Мы проанализировали различия в лишайниковом покрове на двух очень близких по генезису ультраосновных породах - дунитах и пироксенитах и сделали попытку определить влияние химического состава субстрата, изучив изменение покрытия лишайников вдоль генетического перехода между ними (Магомедова, 1979, 1980а, 2003).

Из зарегистрированных в описаниях 143 видов лишайников на дунитах отмечено 54, на пироксенитах – 123 вида. Лишь 40 видов являются общими для двух пород.

Изменение покрытия многих видов лишайников в зоне перехода повторило изменение содержания химических элементов в породе (рис. 3.2.1.). С уменьшением содержания железа, кобальта, никеля, магния, хрома, марганца и увеличением содержания кальция, кремния и алюминия связано увеличение покрытия *Rhizocarpon geographicum*, *R. eupetraeum*, *Lecidea pantherina*, *L. confluens*, *Tremolecia atrata*, *Porpidia flavicunda*, *Lecanora polytropa*, *Protoparmelia badia*, *Lasallia pensylvanica*, *L. pustulata*, *Umbilicaria proboscidea*, *U. cylindrica*, *Ophioparma ventosa*, *Melanelia hepatizon*, *Sphaerophorus fragilis*. Особенно чувствительны *Melanelia hepatizon*, *Sphaerophorus fragilis*, *Porpidia flavicunda*, *Lasallia pensylvanica*. При наибольшем содержании в породе железа, а также кобальта и марганца наименьшее покрытие отмечено у *Ochrolechia lactea*. В этой группе отсутствуют лишайники, характерные для дунитов - *Physcia caesia*, *Caloplaca vitellinula*, *Protoparmelia badia*, *Aspicilia cinerea*, а также нет приуроченных к пироксенитам *Melanelia hepatizon*, *Sphaerophorus fragilis*, *Porpidia flavicunda*, *Ophioparma ventosa*, *Umbilicaria proboscidea*, *Lasallia pensylvanica*, *L. pustulata*, *Umbilicaria proboscidea*, *U. cylindrica*.

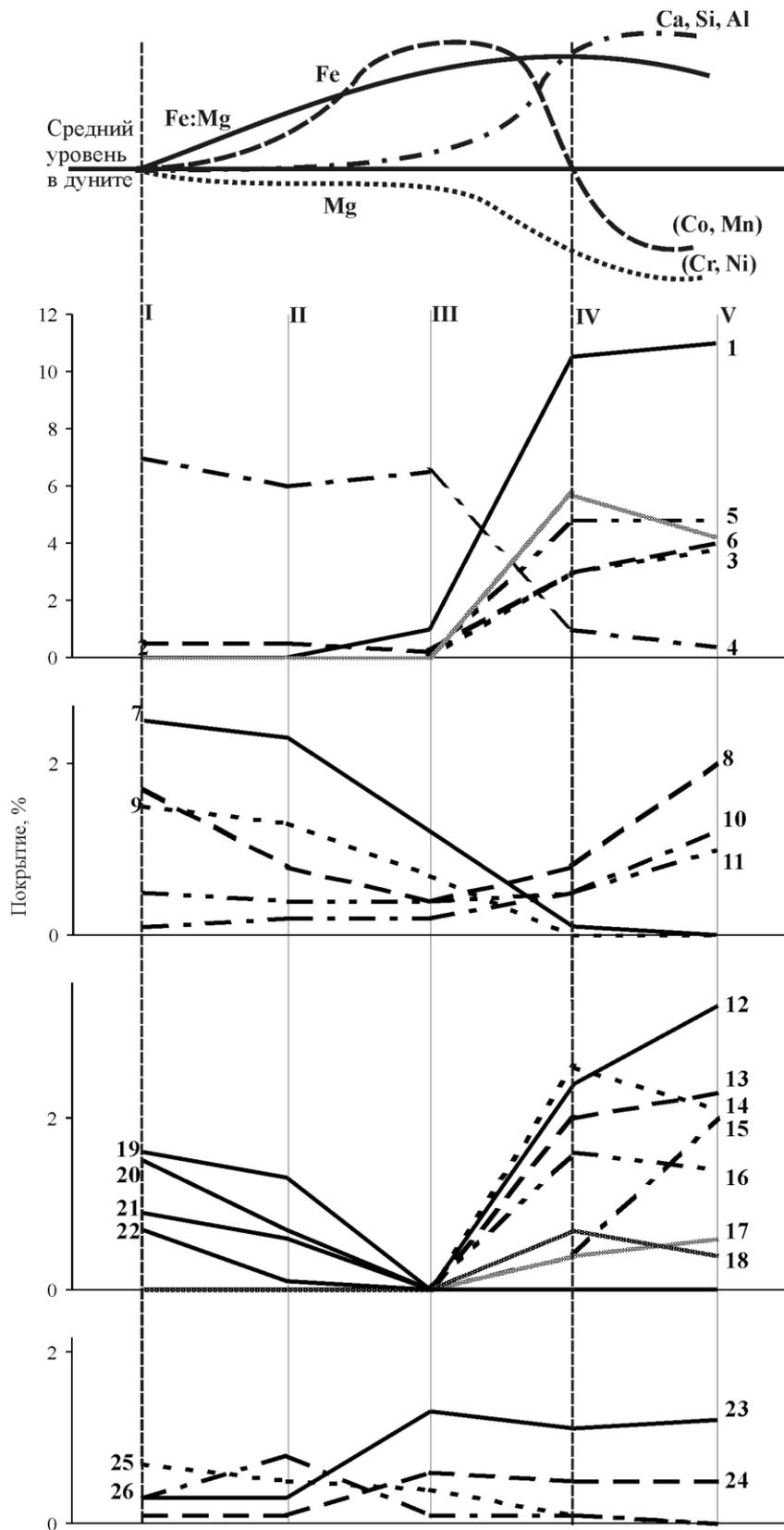


Рис. 3.2.1 Изменение покрытия некоторых видов лишайников в переходной зоне от дунитов к пироксенитам (изменение химического состава по: Ефимов, Ефимова, 1967, стр. 118):

I – типичные дуниты, II – переход от типичных дунитов к метадунилам, III – метадунилы, IV – пироксениты в зоне контакта с метадунилами, V – типичные пироксениты

1 – *Rhizocarpon geographicum*, 2 – *Lecanora polytropha*, 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 hepaticum*, 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 vitellinula*, 22 – *Buellia badia*, 23 – *Lecidea confluens*, 24 – *Rhizocarpon eupetraeum*, 25 – *Rhizocarpon atroflavescens*, 26 – *Candelariella vitellina*

На метадунилах наименьшее число видов. Нет ни одного вида, который бы доминировал здесь в покрытии. Кроме химического состава, вероятно, имеет значение специфика коры выветривания этой породы – ее прочность и устойчивость к выветриванию. В переходной зоне от типичных дунитов к метадунилам наибольшее покрытие у *Candelariella vitellina*.

На дунитах, где высоко содержание кобальта, хрома, никеля, марганца, магния, железа, но меньше, чем в пироксенитах, кальция, кремния и алюминия, максимально покрытие *Aspicilia caesiocinerea*, *Placynthium nigrum*, *Xanthoria elegans*. Особенно чувствительны *Physcia caesia*, *Caloplaca vitellinula*, *Aspicilia cinerea*. Низкое видовое разнообразие лишайников на дунитах, очевидно, связано с высоким содержанием хрома, никеля, магния, низким содержанием кальция (Магомедова, 1979, 1980а).

При этом содержание химических элементов в общих для пород кустистых лишайниках менялось следующим образом. Изменение содержания железа и кальция в породах сопровождалось синхронным изменением их концентрации в 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.

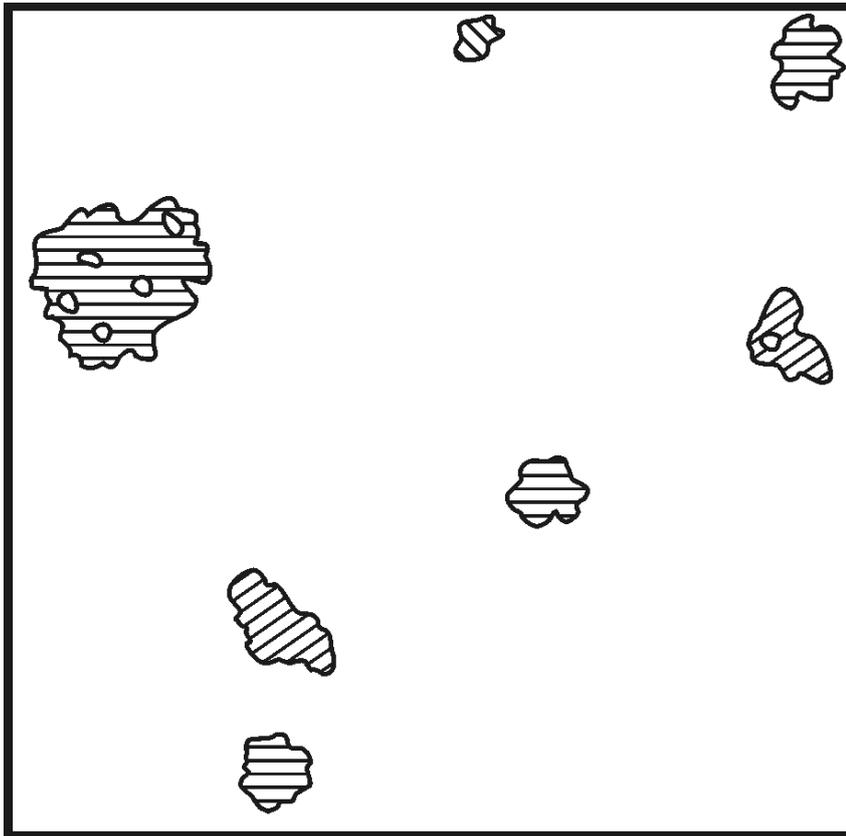
Это говорит о том, что лишайники чувствительны к химическому составу породы и способны к избирательному накоплению содержащихся в породах химических элементов.

Важное значение для лишайников имеют структура горных пород и связанные с ней твердость, способность поглощать и удерживать влагу, характер поверхности (Orwin, 1970, 1972; Jackson, 1971; Brodo, 1973; Garty, Galun, 1974; Armstrong, 1974 и др.). Даже если какой либо вид не предъявляет особых требований к субстрату, субстрат в значительной степени определяет вид и форму таллома (Jackson, 1971; Магомедова, 1979, 1980а, 1982).

На твердых, плотных горных породах, к каким относятся, например, дуниты и кварциты, талломы могут развиваться только в трещинах, распространяются линейно, соответственно с трещинами в породе, отличаются толщиной (рис. 3.2.2). Общее покрытие лишайников невелико, в то же время у трещин наблюдается острая борьба за пространство. На крупнозернистых породах, в том числе пироксенитах и гранитах, лишайники поселяются в легче выветривающихся участках и способствуют выкрашиванию зерен трудно выветривающихся минералов. Для слоевищ свойственно «обтекание» трудно выветривающихся зерен породы. Слоевище как бы прорвано острыми кристаллами. В целом, на этой породе покрытие лишайников, даже на начальных стадиях их поселения, более равномерное (рис. 3.2.3).

Большое значение для лишайников имеет пористость породы, определяющая водный режим (Armstrong, 1974; Магомедова, 1979, 1980а). С увеличением пористости породы увеличивается разнообразие лишайников, изменяется структура сообществ эпилитных лишайников (рис. 2.9.1).

От физических свойств породы зависят и особенности процесса ее выветривания. Изменение физико-механических свойств пород связано с преобразованием минерального состава, структуры и текстуры пород. В свою очередь, изменение физических свойств горной породы в процессе выветривания вызывает изменение условий для существования лишайников (Магомедова, 1979, 1980а, 1982). Изменение видового состава лишайников на глыбах дунита с разным коэффициентом выветрелости демонстрируют рисунки 2.9.2 и 2.9.3.

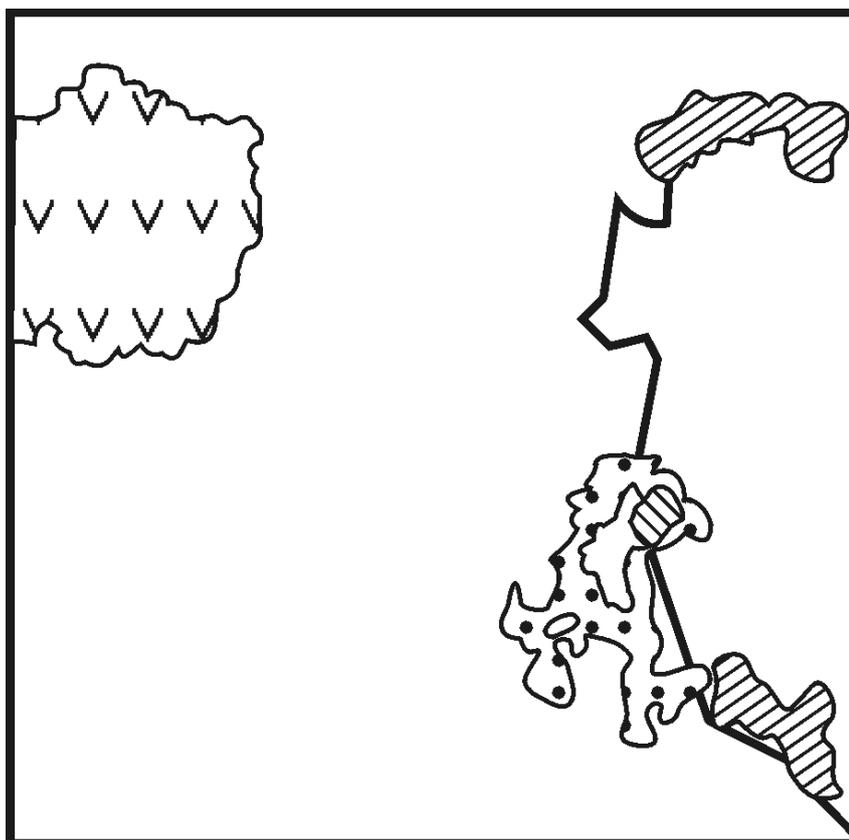


 - *Rhizocarpon geographicum*

 - *Lecanora polytropa*

 - *Lecidea sp.*

Рис. 3.2.2 Структура инициальной лишайниковой группировки на дунитах (размер площадки 25x25 см)



-  - *Aspicilia caesiocinerea*
-  - *Placynthium nigrum*
-  - *Lecanora polytropa*
-  - *Candelariella vitellina*
-  - микротрещина

Рис. 3.2.3 Строение инициальной лишайниковой группировки на пироксенитах (размер площадки 25x25 см)

Большое значение имеют скорость выветривания и тип выветривания породы. Интенсивное разрушение породы препятствует развитию сообществ лишайников. При сравнительно слабой интенсивности процессов выветривания создаются разновозрастные, относительно стабильные

местообитания. Лишайниковые группировки в этом случае отличаются составом, степенью сформированности, возрастом. Замедленные процессы выветривания ограничивают развитие лишайниковых сообществ (Магомедова, 1979, 1980а).

Тип выветривания определяет не только характер зарастания породы лишайниками, но и дальнейшую судьбу лишайниковых сообществ. Например, на дунитах выветривание приводит к сильному дроблению породы. В связи с этим происходит деструкция эпилитного лишайникового покрова, и формируются щебнистые тундры, отсутствующие на пироксенитах (Магомедова, 1979, 1980а).

Таким образом, для лишайников, особенно эпилитных, химические и физические свойства горных пород оказываются чрезвычайно важными и определяют видовой состав и структуру сообществ, а также их динамику. Реакция лишайников на изменение физических свойств субстрата подробно анализируется ниже в связи с выделением и характеристикой сукцессионных стадий в соответствии со степенью выветрелости породы.

3.2.3. Различия в распространении лишайников в зависимости от горной породы и материнской породы почвы

Сравнили видовое разнообразие лишайников на семи широко распространенных горных породах - изверженных (основных и кислых) и метаморфических, отличающихся химическим и минералогическим составом, плотностью, характером выветривания. Цель – выявить различия видового состава сообществ лишайников на этих породах, а также обсудить причины различий и их экологический смысл. Анализ распространения проводится по двум субстратным группам лишайников – эпилитным и эпигейным.

Горные породы, на которых изучали распространение лишайников, по генезису принадлежат к двум группам – изверженным и метаморфическим.

Изверженные породы представлены группой основных пород (дунит, пироксенит, габбро) и одной из самых распространенных кислых пород (гранит). Основные породы образуют генетический ряд (в порядке перечисления). При этом габбро занимает промежуточное положение между другими основными (ультраосновными) породами и гранитом (Заварицкий, 1955). Метаморфические породы представлены сланцами, амфиболитами и кварцитами, образующими ряд в соответствии с увеличением их прочности и плотности.

Мы анализируем различия в распространении лишайников на семи горных породах – сначала по группам пород в зависимости от генезиса, затем выявим особенности для каждой породы, что позволит нам, в частности, дифференцировать роль химического состава и структуры горной породы для лишайников.

Реакция на свойства горных пород эпилитных лишайников

Эпилитные лишайники очень тесно связаны с субстратом. Как показано выше, от свойств породы зависит не только набор видов, но и характер роста лишайников, состав и структура, а также судьба образуемых ими сообществ.

В связи с этим естественно предположить существование значительных различий в составе лишайниковых сообществ на породах разного происхождения, имеющих разный химический и минералогический состав, а также структуру.

Различия между группами горных пород

Одинаковое количество видов эпилитных лишайников зарегистрировано на изверженных породах основного состава (дуниты, габбро, пироксениты) и на метаморфических породах (амфиболиты, сланцы, кварциты). На изверженных кислых породах (гранит) лишайники представлены наименьшим числом видов, специфические виды составляют

лишь 4%. Высокой специфичностью отличается набор видов на основных породах (табл. 3.2.3.).

Общие для трех групп пород (метаморфические, изверженные основные, изверженные кислые) виды составляют 40%. Значительная общность видового состава лишайников выявлена между метаморфическими и кислыми породами, а также между изверженными породами (кислыми и основными). Тем не менее, специфических лишайников для комплекса изверженных пород не выявлено. А у основных и метаморфических, кислых и метаморфических пород общих видов довольно много. Доля таких видов для гранитов и метаморфических пород достигает 30%. Доля общих видов между метаморфическими и основными породами оказалась меньшей (табл. 3.2.3.).

Таблица 3.2.3

Видовое разнообразие эпилитных лишайников на горных породах разного происхождения и химического состава

Группы видов лишайников	Количество видов		Специфические виды	
	Всего	Доля от общего количества эпилитных, %	Всего	Доля от числа видов на породах, %
На метаморфических породах	110	72	14	13
На изверженных кислых (гранит)	88	58	3	4
На изверженных основных	110	72	40	36
Общие для метаморфических и кислых	80	52	24	30
Общие для метаморфических и основных	62	41	11	18
Общие для изверженных	71	46	-	-
Общие для всех групп пород	61	40	-	-
Общие для всех пород	11	7	-	-

Различия между горными породами внутри групп

Изверженные горные породы

В группе лишайников, встречающихся на основных породах, общие для всех пород виды составляют 12%. Из видов, встречающихся исключительно на основных породах, общий для всех пород один (*Rhizocarpon eupetraeum*).

Видов, общих только для габбро и дунитов, нет. Дуниты и пироксениты имеют 8 общих видов (21% от общего числа видов на основных породах). Только на пироксенитах и габбро встречаются 3 вида (табл. 3.2.4.).

Таблица 3.2.4

Распределение по породам эпилитных лишайников, встречающихся только на основных изверженных породах (специфических для этой группы пород)

Группа лишайников	Количество видов	Доля от общего числа видов, встречающихся только на породах основного состава, %
На дуните	23	59
На пироксените	20	51
На габбро	8	21
Общие для дунита и пироксенита	8	21
Общие для пироксенита и габбро	3	7.5
Общие для всех пород	1	2.5
Всего	40	-

Напомним, что генетический ряд выглядит следующим образом: дуниты – пироксениты – габбро. Особое положение дунита связано с тем, что это мономинеральная, очень плотная порода, отличающаяся высоким содержанием хрома, никеля, кобальта, марганца. Габбро и пироксениты имеют сходный минералогический состав, крупнокристаллическую структуру.

С петрологической точки зрения габбро занимает промежуточное положение между пироксенитами и гранитами (Заварицкий, 1955). Хотя видовой состав лишайников на этих трех породах очень похож,

зарегистрировано лишь три общих исключительно для пироксенита и габбро вида, для пироксенита и гранита общих видов пять. Общих видов исключительно для гранита и габбро нет.

Метаморфические горные породы

На метаморфических породах видовой состав сообществ эпилитных лишайников также значительно различается (табл. 3.2.5.). Общими на всех породах этой группы являются лишь 53 вида (48%).

Наибольшим разнообразием отличаются эпилитные лишайники на сланцах - 92% видов из числа встречающихся на метаморфических породах зарегистрировано на этой породе. Меньше всего видов на кварцитах. Все 53 вида, встречающиеся на кварцитах являются общими для метаморфических пород. Двадцать видов встречаются исключительно на амфиболитах, и на сланцах. На кварцитах их нет. Три вида встречаются на амфиболитах и кварцитах, не встречаясь на сланцах.

Таблица 3.2.5

Различия видового разнообразия эпилитных лишайников на метаморфических породах

Группа лишайников	Количество видов	Доля от общего количества видов на метаморфических породах, %
На кварците	58	53
На амфиболите	81	74
На сланцах	101	92
Общие для амфиболита и сланцев	73	66
Общие для всех пород группы	53	48
Всего	110	-

Таким образом, по разнообразию некое среднее положение занимают эпилитные сообщества на амфиболитах. В ряду кварциты – амфиболиты – сланцы очевидно увеличение числа видов лишайников, вероятно, сопряженное с усложнением минералогического состава и уменьшением плотности породы.

Различия между горными породами

Наиболее разнообразны по видовому составу сообщества эпилитных лишайников на сланцах (табл. 3.2.3, рис. 3.2.4). Высоким видовым разнообразием отличаются также сообщества лишайников на гранитах, пироксенитах и амфиболитах. Следующую группу, с относительно низким разнообразием, образуют габбро и кварциты. Меньше всего видов обнаруживается на дунитах.

Виды, которые встречаются только на одной горной породе (специфические, стенотопные) немногочисленны, тем не менее, очевидна их концентрация на дунитах и пироксенитах (рис. 3.2.5). Не зарегистрировано специфических видов на кварцитах.

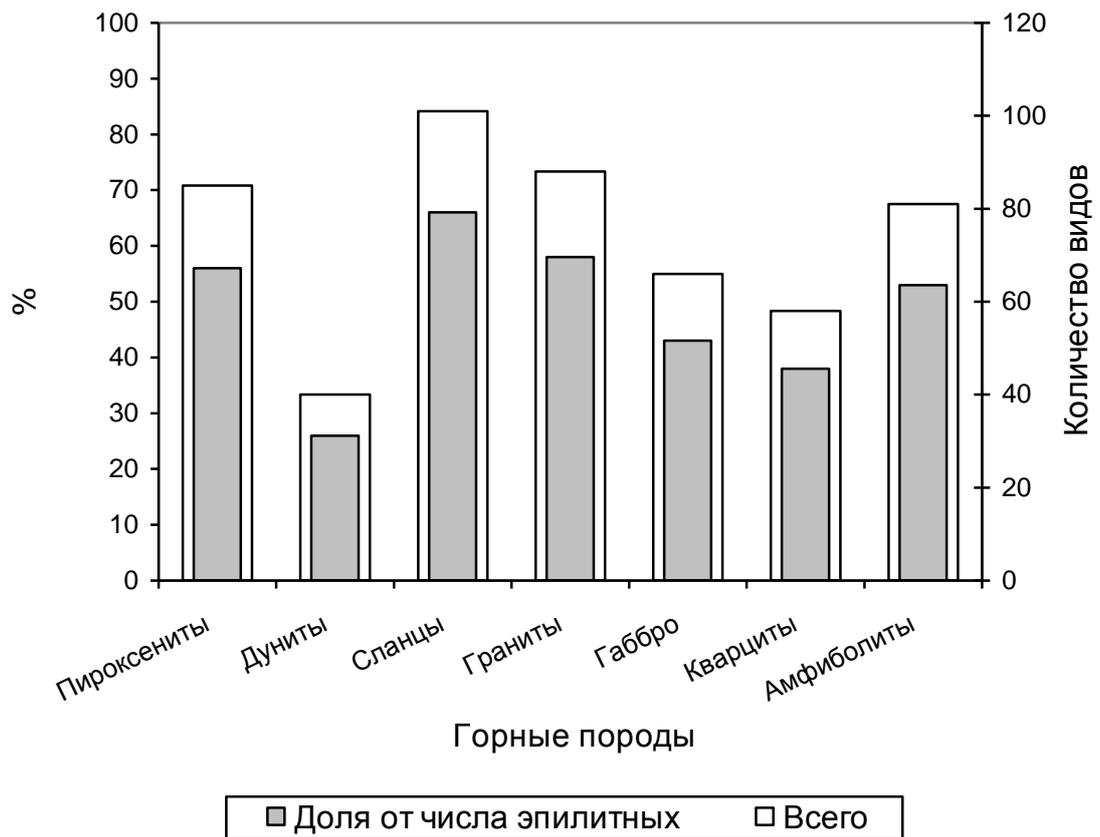


Рис. 3.2.4 Видовое разнообразие эпилитных лишайников на разных горных породах и доля от общего числа эпилитных лишайников

Одиннадцать видов (7%) являются общими для всех пород (табл. 3.2.3.3.). Это широко распространенные *Aspicilia caesiocinerea*, *A. cinerea*, *Candelariella vitellina*, *Lecanora polytropa*, *Lecidea confluens*, *L. lapicida*, *L. pantherina*, *Ochrolechia lactea*, *Tremolecia atrata*, *Parmelia omphalodes*, *Protoparmelia badia* (Приложение 3, табл. 3.2). На Западном Кавказе и Заилийском Алтау общие для трех и более пород виды составили 8%, стенотопные виды – 69% (Мартин, 1968б, 1987).

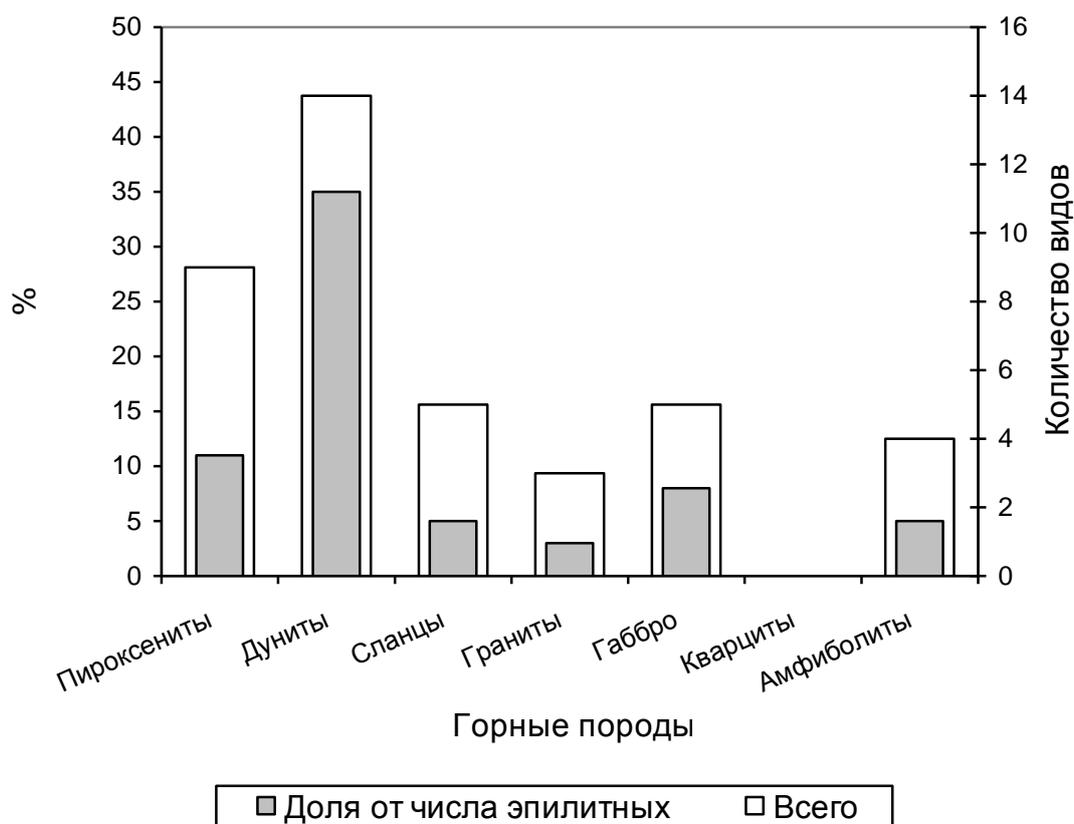


Рис. 3.2.5 Количество и доля видов эпилитных лишайников, специфичных для изученных горных пород

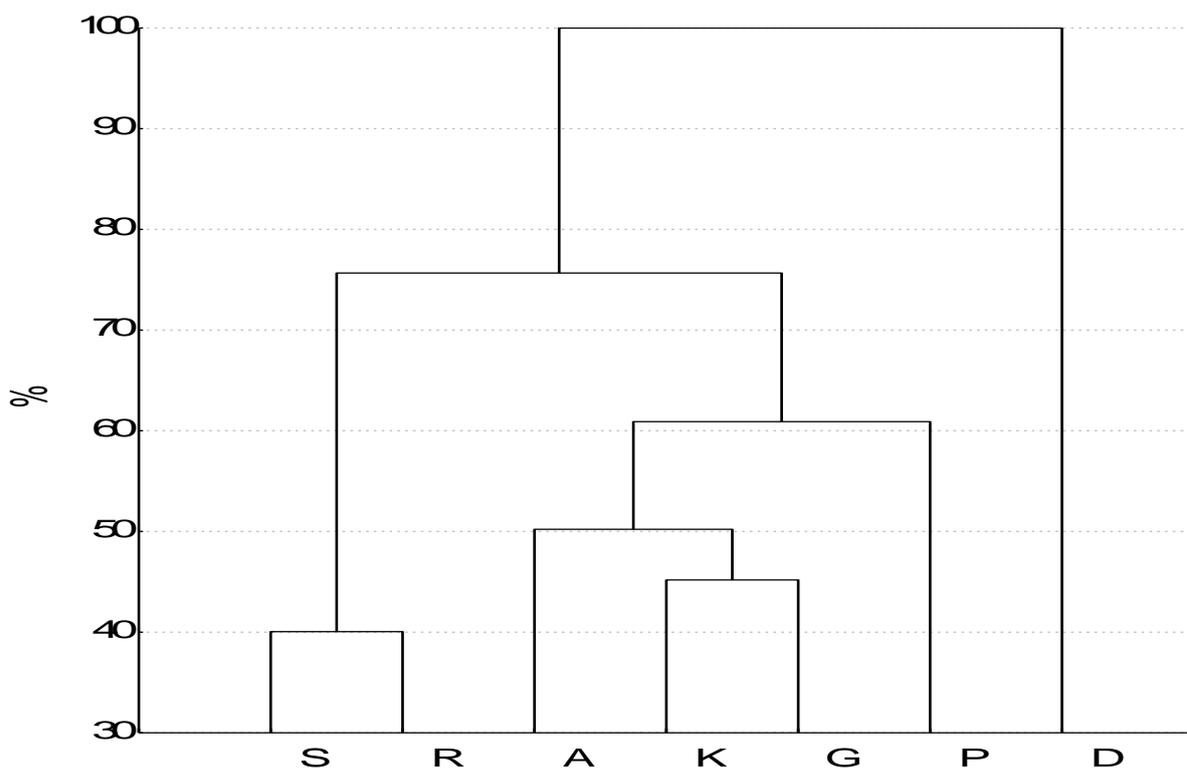
Бедность видового состава лишайников на кварцитах и дунитах, безусловно, связана с особенностями их структуры – это мономинеральные породы, отличающиеся высокой плотностью и прочностью. При этом кварциты характеризуются как породы «холодные», а дуниты как «теплые» и «сухие». Очевидно, это справедливая оценка, поскольку в высокогорьях Южного Урала (гора Ирмель) на кварцитах становится более значимой

ценотическая роль и увеличивается разнообразие лишайников рода *Aspicilia*, доминирующих на дунитах на Северном Урале. Общих видов, встречающихся на этих породах 9, но они – общие для всех изученных горных пород. Состав видов на кварцитах мало оригинален. Дунитам же свойственен особый комплекс видов (*Caloplaca vitellinula*, *Candelariella aurella*, *Cladonia pocillum*, *Dermatocarpon miniatum*, *Ramalina pollinaria*, *Placynthium nigrum*, *Vulpicida tilesii*), сближающий их с карбонатными породами (Седельникова, 1978, 1980, 1985, 1988, 1990, ; Макарова, 1996; Пыстина, 2000). На дунитах обнаружены также известные как эпифиты *Mycoblastus sanguinarius*, *Leptogium saturninum*, *Ramalina roesleri*. Можно предположить, что в ограничении разнообразия лишайников на габбро имеет значение очень высокая плотность этой породы, а может быть и высокое содержание серы (Ефимов, Ефимова, 1967).

Кластерный анализ демонстрирует обособленность комплекса лишайников на дунитах, общность – на сланцах и гранитах, кварцитах и габбро (рис. 3.2.6).

Помимо различий в наборе видов необходимо отметить, что один и тот же вид часто играет разную ценотическую роль на разных породах (Приложение 3, табл. 3.2). Наибольшая разница заметна в отношении видов, которые являются доминантами и константными видами на дунитах (*Xanthoria elegans*, *Physcia caesia*, *Candelariella vitellina*, *Placynthium nigrum* и др.). На прочих породах они входят в группу редко встречающихся. На всех других породах группы наиболее ценотически значимых видов формируют одни и те же виды.

Среди видов, встречающихся на всех породах, преобладают виды с высокой ценотической значимостью – часто встречающиеся, обильные. Редко встречающиеся виды приурочены в своем распространении к немногим породам (табл. 3.2.6).



Горная порода: D – дуниты, P – пироксениты, G – габбро, R – граниты, K – кварциты, A – амфиболиты, S – сланцы (хлорит-серицитовые)

Рис. 3.2.6 Степень сходства видового состава эпилитных лишайников на разных горных породах (Евклидовы дистанции)

Таблица 3.2.6

Соотношение между встречаемостью эпилитных лишайников и шириной их распространения на горных породах

Класс встречаемости	Количество горных пород						
	1	2	3	4	5	6	7
Постоянные (P)	-	-	1	-	-	6	6
Нередкие (N)	-	1	2	3	1	12	3
Спорадически встречающиеся (S)	1	7	5	-	2	13	3
Редко встречающиеся (U)	15	16	14	3	2	5	-
Единичные находки (O)	24	7	1	-	-	-	-

Таким образом, если основу сообществ эпилитных лишайников формирует небольшая, постоянная по составу группа видов, то специфику видового состава определяют редко встречающиеся виды.

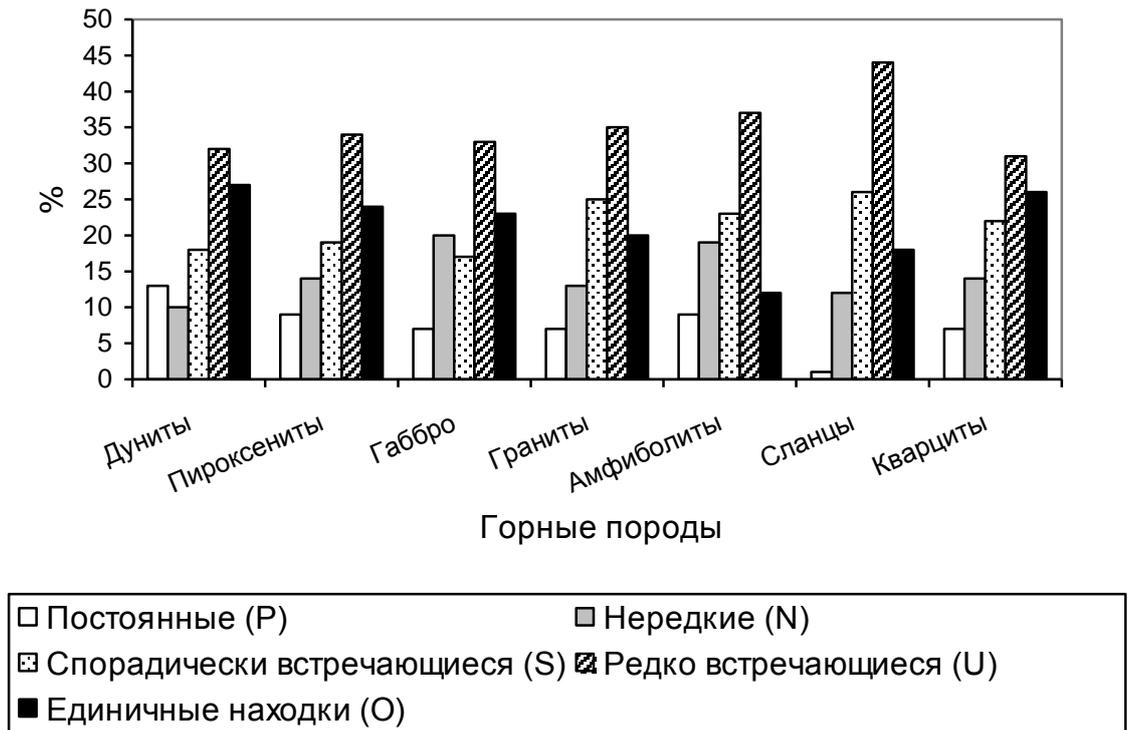


Рис. 3.2.7 Соотношение видов эпилитных лишайников с разной встречаемостью на изученных горных породах, %

Соотношение видов с разной встречаемостью и ценотической ролью на изученных породах также значительно различается (рис. 3.2.7).

Габбро и амфиболиты отличаются наибольшей долей постоянных и нередких видов, которые создают основу эпилитных лишайниковых сообществ. Несколько большая доля спорадически встречающихся видов и меньшее число «редко» и «единично» встречающихся видов на амфиболитах, на наш взгляд, может свидетельствовать о стабильности и уравновешенности сообществ, а также о том, что на этой породе условия для лишайников более благоприятны, чем на габбро.

Несмотря на то, что набор и число видов в выделенных по встречаемости группах лишайников на дунитах и пироксенитах значительно различаются, но соотношение групп постоянных и нередких, спорадически встречающихся, редких и единично встреченных видов одинаково.

Низкой долей постоянных и нередких видов отличаются сланцы, зато для них характерно самое большое количество спорадически и редко встречающихся видов. Это, безусловно, связано с тем, что характер поверхности, мягкость породы позволяют многим лишайникам, даже эпигейным и эпифитным, закрепляться на поверхности породы. Разнообразие видов, присутствие несвойственных, ценотически мало значимых видов, а также быстрое выкрашивание приводят к неопределенности состава и структуры сообществ эпилитных лишайников на этой породе.

Одинаковая доля и почти равное число постоянных и нередких видов выявлено для гранита и кварцита, однако, спорадически встречающихся видов больше на гранитах, а редко и единично встречающихся видов намного больше на кварцитах.

Высокая доля редко и единично встречающихся лишайников на кварцитах и сланцах имеет разную природу. В численном отношении на сланцах таких видов в два раза больше. Формирование этой группы на сланцах связано с доступностью породы для заселения, а на кварцитах – с недоступностью. Поэтому лишайников на кварцитах мало, многие внедряются только вдоль трещин, в углублениях и проч., то есть случайно. Трансформация породы, увеличивающая доступность ее поверхности для заселения лишайниками происходит очень медленно.

Различия в соотношении лишайников с разным характером распространения, а также относящихся к разным экологическим группам позволяют разделить породы на «холодные» и «теплые», а также сгруппировать их по степени благоприятности условий увлажнения.

Наименьшей долей видов с аркто-альпийским характером распространения отличается дунит, который можно охарактеризовать как очень «теплую» породу (рис. 3.2.8). Это подтверждается минимальной долей криофитов и психрофитов, максимальной представленностью ксеромезофитов и ксерофитов (рис. 3.2.9).

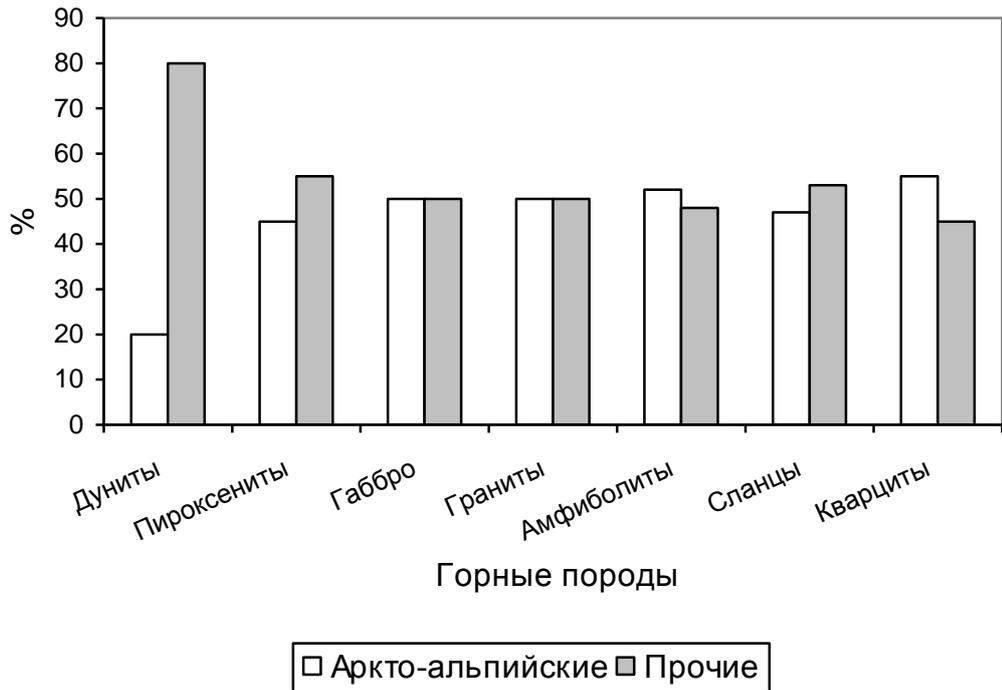


Рис. 3.2.8 Соотношение аркто-альпийских и прочих видов эпилитных лишайников на изученных горных породах, %

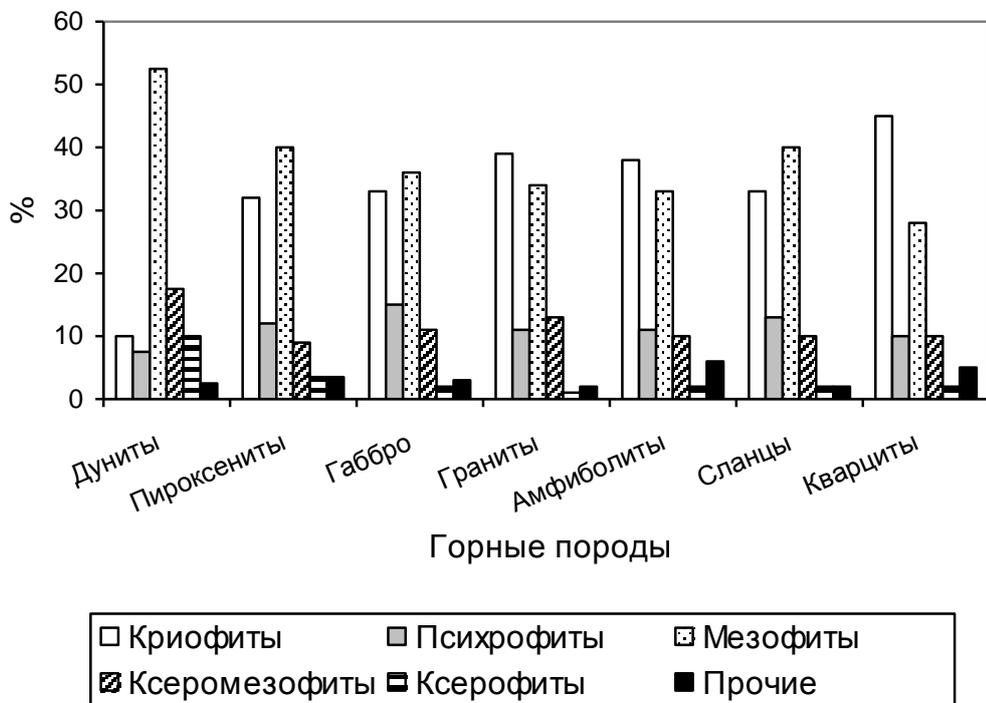


Рис. 3.2.9 Соотношение видов эпилитных лишайников, относящихся к разным экологическим группам на изученных горных породах, %

Наибольшее число аркто-альпийских видов, а также криофитов на кварцитах, соответственно, дает основание характеризовать ее как «холодную». Относительно «холодными» можно считать габбро, граниты, амфиболиты. Габбро выделяются наибольшей долей психрофитов. Поэтому низкое видовое разнообразие лишайников на этой породе можно объяснить тем, что она «холодная» и «сырая». Это может свидетельствовать также о том, что для лишайников температура породы как экологический фактор имеет большое значение. В противном случае более благоприятные условия увлажнения способствовали бы поселению большего числа видов.

Пироксениты и сланцы, очевидно, можно отнести к умеренно «теплым». На этих же породах одинаково высоким оказалось разнообразие мезофитов. Соотношение видов, относящихся к разным экологическим группам, на этих породах практически одинаково. Различия в видовом составе и разнообразии могут быть объяснены различиями в структуре пород и характере их выветривания.

Таким образом, видовое разнообразие, встречаемость и ценотическая роль лишайников в эпилитных сообществах зависит от свойств горных пород – их состава, структуры и отношения к выветриванию. Мягкие сланцы, твердые кварциты и дуниты, кислые граниты и «ядовитые» дуниты значительно отличаются количеством и набором видов. Видовой состав лишайников наиболее специфичен на изверженных основных породах, и, прежде всего, на дунитах.

Широкий спектр пород, как правило, осваивают виды, характеризующиеся высокой встречаемостью. Поэтому ядро сообществ составляют общие для всех пород виды. Это типичные эпилиты, стресс-толеранты, адаптированные к выживанию на каменных поверхностях. К ним присоединяется относительно неширокий круг видов, которые постоянно присутствуют в сообществах. Количество редко и единично встречающихся видов значительно варьирует.

Очевидная связь распространения лишайников со свойствами породы позволяет рассматривать лишайники в качестве индикатора. Некоторые свойства горной породы могут быть описаны только на основе анализа соотношения лишайников с разным географическим распространением и отношением к условиям увлажнения.

Реакция на свойства горных пород эпигейных лишайников

Эпигейные лишайники менее тесно связаны с субстратом. Тем более интересно, имеют ли значение для их распространения свойства горной породы.

Различия между группами горных пород

Анализ различий в числе видов эпигейных лишайников на породах разного происхождения и химического состава позволяет отметить, что метаморфические породы наиболее богаты видами, наименьшее число видов отмечено на изверженной кислой породе - граните (табл. 3.2.7, Приложение, табл. 3.3).

Число видов, общих для всех групп пород, составляет примерно треть. Наибольшее число общих видов оказалось у изверженных основных и метаморфических пород. Изверженные основные и кислые породы имеют наименьшее число общих видов. Видовой состав эпигейных лишайников на изверженных кислых породах наименее специфичен (табл. 3.2.7).

Различия между горными породами внутри групп

Изверженные горные породы

В группе лишайников, встречающихся исключительно на основных породах, нет видов, общих для всех пород. Дуниты и пироксениты имеют один общий вид. Наиболее специфичен видовой состав эпигейных лишайников на пироксенитах (табл. 3.2.7). Габбро, занимающее промежуточное положение между пироксенитами и гранитами, лишено специфических видов. У пироксенитов и гранитов один общий вид (табл. 3.2.8).

Таблица 3.2.7

Распределение специфических для основных изверженных горных пород эпигейных лишайников по породам

Группа лишайников	Количество видов	Доля от общего числа видов, встречающихся только на породах основного состава, %
На дуните	7	39
На пироксените	12	67
Общие для дунита и пироксенита	1	6
Всего	18	-

Таблица 3.2.8

Видовое разнообразие эпигейных лишайников на горных породах разного происхождения и химического состава

Группы лишайников	Количество видов		Специфические виды	
	Всего	Доля от общего количества эпигейных, %	Всего	Доля от числа видов на породах, %
На метаморфических породах	141	87	41	29
На изверженных кислых породах	69	42	3	4
На изверженных основных породах	112	69	18	16
Общие для метаморфических и кислых	65	40	7	11
Общие для метаморфических и основных	93	57	35	38
Общие для изверженных	59	36	1	2
Общих для всех групп пород	58	36	-	-

Метаморфические горные породы

На метаморфических породах видовой состав сообществ эпигейных лишайников значительно различается (табл. 3.2.9). Наибольшим числом

видов, как указывалось выше, отличается группа лишайников на сланцах, где зарегистрировано 84% видов из числа встречающихся на метаморфических породах. На кварцитах отмечено только 35% видов, встречающихся на метаморфических породах. Общими на всех породах этой группы является 41 вид (30%). Меньше всего видов на кварцитах. При этом большинство видов, встречающихся на кварцитах, являются общими для всех метаморфических пород.

Таблица 3.2.9

Различия видового разнообразия эпигейных лишайников на метаморфических породах

Группа лишайников	Количество видов	Доля от общего количества видов на метаморфических породах, %
На кварците	49	35
На амфиболите	75	53
На сланцах	120	84
Общие для амфиболита и сланцев	56	40
Общие для сланцев и кварцитов	45	32
Общие для амфиболитов и кварцитов	43	30
Общие для всех пород	41	30
Всего	141	-

Таблица 3.2.10

Различия видового разнообразия эпигейных лишайников, приуроченных к метаморфическим породам (специфических для этой группы пород)

Группа лишайников	Количество видов	Доля от общего количества видов, на метаморфических породах, %
На кварците	2	5
На амфиболите	18	44
На сланцах	24	59
Общие для амфиболита и сланцев	2	5
Общие для сланцев и кварцитов	1	2
Всего	41	-

Два вида встречаются исключительно на амфиболитах и на сланцах, один – только на кварцитах и сланцах (табл. 3.2.10). По разнообразию эпигейные сообщества на амфиболитах занимают некое среднее положение. В ряду кварциты – амфиболиты – сланцы очевидно увеличение числа видов эпигейных лишайников.

Различия между горными породами

Наиболее разнообразны эпигейные лишайники на сланцах и пироксенитах. Самым низким разнообразием эпигейных лишайников отличаются дуниты и габбро (рис. 3.2.10).

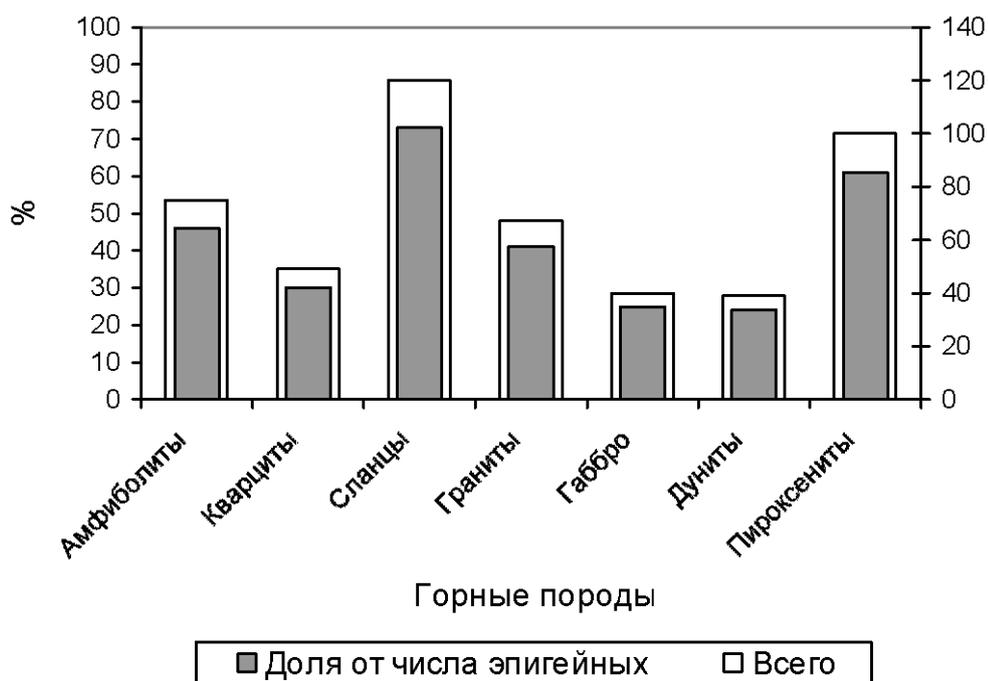


Рис. 3.2.10 Видовое разнообразие эпигейных лишайников на разных горных породах

Видовой состав эпигейных лишайников на габбро, гранитах и кварцитах наиболее стабилен (при относительно низком разнообразии и низкой специфичности). Дуниты отличаются наибольшей специфичностью видового состава. Значительное число специфических видов отмечено на амфиболитах и сланцах (рис. 3.2.11).

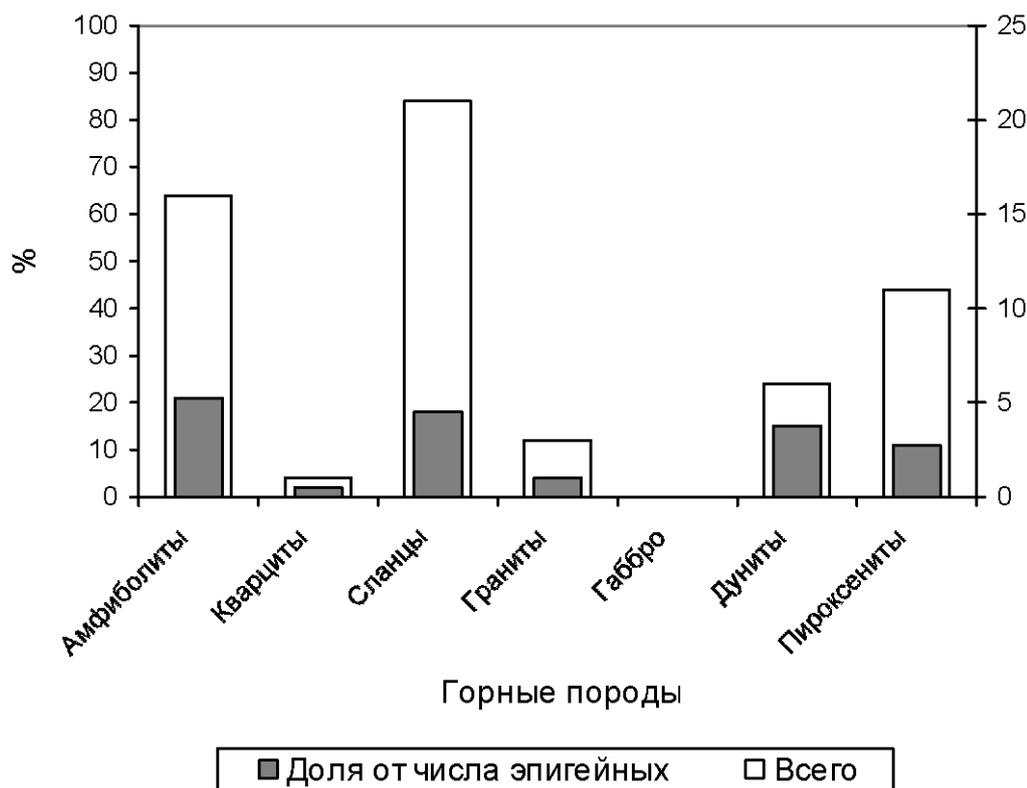


Рис. 3.2.11 Количество и доля видов эпигейных лишайников, специфичных для изученных горных пород

Таблица 3.2.11

Соотношение между встречаемостью эпигейных лишайников и широтой их распространения на горных породах

Класс встречаемости	Количество горных пород						
	1	2	3	4	5	6	7
Постоянные (P)	-	-	-	-	-	-	8
Нередкие (N)	-	-	-	-	-	2	3
Спорадически встречающиеся (S)	-	1	1	2	-	10	4
Редко встречающиеся (U)	3	17	9	13	3	9	3
Единичные находки (O)	55	18	2	-	-	-	-

Среди видов, встречающихся на всех породах, преобладают виды с высокой ценотической значимостью – часто встречающиеся и обильные (табл. 3.2.11). Таких видов среди эпигейных лишайников очень немного. Редко встречающиеся виды приурочены в своем распространении к немногим породам. Наибольшей долей ценотически значимых видов

эпигейных лишайников характеризуются габбро, дуниты и кварциты (табл. 3.2.12).

Таблица 3.2.12

Количество видов эпигейных лишайников с разной встречаемостью на разных горных породах, %

Класс встречаемости	Горные породы*						
	1	2	3	4	5	6	7
Постоянные (P)	10	8	15	10	7	7	12
Нередкие (N)	15	3	13	9	8	3	10
Спорадически встречающиеся (S)	5	12	15	16	10	9	18
Редко встречающиеся (U)	15	37	50	55	43	38	37
Единичные находки (O)	55	40	7	10	32	43	22

* 1 – дуниты, 2 – пироксениты, 3 – габбро, 4 - граниты, 5 – амфиболиты, 6 – сланцы, 7 – кварциты

Группа «обычных» (постоянных, нередких, спорадически встречающихся) видов среди эпигейных лишайников включает 33 вида (Приложение 3, табл. 3.4). 15 из них встречаются на всех породах, 13 – на шести из семи, 2 – на четырех, по одному – на пяти, трех и двух породах. Одинаковую встречаемость на всех породах демонстрируют восемь видов. Семь видов имеют меньшую, чем на других породах встречаемость на дунитах, восемь - на амфиболитах и кварцитах, девять - на габбро. На пироксенитах таких видов пять. Различия во встречаемости широко распространенных видов на разных горных породах могут рассматриваться как свидетельство того, что для эпигейных лишайников не безразличны свойства породы.

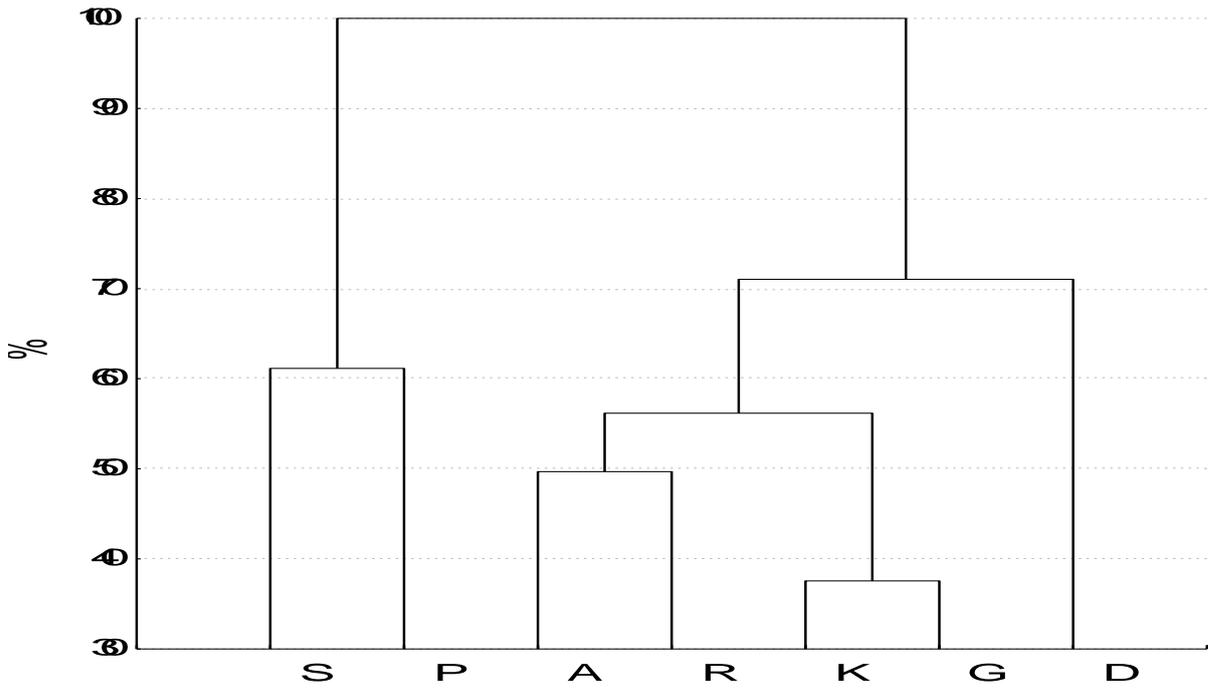
Высокая доля редко встречающихся и единично отмеченных лишайников на сланцах, пироксенитах и амфиболитах, на наш взгляд, свидетельствует об относительно более благоприятных и разнообразных условиях. Наиболее похожи по соотношению видов с разной встречаемостью в этой группе пироксениты и сланцы.

Как «теплая» порода наименьшей долей аркто-альпийских видов характеризуется дунит (рис. 3.2.12). Это подтверждается также минимальной

долей криофитов и психрофитов, максимальной представленностью ксеромезофитов и ксерофитов (рис. 3.2.13). На втором месте – пироксениты. Наиболее «холодной» породой для эпигейных лишайников оказалось габбро. На всех породах преобладают мезофиты. Наибольшей их долей отличаются пироксениты и сланцы, наименьшей - габбро. Доля мезо- и психрофитов распределяется таким же образом, то есть наибольшую влагообеспеченность создает мелкоземистый материал на пироксенитах и сланцах, наименьшую - на габбро. На габбро больше всего криофитов.

Таким образом, видовое разнообразие, встречаемость и ценотическая роль лишайников в эпигейных сообществах зависит от свойств продуктов выветривания горных пород. Быстро разрушающиеся сланцы, очень медленно разрушающиеся и бедные по минеральному составу кварциты, дезинтегрирующиеся с образованием водопроницаемых продуктов дуниты, относительно быстро образующие мелкозем пироксениты (богатого химического состава) и граниты (кислые, относительно бедного химического состава), относительно медленно выветривающиеся «холодные» и сырые габбро значительно отличаются количеством и набором видов. Видовой состав лишайников наиболее специфичен на метаморфических породах, и, прежде всего, на сланцах.

Широкий спектр пород, как правило, осваивают виды, характеризующиеся высокой встречаемостью. Поэтому ядро сообществ составляют общие для всех пород виды. Самой большой группой ценотически значимых (постоянных и нередких) видов отличаются породы с наименее благоприятными для эпигейных лишайников условиями: габбро (холодные, сырые), дуниты (сухие и, возможно, ядовитые), кварциты (трудно выветривающиеся, минералогически бедные). Количество редко и единично встречающихся видов значительно варьирует, больше всего их на сланцах, пироксенитах и амфиболитах, где условия для лишайников наиболее благоприятны.



Горная порода: D – дуниты, P – пироксениты, G – габбро, R – граниты, K – кварциты, A – амфиболиты, S – сланцы (хлорит-серицитовые)

Рис. 3.2.12 Степень сходства видового состава эпигейных лишайников на разных горных породах (Евклидовы дистанции)

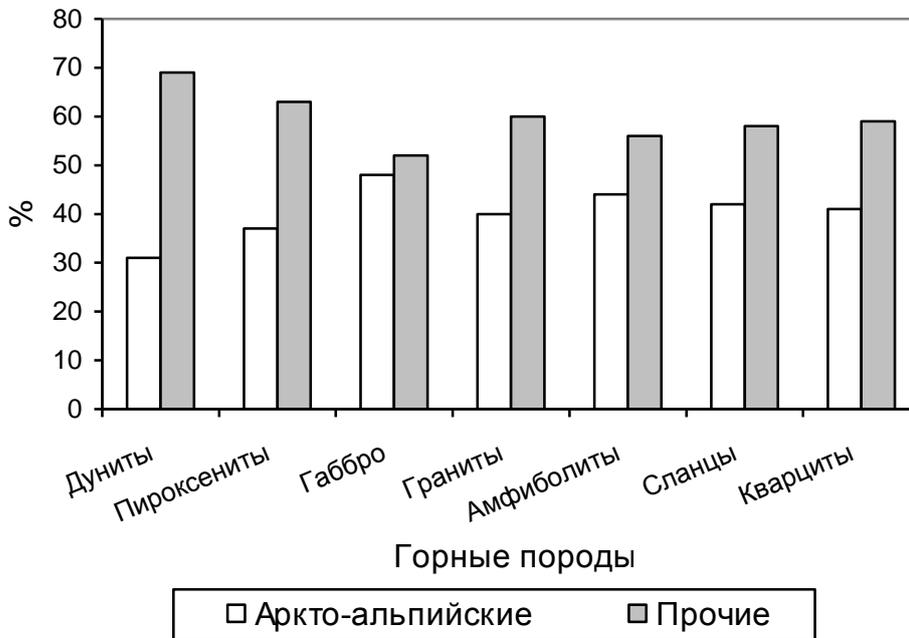


Рис. 3.2.13 Соотношение аркто-альпийских и прочих видов эпигейных лишайников на изученных горных породах

Очевидная связь распространения эпигейных лишайников с особенностями выветривания и его продуктов на разных горных породах позволяет рассматривать их в качестве индикатора. Некоторые свойства продуктов выветривания горных пород (например, особенности гидротермического режима) могут быть описаны только на основе анализа характера лишайникового покрова.

Различия между эпигейными и эпилитными лишайниками в реакции на свойства горных пород

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

Многие закономерности распределения лишайников, принадлежащих к двум субстратным группам, оказались общими. Это прежде всего наличие относительно небольшой группы лишайников, которые являются общими для всех пород. Все эти виды характеризуются широким распространением в высокогорьях и на всех изученных породах. Поэтому, как основу эпилитных сообществ на всех породах, исключая дуниты, создают одни и те же виды, так и в эпигейных сообществах на всех изученных породах существует группа видов, обеспечивающая большое их сходство. Специфику видового состава эпигейных и эпилитных лишайниковых сообществ на разных горных породах создают редко встречающиеся виды.

При этом видов с высокой встречаемостью (ценотической значимостью) среди эпигейных лишайников намного меньше, чем среди эпилитных (рис. 3.2.14). При этом доля единично и редко встречающихся видов среди эпигейных лишайников намного больше, чем среди эпилитных (рис.3.2.15).

Это свидетельствует о большей стабильности и определенности видового состава сообществ эпилитных лишайников, очевидно, связанной с зависимостью от свойств горной породы, большей лимитирующей ролью скального субстрата. Видовой состав эпигейных сообществ характеризуется

меньшей определенностью в связи с меньшей зависимостью от свойств горной породы. Существование такой зависимости подтверждает соотношение «обычных» и «случайных» видов среди эпилитных и эпигейных лишайников на разных горных породах (табл. 3.2.13). Например, легко выветривающиеся сланцы отличаются наибольшей долей «случайных» видов и среди эпилитных, и среди эпигейных лишайников. Среди эпигейных лишайников меньше всего таких видов на кварцитах, где условия самые неблагоприятные.

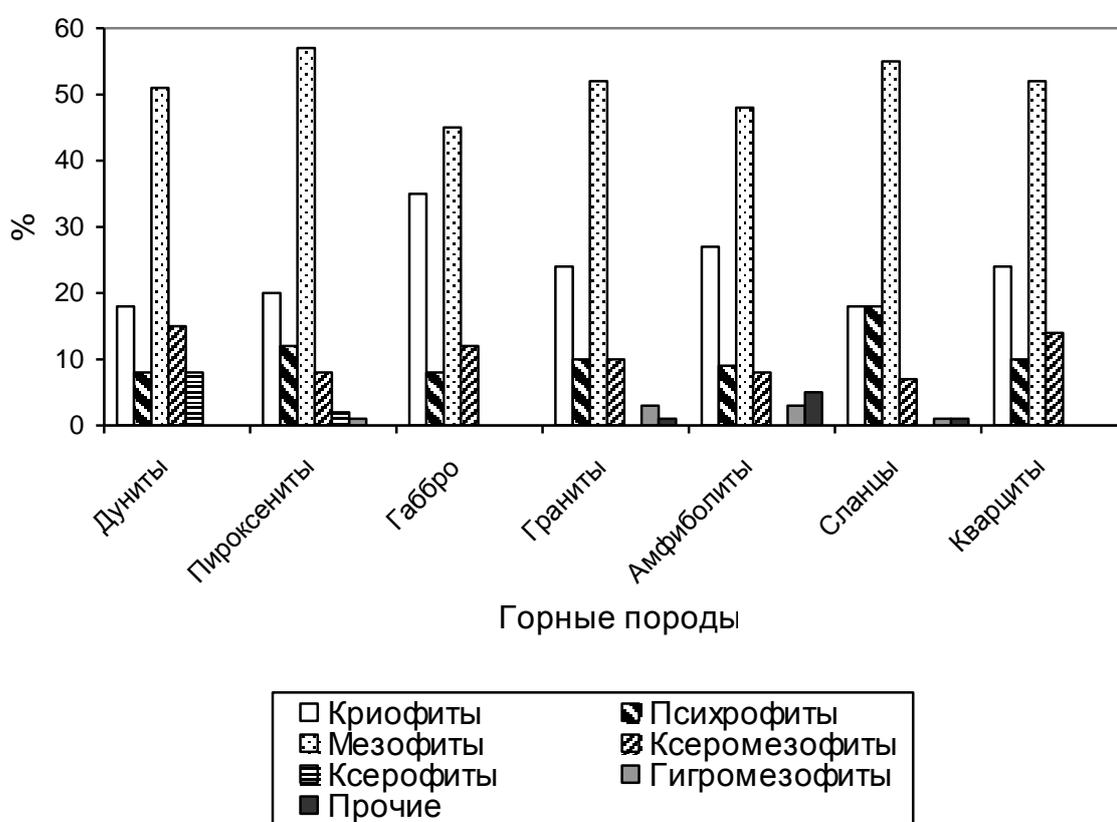


Рис. 3.2.14 Соотношение видов эпигейных лишайников, относящихся к разным экологическим группам на изученных горных породах

Значительные различия выявлены в распределении эпилитных и эпигейных лишайников по группам пород. Если у эпилитных лишайников значительная общность видового состава выявлена между метаморфическими и кислыми породами, а также между изверженными породами, а наименьшей оказалась

доля общих видов между метаморфическими и основными породами, то среди эпигейных лишайников наибольшее число общих видов оказалось именно у изверженных основных и метаморфических пород. Видовой состав и эпигейных, и эпилитных лишайников наименее специфичен на изверженных кислых породах (гранитах).

Таблица 3.2.13

Соотношение «обычных» (постоянных, нередких, спорадически встречающихся) и «случайных» (редко и единично встречающихся) видов на горных породах, %

Группа по категории встречаемости	Горные породы*						
	1	2	3	4	5	6	7
Эпилитные							
обычные	41	42	44	45	51	38	43
случайные	59	58	56	55	49	62	57
Эпигейные							
обычные	30	23	33	35	25	19	40
случайные	70	77	67	65	75	81	59

* 1 – дуниты, 2 – пироксениты, 3 – габбро, 4 – граниты, 5 – амфиболиты, 6 – сланцы, 7 – кварциты



Рис. 3.2.15 Соотношение видов разных классов встречаемости среди эпилитных и эпигейных лишайников

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 ограничивающим видовой разнообразие фактором оказались химические и физические свойства этой породы, охарактеризованные выше.

В ряду кварциты – амфиболиты – сланцы очевидно увеличение числа видов и эпигейных, и эпилитных лишайников. Увеличение видовой разнообразия эпилитных лишайников мы связываем с усложнением минералогического состава, уменьшением плотности породы, увеличением скорости выветривания в этом ряду. Для эпигейных лишайников может иметь значение скорость дезинтеграции породы и образования мелкозема, мощность и влажность (влагоемкость) последнего. Нельзя исключить и значение различий в минеральном и химическом составе пород.

Сравнение доли аркто-альпийских видов среди эпилитных и эпигейных лишайников на разных горных породах показало следующее. Для дунитов, пироксенитов и амфиболитов оно оказалось одинаковым (табл. 3.2.14).

Таблица 3.2.14

Распределение горных пород по доле аркто-альпийских видов среди эпилитных и эпигейных лишайников

Горные породы	Места	
	Эпилитные сообщества	Эпигейные сообщества
Дуниты	1	1
Пироксениты	2	2
Габбро	4-5	7
Граниты	4-5	3
Амфиболиты	6	6
Сланцы	3	5
Кварциты	7	4

Дуниты и пироксениты и продукты их выветривания характеризуются как «теплые», а амфиболиты – как «холодные». Смягчаются в эпигейных сообществах условия на кварцитах, тогда как на сланцах и габбро они оказываются хуже. Это связано, на наш взгляд с тем, что мелкозем на этих двух породах обычно плотный и сырой – холодный. Заметим, что все эти оценки являются условными, однако наличие объяснимых закономерностей свидетельствует об их справедливости.

Относительно более «холодными» оказываются местообитания эпигейных лишайников на габбро и сланцах, относительно более «теплыми» – на гранитах и кварцитах. Это, безусловно, связано с характером продуктов выветривания. Различия между породами в количестве аркто-альпийских видов больше среди эпилитных лишайников, чем среди эпигейных.

Сравнение распределения видов эпигейных и эпилитных лишайников, относящихся к разным экологическим группам, показывает следующее. На дунитах в группе эпигейных лишайников относительно больше криофитов, а также (но в меньшей степени) ксерофитов и ксеромезофитов. Это свидетельствует о высокой водопроницаемости и низкой водоудерживающей способности продуктов выветривания этой породы. На амфиболитах, гранитах, кварцитах, пироксенитах и сланцах сообщества эпигейных лишайников отличаются от эпилитных сообществ меньшей долей криофитов, ксерофитов и ксеромезофитов, большей долей мезофитов. Очевидно, что эпигейные сообщества оказываются в более благоприятных условиях увлажнения.

Таким образом, характер горной породы, определяющий, условия увлажнения и температурный режим, оказывает значительное воздействие на состав и структуру сообществ как эпигейных, так и эпилитных лишайников.

Основной же вывод состоит в том, что особенности горной породы имеют значение не только для тесно связанных с породой эпилитных лишайников, но и для эпигейных, хотя группа видов с высокой

встречаемостью здесь невелика, а специфику видового состава определяют редко и единично встречающиеся виды.

Заключение

Анализ распределения лишайников по субстратам показал обоснованность деления местообитаний и сообществ лишайников на эпигейные и эпилитные. В дальнейшем, при рассмотрении экологических особенностей распространения лишайников мы рассмотрим их отдельно, а при описании динамики лишайникового покрова уделим особое внимание процессу трансформации эпилитных сообществ в эпигейные.

Видовое разнообразие, встречаемость и ценотическая роль лишайников не только в эпилитных, но и в эпигейных сообществах зависит от свойств горных пород – их состава, структуры и отношения к выветриванию. Мягкие сланцы, твердые кварциты, кислые граниты и «ядовитые» дуниты значительно отличаются количеством и набором видов. Видовой состав лишайников наиболее специфичен на изверженных основных породах, и, прежде всего, на дунитах.

Широкий спектр пород, как правило, осваивают виды, характеризующиеся высокой встречаемостью. Поэтому ядро сообществ лишайников составляют общие для всех пород виды. В сообществах останцов и россыпей это типичные эпилиты, стресс-толеранты, адаптированные к выживанию на каменных поверхностях. К ним присоединяется относительно неширокий круг видов, которые постоянно присутствуют в сообществах. Количество редко и единично встречающихся видов значительно варьирует. Эпигейные сообщества слагаются небольшим числом видов, присутствующих на всех или многих горных породах. Специфику видового состава лишайников определяют редко и единично встречающиеся виды.

Свойства горной породы определяют состав и структуру не только эпилитных, но и эпигейных сообществ, несмотря на менее тесную связь эпигейных лишайников с горной породой.

Очевидная связь распространения лишайников со свойствами породы позволяет рассматривать лишайники в качестве индикатора. Лишайники реагируют на минеральный и химический состав, структуру породы, ее прочность, пористость, скорость выветривания, свойства продуктов выветривания, которые, в том числе, определяют гидротермический режим, складывающийся на поверхности горных пород и продуктах их выветривания. Особенности гидротермического режима, зависящие от свойств горной породы, могут быть описаны, исходя из анализа соотношения лишайников с разным географическим распространением и отношением к условиям увлажнения. Различия в соотношении лишайников с разным характером распространения, относящихся к разным экологическим группам позволяют разделить породы на «холодные» и «теплые», а также сгруппировать их по условиям увлажнения. На этой основе можно дифференцировать горные породы по степени благоприятности условий для биоты, и лишайники являются, пожалуй, единственными представителями последней, которые позволяют дать такую оценку.

3.3. ВЛИЯНИЕ ОРИЕНТАЦИИ И КРУТИЗНЫ НА СОСТАВ И СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВ ЛИШАЙНИКОВ

В горных районах рельеф, где слагается из множества граней, ориентация является одним из важных факторов перераспределения солнечной энергии. Неодинаковое соотношение тепла и влаги на разноориентированных склонах служит главной причиной ландшафтных различий между ними (Щербаков, 1970а, 1970б; Щербаков, Кириллова, 1970; Holland, Stein, 1975). Различия в растительности северных и южных склонов описаны на всех широтах. Отмечается, что растительность северных склонов более сходна с растительностью территорий, расположенных севернее или выше над уровнем моря, поскольку годовое количество солнечной радиации зависит не только от широты местности, но также от крутизны и ориентации (экспозиции) склона. Наибольший контраст между северными и южными

склонами оказывается в средних широтах (Holland, Stein, 1975). Исследования показали, что южные склоны получают больше тепла, но отличаются более значительными суточными, сезонными и годовыми температурными колебаниями (Waragai, 1998).

Роль крутизны склонов в распределении растительности не отрицается. При этом одни авторы считают, что на всех широтах и при любых сочетаниях климатических элементов крутизна сказывается на глубине радиационных и ландшафтных различий, возникающих под влиянием ориентации (Щербаков, 1970а). Другие отмечают, что в средних широтах растительность на крутых южных склонах должна иметь более южный характер, чем на пологих, а в более высоких широтах крутизна склона не должна играть большой роли (Holland, Stein, 1975). Наблюдения в Заилийском Алатау и в Хибинах подтвердили, что в субарктических горах экспозиция несравненно слабее сказывается на распределении растений, чем в горах южных широт (Куваев, 1980а, 1980б).

В.Б. Куваев (1980б) рассматривает приуроченность растений и лишайников к склонам северной экспозиции как дополнительную информацию для суждения о широтных сменах в растительном покрове и отмечает, что правило предварения (Буш, 1917; Алехин, 1936, по: Куваев, 1980б) не прослеживается в распространении растений на Приполярном Урале – арктические виды избегают северных склонов, а некоторые северные виды спускаются в долины. Спуск видов в долины мы не считаем нарушением правила предварения, объясняя это спецификой условий, в данном случае – температурными инверсиями (Magomedova, 2001). Подтверждением этого можно считать то, что сообщества эпифитных лишайников на Полярном Урале характеризуются самым низким разнообразием и покрытием в долинных лесах, а не на верхней и северной границе леса, как можно было ожидать (Рябицева, 2000). И таким же образом изменяется частота температурных повреждений в древесине, образование которых связано именно с температурными инверсиями и значительными

суточными амплитудами температуры (Гурская, 2000). Таким образом, сложный рельеф гор требует выявления и анализа всех факторов, влияющих на распространение биоты.

Роль ориентации и крутизны в распределении лишайников не ясна. Исследователи отмечают, например, отсутствие *Rhizocarpon geographicum* на ориентированных на юг поверхностях в Колорадо (Birkeland, 1973) и Швейцарских Альпах (Haerberli et al., 1979). В высокогорьях Кавказа и Тянь-Шаня 11% исследованных видов связано с конкретной экспозицией, так же мало видов встречается на всех склонах (Мартин, 1968e). По мнению Ю.Л. Мартина (1968e, 1987), наклон субстрата является второстепенным фактором и оказывается важным лишь при крайних значениях. Влияние ориентации и крутизны на распространение лишайников связано с перераспределением интенсивности освещения, увлажненности, снежного покрова, температуры (Armstrong, 1977; Haerberli et al., 1979; Pentecost, 1979; Kershaw, 1983; Waragai, 1998; Khodosovtsev et al., 2000). Чрезвычайно интересно заключение, связывающее рост и распространение лишайников (в аридном горном районе) с большей выветрелостью ориентированных на юг поверхностей пород, что происходит из-за резких температурных колебаний (Waragai, 1998).

Лишайники, особенно эпилитные, мы считаем наиболее удобным объектом для изучения роли ориентации и крутизны. Главное достоинство состоит в элиминации фактора влагонакопления в почве, затмевающего роль ориентации и крутизны при изучении эпигейных лишайников, мхов и цветковых растений (Rune, 1965). Зависимость видового состава и покрытия лишайников от ориентации и крутизны поверхности, на которой формируется лишайниковая группировка, изучали на двух ультраосновных породах в горных тундрах Северного Урала (Магомедова, 1979, 1984).

3.3.1. Влияние ориентации склонов

Влияние ориентации склонов на эпилитные сообщества

Незначительные различия в видовом разнообразии эпилитных сообществ на разноориентированных склонах на пироксенитах связаны с изменением числа видов листоватых лишайников (рис. 3.3.1). При относительно небольшом общем количестве последних, различия следует признать значимыми, тем более, что они объяснимы – южный склон, где листоватые лишайники максимально разнообразны, самый теплый, а восточный, где их меньше всего, более сухой в сравнении с западным и северным при господстве западных и северо-западных ветров.

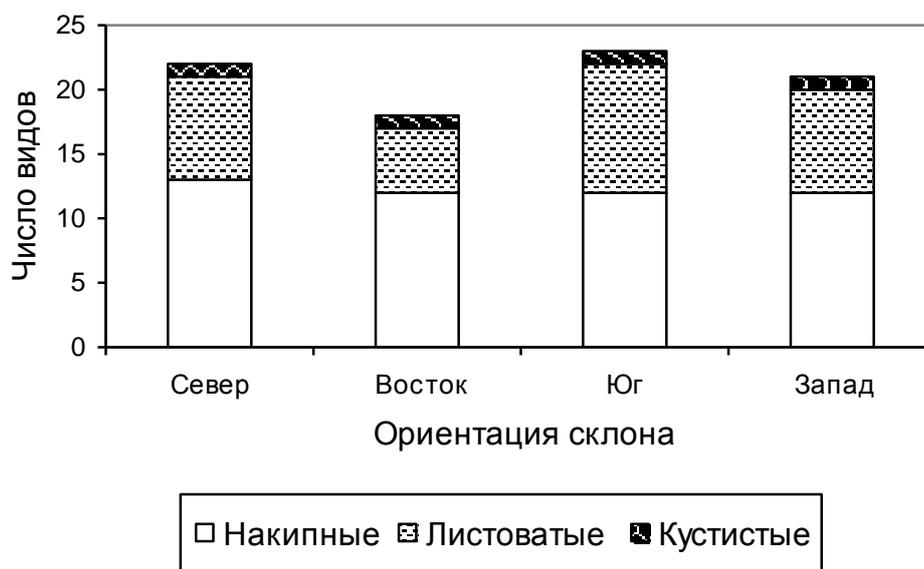


Рис. 3.3.1 Зависимость видового разнообразия эпилитных лишайниковых сообществ от ориентации склона на пироксенитах (Северный Урал, Косьвинский Камень)

Число видов накипных и кустистых лишайников одинаково на всех склонах. Дефицитные в отношении влагообеспеченности, но «теплые» дуниты дают другой пример – здесь на различия в ориентации реагируют накипные лишайники, максимального разнообразия достигая на наиболее увлажненном склоне западной ориентации, а наименьшего на холодном и иссушаемом

ветрами северном (рис. 3.3.2). Таким образом, изменения видового разнообразия в зависимости от ориентации следует признать закономерными (экологически обусловленными).

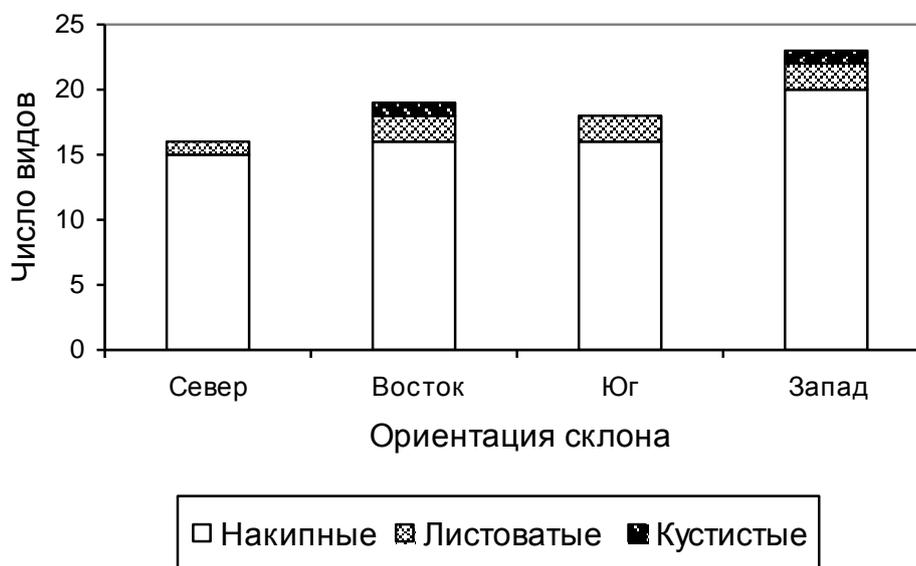


Рис. 3.3.2 Зависимость видового разнообразия эпилитных лишайниковых сообществ от ориентации склона на дунитах (Северный Урал, Косьвинский Камень)

Самое высокое покрытие в сообществах эпилитных лишайников на пироксенитах зафиксировано на западном склоне, несколько меньшее – на южном склоне, наименьшее - на северном склоне (рис. 3.3.3). Интересно, что высокое покрытие в сообществах лишайников на наиболее увлажненном западном склоне обеспечивают накипные виды, тогда как покрытие листоватых лишайников кажется связанным с теплообеспеченностью. Более высокое покрытие имеют сообщества лишайников на южных и западных склонах и на дунитах (36% и 34%), и на пироксенитах (65% и 72%), а более низкое – на северных и восточных склонах (30% и 27%, 59% и 61%, соответственно)(рис. 3.3.3).

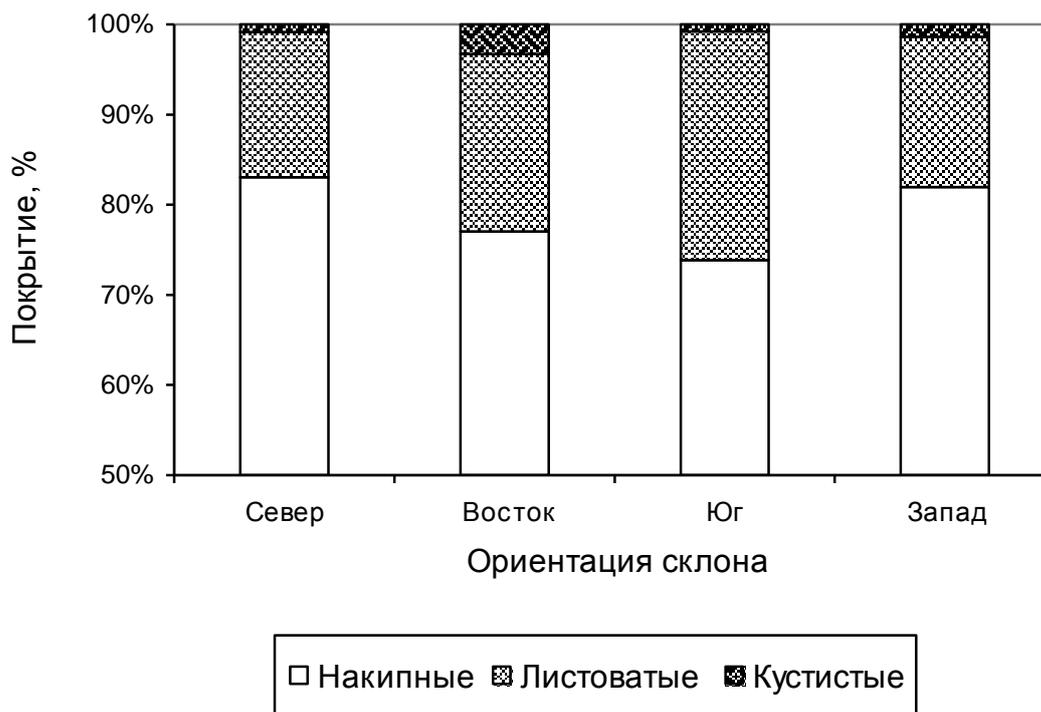


Рис. 3.3.3 Зависимость общего покрытия эпилитных лишайниковых сообществ от ориентации склона на пироксенитах (Северный Урал, Косьвинский Камень)

Радикально не меняя состав эпилитных сообществ, ориентация склона сказывается на их структуре, поскольку многие виды лишайников значительно меняют покрытие в сообществах на разноориентированных склонах (Приложение 3, рис. 3.2).

Влияние ориентации склонов на эпигейные сообщества

Эпигейные лишайниковые сообщества на крутых западном и северном склонах Косьвинского Камня фрагментарны, сложены *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Flavocetraria cucullata*. На холодном северном склоне в лишайниковых тундрах появляется *Cetrariella delisei*, которая в южной части Северного Урала приурочена к верхней части пояса горных тундр к сырým тундрам на плоских привершинных поверхностях. На восточном склоне лишайниковые тундры занимают относительно большие площади. Они

отличаются разнообразием видового состава. В большей части сообществ доминируют представители рода *Cladina*, хотя есть также алекториевые и цетрариевые тундры. Такое распределение эпигейных сообществ мы связываем с тем, что на эпигейные сообщества восточного склона меньшее влияние оказывают ветры, иссушающие тундры северного и западного склонов, кроме того, он более пологий - с него медленнее стекает вода, поступающая с осадками, и больше задерживается мелкозема, аккумулирующего влагу.

В эпигейных лишайниковых сообществах на дунитах на северном склоне большей оказалась видовая насыщенность (восемь видов против пяти на южном склоне). Плотность дернины и покрытие на северном склоне также достоверно больше (табл. 3.3.1). На северном склоне роль представителей рода *Cladina* и группы родов *Cetraria* (*Cetraria*+ *Flavocetraria*) в покрытии одинакова, *Alectoria* – вдвое меньше. На южном склоне доминируют кладины. Роль *Alectoria ochroleuca* и лишайников группы *Cetraria* (*Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*). Меньшая плотность дернины, большая роль кладин в сложении лишайниковых тундр южного склона могут свидетельствовать о более благоприятных условиях увлажнения. Различия в условиях увлажнения склонов связаны с действием ветра, который иссушает северный склон летом и сдувает с него снег зимой.

Таблица 3.3.1

Сравнение эпигейных лишайниковых сообществ, формирующихся на разных склонах дунитового «плеча» горы Косьвинский Камень (Северный Урал)

Ориентация склона	Число подцелиев/учетная площадка	Покровение, %	Доля в покрытии, %		
			<i>Cladina</i>	<i>Cetraria</i>	<i>Alectoria</i>
Северная	371±42	64±7	40	40	20
Южная	296±26	45±5	50	25	25

Сравнение изменений в эпилитных и эпигейных сообществах на склонах разной ориентации приводит нас к выводу, что для эпигейных

лишайников наиболее важными оказываются условия увлажнения, тогда как для эпилитных значимы обусловленные разной ориентацией склонов изменения в температурном режиме.

Основной результат проведенного исследования состоит в следующем. Известно, что западные мезосклоны несколько теплее восточных и по ландшафтными признакам находятся ближе к южным, чем восточные. По величине радиационных различий склонов особенно выделяется полоса между 50-й и 65-й параллелями (Косьвинский Камень - 59°30'). Именно в этой полосе при достаточной крутизне склонов, высоких значениях коэффициента континентальности и благоприятном соотношении тепла и влаги влияние экспозиции может приводить к глубоким ландшафтными различиям (Щербаков, Кириллова, 1970). Оказалось, что лишайники достаточно чувствительны, чтобы индцировать эти различия - обнаружены достоверные различия в покрытии лишайников на склонах северном и восточном, с одной стороны, и западном и южном - с другой. В то же время, между северным и восточным, а также южным и западным склонами эти различия менее значительны. Ориентация склонов не меняет структуры лишайникового покрова, но вносит изменения в структуру сообществ через изменение покрытия видов, чутко индцирующих разницу в гидротермическом режиме разноориентированных склонов. Поэтому для анализа зависимости состава и структуры сообществ эпилитных лишайников в зависимости от крутизны, высоты над уровнем моря и проч. мы использовали описания лишайниковых сообществ, выполненные на восточных склонах обследованных горных массивов.

3.3.2. Влияние ориентации поверхности глыб

Влияние ориентации поверхности глыб на состав и структуру сообществ эпилитных лишайников изучали на пироксенитах в центральной части пояса горных тундр на восточном склоне Косьвинского Камня на Северном Урале (Магомедова, 1984).

При одинаковой видовой насыщенности наибольшее число видов обнаружено на поверхностях, ориентированных на восток (рис. 3.3.4). В наибольшем количестве здесь представлены и накипные, и листоватые, и кустистые лишайники. На южных поверхностях обнаружено 49 видов. Несколько меньшее число видов на поверхностях, обращенных к северу, но здесь больше видов накипных лишайников и меньше листоватых, чем на поверхностях, ориентированных на юг. Наименьшее число видов - на западных поверхностях.



Рис. 3.3.4 Зависимость видового разнообразия сообществ эпилитных лишайников от ориентации поверхности каменных глыб на пироксенитах (Северный Урал, Косьвинский Камень)

Наибольшее покрытие в сообществах эпилитных лишайников зафиксировано на поверхностях южной ориентации. Здесь самое высокое покрытие имеют накипные и листоватые лишайники (рис. 3.3.5). На восточных поверхностях общее покрытие меньше, но покрытие листоватых лишайников такое же, как и на южных. Покрытие кустистых лишайников здесь максимальное. Покрытие на поверхностях, ориентированных на север и

запад, значительно меньше, покрытие накипных лишайников на них одинаково, доля листоватых несколько больше на северных поверхностях.

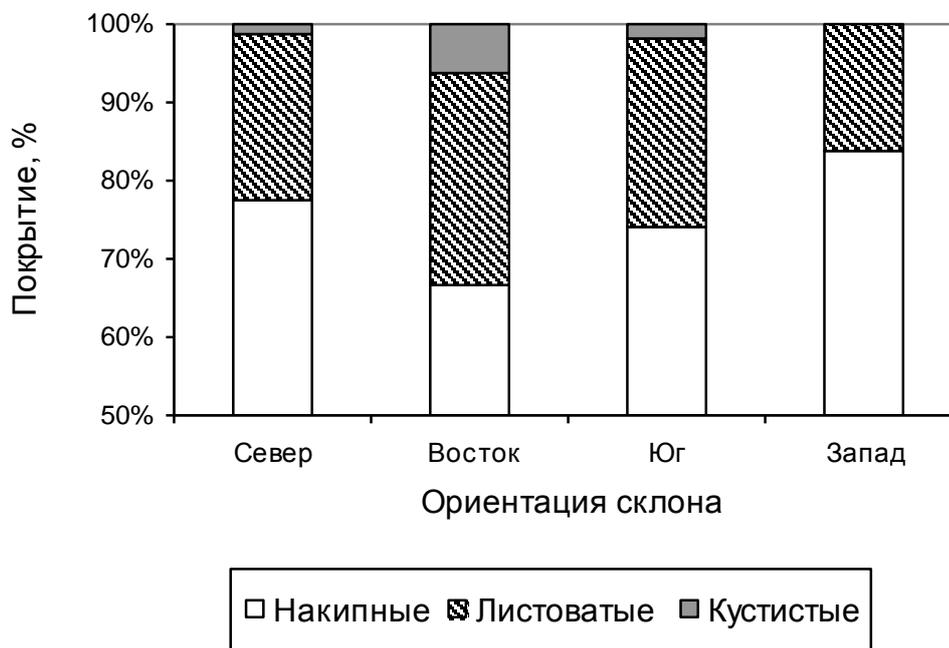


Рис. 3.3.5 Зависимость покрытия сообществ эпилитных лишайников от ориентации поверхности каменных глыб на пироксенитах (Северный Урал, Косьвинский Камень)

Наименьшее покрытие и число видов на поверхностях, ориентированных на запад. На поверхностях глыб, обращенных на запад, к склону, лишайниковые группировки имеют особое строение. На их формирование оказывают влияние движущиеся сверху вода, снег, материал выветривания, а также затененность в связи с общей восточной ориентацией склона. Мы не включали эти группировки в анализ изменения лишайникового покрова с высотой и динамических процессов.

Максимальное общее число видов листоватых и кустистых лишайников, наибольшее покрытие на поверхностях восточной ориентации связаны с тем, что при достаточной освещенности они защищены не только от воды и снега, а также от ветра, оказывающего иссушающее действие и вызывающего механическую эрозию. Поверхности, обращенные на юг,

скрыты от господствующих ветров и при общей восточной ориентации склона зачастую оказываются расположенными в своеобразных нишах. Этим можно объяснить самое большое общее покрытие. С некоторой затененностью связано меньшее покрытие кустистых лишайников, а также отсутствие тяготения листоватых лишайников к южным поверхностям.

Достоверные изменения покрытия на разноориентированных поверхностях каменных глыб демонстрируют многие виды, в том числе - наиболее широко распространенные (рис. 3.3.6). Наименьшее изменение покрытия на поверхностях разной ориентации отмечено у *Rhizocarpon geographicum* и *Protoparmelia badia*. На северных поверхностях наибольшее покрытие у *Lecidea pantherina*, *Porpidia flavocoerulescens*, *Tremolecia atrata*, *Lecanora polytropa*, *L. cenisia*, *Umbilicaria cylindrica*. Это связано с ослабленной конкуренцией со стороны листоватых форм и конкурентно активных накипных. Наименьшее покрытие у *Lasallia pustulata*, *L. pennsylvanica*, *Umbilicaria provoscidea*, *Parmelia centrifuga* обусловлено затененностью и сильными постоянными ветрами. На поверхностях, ориентированных на восток, наибольшее покрытие у *Lasallia pustulata*, *Umbilicaria proboscidea*, *U. arctica*, *U. polyphylla*. На западных поверхностях уменьшается покрытие у всех лишайников, кроме *Protoparmelia badia*. На поверхностях, обращенных к югу, максимальное покрытие у *Ophioparma ventosa*, *Protoparmelia badia*, *Ochrolechia lactea*, *Lasallia pennsylvanica*, *Parmelia omphalodes*, *P. centrifuga*, *Melanelia hepaticum*, т.е. активных конкурентов; наименьшее - у *Lecanora polytropa*, *Porpidia flavocoerulescens*, *Tremolecia atrata* - самых слабых конкурентов.

Таким образом, ориентация поверхности каменных глыб оказывает воздействие на состав и структуру сообществ лишайников. Это, безусловно, происходит в связи с изменением гидротермического режима и определяется условиями конкретных местообитаний. Поэтому для анализа зависимости состава и структуры сообществ эпилитных лишайников в зависимости от

крутизны, высоты над уровнем моря и проч. мы использовали описания лишайниковых сообществ, выполненные на глыбах восточной ориентации.

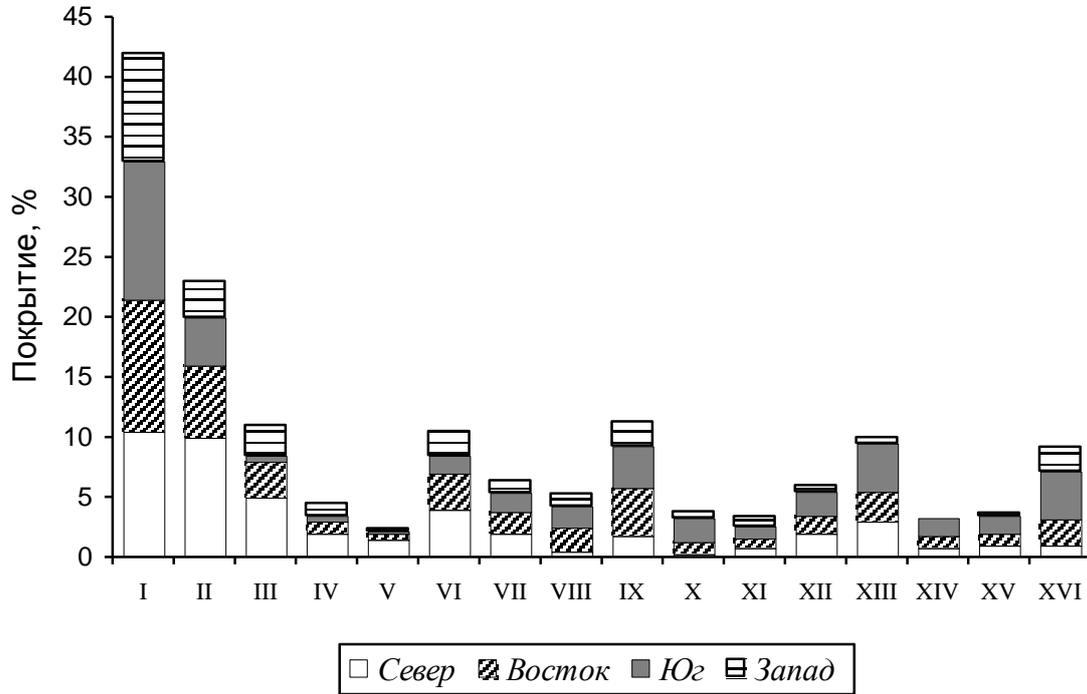


Рис. 3.3.6 Зависимость покрытия некоторых видов лишайников на пироксенитах от ориентации поверхности глыб

I – *Rhizocarpon geographicum*, II – *Lecidea pantherina*, III – *Porpidia flavicunda*, IV – *Tremolecia atrata*, V – *Lecanora cenisia*, VI – *Lecanora polytropa*, VII – *Umbilicaria cylindrica*, VIII – *Umbilicaria proboscidea*, IX – *Lasallia pustulata*, X – *Lasallia pensylvanica*, XI – *Protoparmelia badia*, XII – *Ochrolechia lactea*, XIII – *Ophioparma ventosa*, XIV – *Parmelia omphalodes*, XV – *Melanelia hepaticum*, XVI – *Arctoparmelia centrifuga*

3.3.3. Влияние крутизны поверхности глыб

Зависимость числа видов и покрытия эпилитных лишайниковых сообществ, формирующихся на пироксенитах, от крутизны поверхности глыб изучена на поверхностях восточной ориентации. Для анализа использованы описания с поверхностями горизонтальных и с уклоном 15°, 30°, 45°, 60°, 75°, 90°, 105°, 120°.

Обращают на себя внимание малое количество видов, низкая видовая насыщенность, значительно меньшее покрытие и отсутствие листоватых и кустистых лишайников на поверхностях с углом наклона 90° и более (рис. 3.3.7, 3.3.8).

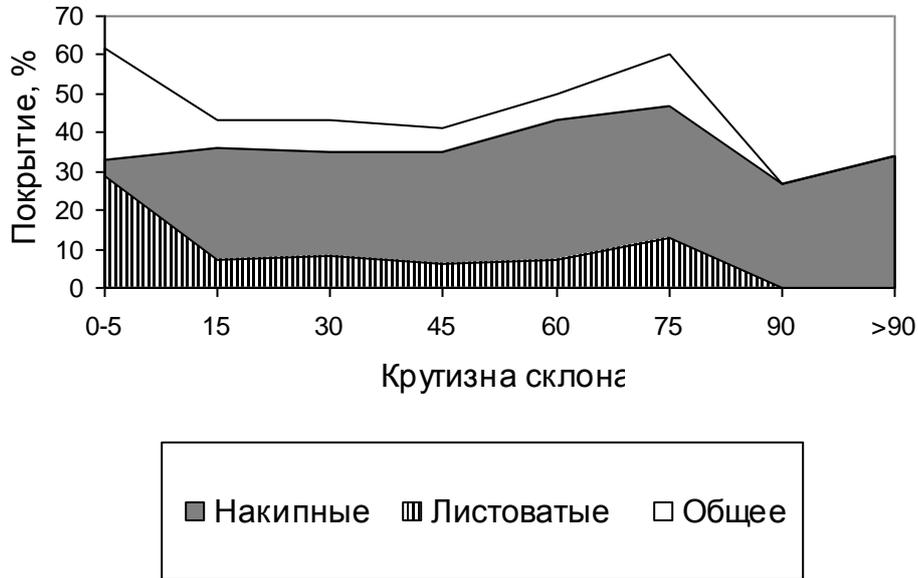


Рис. 3.3.7 Зависимость числа видов в эпилитных лишайниковых сообществах на пироксенитах от крутизны поверхности глыб

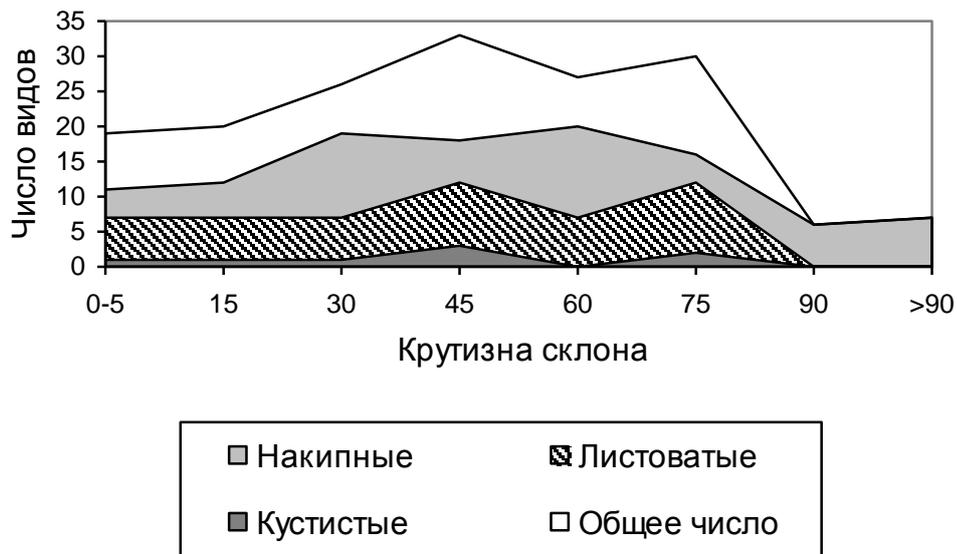


Рис. 3.3.8 Зависимость покрытия в эпилитных лишайниковых сообществах на пироксенитах от крутизны поверхности глыб

Не обнаружено различий в числе видов на горизонтальных поверхностях и поверхностях с углом наклона менее 15° . Увеличение числа видов на поверхностях с наклоном 30° произошло за счет накипных форм. Максимально число видов на поверхностях с наклоном 45° и 75° , здесь же наибольшее число видов листоватых и кустистых лишайников. Наибольшая видовая насыщенность характерна для сообществ на горизонтальных поверхностях. Достоверных различий в этом показателе в сообществах на поверхностях с наклоном от 15° до 75° не выявлено.

Покрытие лишайников максимально на поверхностях горизонтальных и с наклоном 75° . При угле наклона 75° больше всего накипных лишайников, на горизонтальных - листоватых. Одинаково покрытие на поверхностях с уклоном от 15° до 45° , затем оно увеличивается. На поверхностях с уклоном от 15° до 60° одинаково покрытие листоватых форм.

С увеличением крутизны увеличивается покрытие у *Rhizocarpon geographicum*, *Lecanora cenisia*, *Parmelia centrifuga*, *Tremolecia atrata* (до 75%), *Protoparmelia badia*; уменьшается покрытие *Lasallia pensylvanica*, *Parmelia saxatilis*, *Melanelia hepatizon*, *Lecanora polytropa*, *Lecidea pantherina*, *Porpidia flavicunda*. Два последних вида увеличивают покрытие на поверхностях крутизной более 75° (рис. 3.3.9). Низкое покрытие *Lecanora polytropa* на поверхностях крутизной до 20° мы связываем с ее слабой конкурентной активностью. Мало изменяется покрытие *Ophioparma ventosa*, и только на горизонтальных поверхностях ее несколько стесняют листоватые лишайники. *Umbilicaria cylindrica* и *U. proboscidea* реагируют сходным образом на изменение крутизны в промежутке от 15° до 90° . Различия в покрытии на горизонтальных поверхностях связаны, по всей вероятности, с морфологическими особенностями, поскольку в конкурентном отношении *Umbilicaria cylindrica* даже более активна.

Малое число видов, небольшую видовую насыщенность и низкое покрытие лишайников на поверхностях с уклоном 90° и более можно

объяснить затененностью, худшими условиями увлажнения, трудностью первоначального закрепления лишайников на этих поверхностях. Максимальное покрытие листоватых форм на горизонтальных поверхностях - лучшими условиями увлажнения за счет задержки влаги, скопления частиц мелкозема, а также большей возможностью для закрепления и удерживания частей слоевищ.

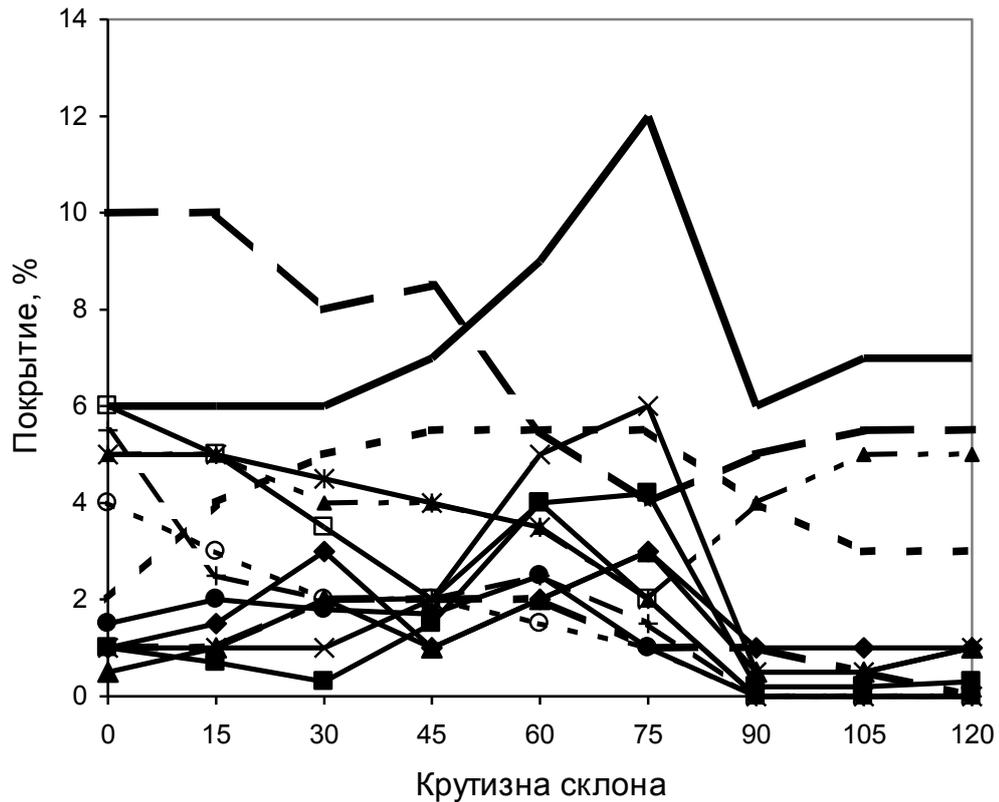


Рис. 3.3.9 Зависимость покрытия некоторых видов эпилитных лишайников от крутизны поверхности глыб пироксенита

В умеренных широтах на восточных склонах с ростом крутизны (до 70°) увеличивается приход солнечной радиации (Щербаков, 1970б). С этим, очевидно, связан рост числа видов и покрытия лишайников с возрастанием угла наклона поверхностей, на которых формируются сообщества лишайников. Лишайники достаточно чувствительны, чтобы индцировать эти различия. Поэтому для анализа зависимости состава и структуры сообществ эпилитных лишайников в зависимости от ориентации, высоты над уровнем моря и проч. использовали описания лишайниковых сообществ, выполненные на поверхностях каменных глыб с наклоном 30-60°.

Заключение

Таким образом, состав и строение сообществ лишайников в значительной степени зависят от ориентации и крутизны склонов и поверхностей, на которых они формируются. Ориентация и крутизна склонов и поверхностей не меняет структуры лишайникового покрова, но вносит изменения в состав и структуру сообществ через изменение покрытия видов, чутко индцирующих разницу в гидротермическом режиме.

Реакция лишайников на изменение ориентации и крутизны зависит от индивидуальных требований к среде, особенностей морфологии, конкурентной активности. По-видимому, для эпигейных лишайников более важными оказываются условия увлажнения, тогда как для эпилитных более значимы изменения в температурном режиме.

Сравнение изменений в эпилитных и эпигейных сообществах на склонах и поверхностях разной ориентации и крутизны демонстрирует значительные различия в видовом разнообразии, но наиболее точным индикатором является общее покрытие лишайников. Картину распределения эпилитных лишайников в зависимости от ориентации и крутизны определяет совокупное покрытие накипных форм. Покрытие листоватых и кустистых лишайников невелико и отличается большой изменчивостью.

Важнейший результат проведенного исследования – доказательство возможности использования лишайников для индикации ландшафтных различий, гидротермического режима, а возможно и его изменений.

Учитывая зависимость состава и структуры сообществ лишайников от ориентации и крутизны для анализа закономерностей высотного и широтного распределения лишайников, выявления динамических процессов использовали описания лишайниковых сообществ, выполненные на восточных склонах обследованных горных массивов, на поверхностях восточной ориентации с уклоном 30-60°.

3.4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЫСОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ

Дифференциация природных условий в горных странах подчиняется закону зональности и высотной поясности. Фенологическое проявление биоклиматического закона (Hopkins, 1920) показало, что 1° градус широты равен 120 м высоты над уровнем моря (Aitken, 1922). Одна из фундаментальных проблем биогеографии состоит в выявлении роли широтно-зональной и высотной дифференциации факторов среды в организации живого покрова Земли (Вальтер, Алехин, 1936; Воронов, 1976; Леме, 1976). Решение проблемы связано, в частности, с изучением закономерностей распределения биотических комплексов в высотных гидротермических градиентах на разных широтах, изменения их разнообразия, продуктивности и динамики.

Изучение зонального и высотного распределения растительности имеет давние традиции. Как известно, идеи о закономерной дифференциации растительного покрова по зонам и высотным поясам были впервые сформулированы А. Гумбольдтом (Humboldt, 1817), развиты в трудах В.В. Докучаева (1899) и Л.С. Берга (1947, 1952). В последующих работах была показана определенная аналогия между зональными подразделениями и высотными поясами, вскрыта зависимость поясности растительности от зонального положения горной страны или ее части (Толмачев, 1948;

Горчаковский, 1954, 1955, 1960, 1966а, 1968, 1975; Станюкович, 1955, 1973; Прокаев, 1959, 1962; Горчаковский, Куваев, 1985).

Уникальный объект для анализа закономерностей высотного распределения биоты представляет собой Урал, протянувшийся с севера на юг более чем на 2000 км от тундровой зоны до степной. Высотную дифференциацию растительного покрова Урала описывали многие исследователи, но наиболее глубоко и полно структура высотной поясности и соотношение между поясами и зонами растительности проанализированы П.Л. Горчаковским (1966, 1968, 1975 и др.). Тем не менее, в изучении высотной поясности Урала, а также в целом бореальных и арктических высокогорий, существуют очевидные пробелы. В частности, загадочным ландшафтом остаются холодные гольцовые пустыни. «Совершенно недостаточно изучены самые важные растения гольцовых пустынь – лишайники» (Куваев, 1985: стр. 21).

Интерес к высотно-поясному распределению лишайников возник давно (Еленкин, 1904; Рассадина, 1938; Макаревич, 1958; Копачевская, 1963; Мартин, 1964, 1968е; Рябкова, 1965; Домбровская, 1970; Голубкова, 1975, 1983; Куваев, 1980б; Hansen, 1971; Hansen, 1978; Egea, Llimona, 1987; Azuaga et al, 2000 и др.). Теперь уже традиционно, высотно-поясное распределение лишайников характеризуют в своих работах очень многие исследователи (Кравчук, 1982; Седельникова, 1985; Иванов, 1990; Байбулатова, 1991; Гёз, 1993; Урбанавичене, 1997; Слонов, 1999; Порядина, 2000 и др.). Большая часть этих исследований выполнена на «флористической» основе – при анализе видового разнообразия лишайников оценивается приуроченность видов к высотным поясам растительности, определяется количество видов в каждом поясе. В ряде работ определено число видов, характерных для каждого пояса, а также соотношение видов, относящихся к разным экологическим и субстратным группам, географическим элементам, морфологическим типам. Оценка тенденций в изменении лишайникового покрова с высотой оказывается противоречивой. Некоторые исследователи

отмечают снижение разнообразия и биомассы лишайников в высотном градиенте (Pintado et al., 2000), другие отметили рост видового разнообразия (Джураева, 1993; Куваев и др., 2002).

Эти материалы, безусловно, не дают полного представления о высотном распределении лишайников. В то же время, исследование лишайников чрезвычайно перспективно в связи с их широким распространением в верхних поясах гор и в полярных областях, обусловленным биологическими особенностями лишайников (Мартин, 1982а, 1987; Магомедова, 1985а, 1996; Pintado et al., 2000; Magomedova, 2001). Наше исследование посвящено описанию высотного распределения лишайников на синэкологической основе и анализу его зональных изменений в бореальных и арктических высокогорьях, где особенно отчетливо проявляется зависимость организмов, популяций и сообществ от климатических факторов. Мы рассматриваем высотное распределение лишайников как простейшую модель для изучения общеэкологических явлений. Изучение закономерностей высотного распределения лишайников представляет интерес с нескольких точек зрения: дает возможность оценить чувствительность лишайников к изменению высоты над уровнем моря как фактору среды; позволяет получить информацию об особенностях распространения видов; может помочь в уточнении границ высотных поясов (прежде всего - границы пояса холодных гольцовых пустынь). Особое значение имеет изучение возможности использования лишайников для индикации гидротермических параметров среды, а также создание методической и информационной основы для мониторинга глобальных климатических изменений.

Модельным объектом для изучения высотного распределения лишайников послужил горный массив Косьвинский Камень на Северном Урале. Материал собирался вдоль высотного профиля. Анализировали и сравнивали описания, выполненные на высоте 1000, 1100, 1200, 1300, 1400, 1500 м над уровнем моря. Поскольку в ходе полевого исследования были

выявлены значительные изменения в лишайниковом покрове на высоте около 1400 м, то в промежутке от 1350 м до 1500 м были заложены дополнительные трансекты. На основании анализа высотного распределения видов и изменения состава и структуры сообществ лишайников были выделены четыре высотных ступени: подгольцовые редколесья; нижняя часть пояса горных тундр; центральная часть пояса горных тундр; верхняя, переходная к поясу холодных гольцовых пустынь, часть пояса горных тундр и пояс холодных гольцовых пустынь. Им соответствуют высотные группы лишайников. На всех широтных отрезках Уральского хребта мы использовали эту градацию, элиминируя этим различия в высоте над уровнем моря, на которой расположены одни и те же высотные пояса растительности на разных широтах. На Косьвинском Камне соотношение высотных ступеней и высот над уровнем моря оказалось следующим: 1 ступень – до 1000 м, 2 ступень – 1000-1100 м, 3 ступень – 1200-1300 м, 4 ступень – 1400-1500 м. Верхняя ступень – переход от пояса горных тундр к поясу холодных гольцовых пустынь. Таким образом, высотное распределение анализируется в пределах пояса горных тундр.

3.4.1. Типы высотного распределения видов лишайников

Анализ высотного распределения видов проводился на основе анализа описаний сообществ эпилитных и эпигейных лишайников.

В Приложении 3 (табл. 3.5, 3.6) показано распределение видов по высотным группам, положение высотных эколого-ценотических оптимумов и встречаемость видов на разных высотах. Выделены следующие типы высотного распределения видов:

1. Имеют высокую встречаемость на всех высотах с четко выраженным оптимумом:

в верхней части пояса горных тундр (на Косьвинском Камне 1400-1500 м) - *Lecidea lapicida*, *Melanelia hepatizon*, *Porpidia flavicunda*, *Rhizocarpon*

geographicum, *Tremolecia atrata* в эпилитных сообществах, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria islandica* в эпигейных сообществах;

в средней части пояса горных тундр (на Косьвинском Камне 1200-1300 м) - *Pseudephebe pubescens* в эпилитных сообществах, *Cladina rangiferina* в эпигейных сообществах;

в нижней части пояса горных тундр (на Косьвинском Камне 1000-1100 м) - *Arctoparmelia centrifuga*, *Ophioparma ventosa*, *Parmelia saxatilis*, *Alectoria ochroleuca*, *Protoparmelia badia*, *Rhizocarpon badioatrum*, *Tephromela atra* в эпилитных сообществах, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria laevigata*, *Cladina arbuscula*, *C. mitis*, *C. stellaris*, *Cladonia amaurocraea* в эпигейных сообществах.

2. Имеют высокую встречаемость на всех высотах с нечетко выраженным оптимумом - *Lecanora polytropa*, *Lecidea confluens*, *Umbilicaria proboscidea* в эпилитных сообществах, *Flavocetraria cucullata* в эпигейных сообществах.

3. Имеют среднюю встречаемость на всех высотах с четко выраженным оптимумом:

в верхней части пояса горных тундр - *Sphaerophorus fragilis*, *Umbilicaria arctica* в эпилитных сообществах, *Alectoria nigricans*, *Cetrariella delisei*, *Melanelia stygia*, *Thamnolia vermicularis* в эпигейных сообществах;

в средней части пояса горных тундр - *Rhizocarpon hochstetteri*, *Tephromela armeniaca*, *Umbilicaria hyperborea* в эпилитных сообществах, *Cladonia peziziformis* в эпигейных сообществах;

в нижней части пояса горных тундр - *Candelariella vitellina*, *Cetraria odontella*, *Cladonia bellidiflora*, *Lasallia pensylvanica*, *L. pustulata*, *Parmelia omphalodes*, *Rhizocarpon eupetrarioides*, *Umbilicaria deusta* в эпилитных сообществах, *Cladonia deformis*, *C. elongata*, *C. macroceras*, *C. macrophylla*, *C. pleurota*, *C. pixidata*, *Peltigera malacea*, *Stereocaulon paschale* в эпигейных сообществах.

4. Имеют среднюю встречаемость с нечетко выраженным оптимумом - *Aspicilia caesiocinerea*, *Ochrolechia lactea*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. polyphylla* в эпилитных сообществах, *Sphaerophorus fragilis* в эпигейных сообществах.

5. Имеют низкую встречаемость и широкое распространение с выраженным оптимумом:

в верхней части пояса горных тундр - *Arctoparmelia incurva*, *Cetraria islandica*, *Melanelia commixta* в эпилитных сообществах, *Cetraria nigricans*, *Peltigera scabrosa*, *Pertusaria dactylina* в эпигейных сообществах;

в средней части пояса горных тундр - *Cladina rangiferina*, *Stereocaulon alpinum* в эпилитных сообществах, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora epibryon* в эпигейных сообществах;

в нижней части пояса горных тундр - *Diploschistes scruposus*, *Umbilicaria torrefacta* в эпилитных сообществах, *Cladonia ectocyna*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. rangiformis*, *Peltigera leucophlebia* в эпигейных сообществах.

6. Имеют низкую встречаемость и относительно равномерное распределение по высоте - *Allantoparmelia alpicola*, *Brodoa intestiniformis*, *Stereocaulon paschale*, *Umbilicaria decussata*, *U. hirsuta* в эпилитных сообществах, *Cladonia turgida* в эпигейных сообществах.

7. Имеют низкую встречаемость и безусловную приуроченность:

к верхней части пояса горных тундр - *Melanelia panniformis*, *Umbilicaria vellea* в эпилитных сообществах, *Asahinea chrysantha* в эпигейных сообществах;

к средней части пояса горных тундр - *Cladonia uncialis*, *Flavocetraria cucullata* в эпилитных сообществах, *Ochrolechia grimmiae* в эпигейных сообществах;

к нижней части пояса горных тундр - *Aspicilia cinerea*, *Chrisothrix chlorina*, *Cladina arbuscula*, *C. stellaris*, *Cladonia fimbriata*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. macilenta*, *C. macrophylla*, *Ochrolechia tartarea*, *Physcia caesia*, *Phaeophyscia sciastra*, *Xanthoria elegans* в эпилитных сообществах, *Cetraria*

aculeata, *Cladonia acuminata*, *C. verticillata*, *C. chlorophaea*, *C. coccifera*, *C. crispata*, *C. decorticata*, *C. fimbriata*, *C. floercana*, *C. gracilis*, *Hypogymnia vittata*, *Icmadophila ericetorum* в эпигейных сообществах;

к верхней части подгольцового пояса - *Cetraria muricata*, *Cladonia cornuta*, *C. macilenta*, *C. phyllophora*, *Peltigera polydactylon*, *Trapeliopsis granulosa* в эпигейных сообществах.

Распределение по высотным группам видов, которые были встречены однократно, показано в Приложении 3 (табл. 3.7). Многие виды из перечисленных к числу редких не относятся. Например, широко распространенные в северных широтах *Nephroma arcticum* и *Solorina crocea*. Тем не менее, они относятся к группе нечасто встречающихся на Косьвинском Камне. На высотном профиле описаны однократно. Большинство единично встречающихся видов обнаружено в нижней части горно-тундрового пояса. Среди эпигейных лишайников таких видов больше, чем среди эпилитных. Не попавшие в описания на высотном профиле лишайники проявляют следующие тенденции. К нижней части пояса горных тундр тяготеют *Buellia badia*, *Fuscidea kochiana* и *Placynthium nigrum*; *Ochrolechia grimmiae* и *Umbilicaria torrefacta* - к центральной его части; *Lecidoma demissum* и *Sphaerophorus globosus* - к верхней.

Сравнение распределения некоторых видов рода *Cladonia* на Урале с их распределением в Пиринеях (Магомедова, 1986б, 1991; Azuaga et al., 2000) показывает, что отсутствие выраженного оптимума характерно в обеих горных системах для *C. macroceras* и *C. pixidata*, в то время как широко распространенные в высотном градиенте в Пиринеях *C. chlorophaea* и *C. fimbriata* на Урале приурочены к нижней части высокогорий. Три следующих вида отличающиеся ограниченным по высоте распространением в Пиринеях на Урале имеют различия в распространении: узко ограниченное нижней частью пояса горных тундр *C. gracilis*; широкое с оптимумом в нижней части пояса горных тундр *C. estocyna* и *C. pleurota*. Это свидетельствует, в частности, о пессимальных температурных условиях в высокогорьях Урала,

значительно ограничивающих распространение в высотном градиенте многих лишайников.

3.4.2. Эколого-ценотические оптимумы

Напомним, что эколого-ценотический оптимум, определялся как высотная ступень с наибольшей встречаемостью и покрытием данного вида, с учетом представительства на данной высотной ступени группировок, относящихся к стадии, где вид оптимально участвует в сукцессионном процессе (см. в главе 2). Анализ встречаемости и положения эколого-ценотического оптимума (Приложение 3, табл. 3.5, 3.6) позволяет оценить высотное распределение лишайников следующим образом.

Эпилитные лишайники

На высоте 1000 м над уровнем моря приурочены фитоценотические оптимумы 10 видов (табл. 3.4.1), в частности одного из доминантов эпилитных сообществ - *Parmelia saxatilis*. В этой группе преобладают мезофиты (табл. 3.4.2), лишь одним видом представлены аркто-альпийские (табл. 3.4.3).

Таблица 3.4.1

Распределение по высотному градиенту эколого-ценотических оптимумов эпилитных лишайников разных морфологических типов, видов

Морфологический тип	Высота над уровнем моря, м					
	1000	1100	1200	1300	1400	1500
Кустистые	2	6	2	5	3	1
Листоватые	4	4	7	2	6	3
Накипные	4	7	2	4	2	4
Всего	10	17	11	11	11	8

На высоте 1100 м находится фитоценотический оптимум семи накипных, четырех листоватых и шести кустистых лишайников (табл. 3.4.1). Преобладают гипоарктомонтанные виды (табл. 3.4.3). На этой высотной ступени находится, в частности, ценотический оптимум *Arctoparmelia*

centrifuga, *Lecidea confluens*, *Rhizocarpon badioatrum*, *Tephromela atra* (Приложение 3, табл. 3.5).

Таблица 3.4.2

Распределение эколого-ценотических оптимумов эпилитных лишайников, относящихся к разным экологическим группам, видов

Экологическая группа	Высота над уровнем моря, м					
	1000	1100	1200	1300	1400	1500
Мезофиты	6	10	6	2	2	3
Ксеромезофиты	1	4	-	1	1	1
Ксерофиты	1	1	-	1	-	-
Криофиты	1	-	4	7	8	2
Психрофиты	1	2	2	-	-	3

Таблица 3.4.3

Распределение эколого-ценотических оптимумов эпилитных лишайников с разным географическим распространением, видов

Географический элемент	Высота над уровнем моря, м					
	1000	1100	1200	1300	1400	1500
Аркто-альпийский	1	-	7	8	9	5
Гипоарктомонтанный	3	8	4	2	2	1
Бореальный	3	2	1	1	-	1
Полизональные	3	5	-	-	-	1

Наибольшего распространения на высоте 1200 м достигают 11 видов. Большая часть их относится к аркто-альпийским (табл. 3.4.3). В эту группу входят лишайники, распространенные достаточно широко: *Alectoria ochroleuca*, *Protoparmelia badia*, *Cladonia bellidiflora*, *Lasallia pensylvanica*, *Parmelia omphalodes*, *Umbilicaria deusta*, *U. polyphylla*.

Эколого-ценотический оптимум в средней части пояса горных тундр на высоте 1300 м имеют пять накипных, два листоватых, четыре кустистых лишайника (табл. 3.4.1). Преобладают аркто-альпийские виды (восемь из одиннадцати), криофиты (семь из одиннадцати). До высоты 1300 м

последовательно увеличивают покрытие и встречаемость *Ophioparma ventosa*, *Pseudephebe pubescens*, *Rhizocarpon hochstetteri*.

На высоте 1400 м максимально представлены *Porpidia flavicunda*, *Umbilicaria proboscidea*, *Sphaerophorus fragilis*, *Amygdalaria panaeola*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria nivalis*, *Melanelia hepatizon*, *M. stygia*.

В привершинной части на высоте 1500 м оптимума достигают доминанты эпилитных сообществ: *Lecanora polytropa*, *Lecidea lapicida*, *Rhizocarpon geographicum*, *Tremolecia atrata*, *Umbilicaria arctica*. два оптимума имеет *Lecanora polytropa*. Этот лишайник относится к бореальным, и широкое распространение в нижней части пояса горных тундр, очевидно, отвечает его физиологическим потребностям. Вид характеризуется высокой встречаемостью, незначительным покрытием, является слабым конкурентом. Однако, будучи в состоянии поселяться на слабо выветрелой породе, он имеет значительную встречаемость и покрытие в привершинной части, где процессы выветривания замедленны, а конкуренция других лишайников ослаблена.

Таким образом, эколого-ценотический оптимум большей части лишайников (34 видов) приурочен к средней части пояса горных тундр. К нижней - девятнадцати видов, к верхней – четырнадцати видов. Если среди видов, имеющих оптимум в самой нижней части пояса горных тундр - на высоте 1000 м - преобладают бореальные виды, то на высоте 1100 м – гипоарктомонтанные, а в центральной и верхней части пояса горных тундр – аркто-альпийские (табл. 3.4.3).

Эпигейные лишайники

На высоте 1000 м расположены фитоценотические оптимумы 25 видов эпигейных лишайников. Преобладающее положение в этой группе занимают кустистые лишайники, бореальные виды, мезофиты (табл. 3.4.4, 3.4.5, 3.4.6). К нижней границе горно-тундрового пояса приурочены такие широко распространенные виды, как *Cetraria laevigata*, *Cladonia deformis*, *C. gracilis*, *C. pleurota*, *C. pyxidata*, *Peltigera malacea*, *Stereocaulon paschale*, а также

многие не часто встречающиеся виды родов *Cladonia* и *Peltigera*. На высоте 1100 м находится фитоценотический оптимум широко распространенных *Cladina arbuscula* и *C. mitis*. Столь же широко распространенные *Cladina stellaris* и *Cladonia amaurocraea* наибольшую встречаемость имеют на высоте 1200 м. Фитоценотические оптимумы на этих высотах имеют многие представители рода *Cladonia*. В группе лишайников, имеющих оптимумы на высоте 1000-1200 м, преобладают бореальные и гипоарктомонтанные виды, мезофиты. Значительная часть видов поднимается сюда из лесного пояса.

Таблица 3.4.4

Распределение по высотному градиенту эколого-ценотических оптимумов эпигейных лишайников разных морфологических типов, видов

Морфологический тип	Высота над уровнем моря, м					
	1000	1100	1200	1300	1400	1500
Кустистые	18	9	9	7	4	3
Листоватые	5	1	1	1	3	-
Накипные	1	1	-	3	2	-
Всего	24	11	10	11	9	3

Таблица 3.4.5

Распределение эколого-ценотических оптимумов эпигейных лишайников с разным географическим распространением, видов

Географические элементы флоры	Высота над уровнем моря, м					
	1000	1100	1200	1300	1400	1500
Аркто-альпийский	1	1	1	8	8	2
Гипоарктомонтанный	7	3	2	1	-	1
Бореальный	11	3	4	2	-	-
Полизоальные	5	4	3	-	1	-

В средней и верхней части пояса горных тундр (от 1300 до 1500 м) эколого-ценотические расположены оптимумы аркто-альпийских лишайников, крио- и психрофитов (табл. 3.4.5, 3.4.6). Фитоценотический оптимум в средней части пояса горных тундр (1300 м) имеют широко

распространенные *Alectoria ochroleuca*, *Cladina rangiferina*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Stereocaulon alpinum*. В привершинной части расположены оптимумы видов, составляющих основу лишайникового покрова Арктики: *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Alectoria nigricans*, *Sphaerophorus fragilis*, *Thamnolia vermicularis*, *Asahinea chrysantha*, *Dactylina arctica*, *Dactylina arctica*.

Таблица 3.4.6

Распределение эколого-ценотических оптимумов эпигейных лишайников, относящихся к разным экологическим группам, видов

Экологическая группа	Высота над уровнем моря, м					
	1000	1100	1200	1300	1400	1500
Гигромезофиты	1	-	-	-	-	-
Мезофиты	21	6	6	3	2	1
Ксеромезофиты	2	3	3	-	-	-
Ксерофиты	-	1	-	-	-	-
Криофиты	-	-	1	6	4	-
Психрофиты	-	1	-	2	3	2

Общие закономерности и различия в высотном распространении эпилитных и эпигейных лишайников состоят в следующем.

Большая часть эпигейных лишайников имеет эколого-ценотический оптимум в нижней части горно-тундрового пояса. Эколого-ценотический оптимум большей части эпилитных лишайников приурочен к центральной части пояса горных тундр.

Эколого-ценотические оптимумы большинства бореальных, гипоаркто-монтанных и имеющих полизональный характер распространения видов находятся в нижней части горно-тундрового пояса. Аркто-альпийские виды тяготеют к верхней части горно-тундрового пояса. Интересно, что в эпилитных сообществах это проявляется на высоте 1200 м, а в эпигейных – на высоте 1300 м, что может быть связано с более жестким гидротермическим режимом на скальных поверхностях. В верхней части горно-тундрового пояса обнаруживается большее число криофитов и

психрофитов. Мезофиты преобладают в нижней части горно-тундрового пояса. Это соответствует изменению гидротермического режима.

Существует очевидная связь между классом встречаемости и числом высотных ступеней, где регистрируется вид (табл. 3.4.7). Наибольшее количество «постоянных» и «нередких» видов встречается на всех высотных ступенях. Более широкое распространение спорадически встречающихся эпигейных видов можно связать с меньшей жесткостью условий, в которых находятся эпигейные сообщества. Большинство редко встречающихся лишайников осваивают две - три - четыре высотные ступени.

Количество видов в многовидовых родах с высотой почти не меняется. Лишь в роде *Cladonia* отмечено значительное снижение числа видов: если в эпигейных сообществах на высоте 1100 м их зарегистрировано 21, то на высоте 1300 м - 12, а на высоте 1500 м - только 2.

Таблица 3.4.7

Соотношение между встречаемостью и количеством высотных ступеней, на которых зарегистрирован вид

Класс встречаемости	Характеристика классов встречаемости	Количество высотных ступеней					
		1	2	3	4	5	6
P	Постоянный вид, встречаемость более 50%	-*	-	-	-	3	6
		-*	-	-	-	1	8
N	Нередкий вид, встречаемость 26-50%	-	-	1	-	-	7
		-	-	-	-	-	-
S	Спорадически встречающийся вид, встречаемость 10-25%	-	1	-	7	1	10
		-	1	5	7	3	4
U	Редко встречающийся вид, встречаемость менее 10%	2	10	8	8	3	1
		7	8	14	7	2	-

* в верхнем ряду - эпилитные сообщества, в нижнем - эпигейные

Многие лишайники широко распространены в пределах пояса горных тундр - 35% эпилитных и 18% эпигейных лишайников - встречаются на всех высотах, но их встречаемость и ценогическая роль не остается неизменной.

Таким образом, и эпилитные, и эпигейные лишайники демонстрируют значительные изменения встречаемости и ценотической роли в высотном градиенте.

Экологические оптимумы большей части видов, составляющих эпилитные сообщества, расположены в центральной части пояса горных тундр, а среди эпигейных лишайников преобладают виды с экологическим оптимумом в нижней части горно-тундрового пояса.

Эколого-ценотические оптимумы большинства бореальных, гипоаркто-монтанных и имеющих полизональный характер распространения видов находятся в нижней части горно-тундрового пояса. Аркто-альпийские виды тяготеют к верхней части горно-тундрового пояса. Здесь же обнаруживается большее число криофитов и психрофитов. Мезофиты преобладают в нижней части горно-тундрового пояса.

Виды с широкой экологической амплитудой, как правило, имеют высокую встречаемость и широко распространены в высотном градиенте. Реже встречающиеся виды характеризуются более узкими границами высотного распределения. В эпилитных сообществах с более жесткими условиями среды это выражено ярче.

Выделены четыре высотные группы лишайников – виды, экологический оптимум которых находится ниже верхней границы леса; виды с экологическим 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. Это позволяет нам анализировать распределение лишайников по высотным ступеням, элиминируя различия в высоте над уровнем моря высотных поясов растительности на разных широтах.

3.4.3. Изменение ценотических характеристик вдоль высотного профиля

Выше был представлен анализ индивидуального распространения видов. В этом разделе мы проанализируем изменение с высотой

ценотических характеристик - видového разнообразия, покрытия, состава доминантных видов.

Эпилитные сообщества

Видовое разнообразие

С увеличением высоты над уровнем моря видовое разнообразие увеличивается до высоты 1200 м, затем происходит его снижение. Минимально число видов на высоте 1400-1500 м (табл. 3.4.8). Разнообразие накипных и кустистых лишайников максимально на высоте 1200 м. Листоватые лишайники представлены наибольшим числом видов также на высоте 1100 м. Минимально число видов всех морфологических типов на высоте 1400-1500 м. С высотой значительно меняется число кустистых лишайников - оно снижается вдвое.

Таблица 3.4.8

Изменение видového разнообразия и видовой насыщенности эпилитных сообществ в зависимости от высоты над уровнем моря

Высота над уровнем моря, м	Число видов				Видовая насыщенность, видов/уч. площадку
	Всего	Накипные	Листоватые	Кустистые	
1000	44	16	17	11	7+0.6
1100	55	19	22	14	8+1.0
1200	58	21	21	16	8+0.7
1300	52	18	21	13	8+0.7
1400	40	15	17	8	6+0.7
1500	40	15	18	7	6+0.4

Видовая насыщенность лишайниковых группировок практически не меняется. Но наибольшей изменчивостью отличается этот показатель на высоте 1100 и 1400 м, наиболее стабилен на высоте 1500 м. Мы связываем это с перестройкой ценотической структуры. На высоте 1100 м находится высотный предел распространения очень большого числа бореальных видов. На высоте 1400 м происходит вытеснение многих видов, которые

присутствовали в центральной части склона, поэтому на высоте 1500 м максимально ограничено видовое разнообразие, состав сообществ максимально унифицирован.

Покрытие

Общее проективное покрытие вдоль высотного профиля не претерпевает достоверных изменений. Отметим лишь некоторое уменьшение его на высоте 1000 м и увеличение в привершинной части (табл. 3.4.9). Покрытие накипных лишайников с высотой увеличивается, покрытие листоватых лишайников несколько уменьшается, а покрытие кустистых лишайников незначительно и с высотой практически не меняется.

Таблица 3.4.9

Изменение покрытия эпилитных сообществ в зависимости от высоты над уровнем моря

Высота над уровнем моря, м	Покрытие, %			
	Общее	Накипные	Листоватые	Кустистые
1000	64±5.7	26±3.1	36±3.5	2±0.3
1100	68±7.1	31±2.8	35±4.0	2±0.2
1200	68±6.6	31±3.0	34±3.7	3±0.4
1300	69±7.0	36±3.2	30±3.7	3±0.3
1400	49±7.3	30±3.0	17±3.2	2±0.3
1500	65±10.0	58±4.6	16±2.0	1±0.2

Наиболее последовательно увеличивают с высотой покрытие накипные лишайники *Rhizocarpon geographicum*, *Lecidea lapicida*, *Tremolecia atrata*. Снижение покрытия целого ряда видов (*Lecanora polytropa*, *Lecidea confluens*, *Tephromela armeniaca* и др.) в средней части склона связано не только с изменением высоты, но и слабой конкурентной активностью этих лишайников в связи с пышным развитием листоватых форм. Со снижением роли листоватых лишайников на высоте 1400 м и более некоторые накипные (*Tephromela armeniaca*, *Aspicilia caesiocinerea*, *Rhizocarpon hochstetteri*) увеличивают покрытие. Однако, на этой высоте роль ограничивающего

фактора играют условия экотопа – жесткий гидротермический режим и медленно выветривающаяся порода. По этой причине снижается покрытие *Ophioparma ventosa*, *Porpidia flavicunda*, *Ochrolechia lactea*, *Protoparmelia badia*.

Уменьшение покрытия листоватых лишайников отражает главным образом их отношение к изменению высоты, поскольку почти все они конкурентно активны. Снижение покрытия с высотой характерно для большинства видов. Исключение составляют лишь некоторые *Umbilicaria*. Покрытие видов сокращается значительно, чем видовое разнообразие. Следует отметить также, что с увеличением высоты до 1400 м и более листоватые лишайники меняют и характер распространения - оно становится в значительной степени неравномерным. Показательно последовательное сокращение покрытия лишайников семейства *Parmeliaceae* (табл. 3.4.10). С высотой зеленые *Parmeliaceae* сменяются коричневыми, неуклонно растет роль лишайников рода *Umbilicaria*, достигая максимума на высоте от 1435 до 1468 м. Затем их покрытие снижается, а возрастает покрытие конкурентно слабых, но более способных к выживанию в экстремальных условиях высокогорий накипных форм.

Таблица 3.4.10

Изменения покрытия некоторых групп листоватых лишайников с высотой, %

Таксоны	Высота над уровнем моря, м					
	1000	1100	1200	1300	1400	1500
<i>Parmeliaceae</i>	21	18	17	14	11	4
<i>Arctoparmelia</i>	8	10	8	6	3	0
<i>Melanelia</i>	0	0	2	3	6	3
<i>Parmelia</i>	12	7	6	5	2	0
прочие	1	1	1	0	0	0
<i>Umbilicariaceae</i>	11	12	12	14	21	7

Среди кустистых лишайников эпилитных группировок до высоты 1300 м явно преобладает *Alectoria ochroleuca*, довольно часто встречается *Sphaerophorus fragilis*. От 1300 м до 1400 м происходит сокращение

встречаемости и покрытия *Alectoria ochroleuca*. Начиная с высоты 1457 м, этот лишайник в эпилитных группировках не встречается.

Синхронно с уменьшением роли *Alectoria ochroleuca* увеличивает присутствие в эпилитных сообществах *Sphaerophorus fragilis*. На высоте около 1400 м это наиболее распространенный вид среди кустистых эпилитных. Но с высоты 1468 м участие его в группировках на поверхностях пироксенитовых глыб сокращается, а на высоте 1485 м и более его нет совсем. Лишь в некоторых случаях *Sphaerophorus fragilis* поселяется в привершинной части (выше 1500 м) в заполненных мелкоземом трещинах на защищенных от ветра, хорошо освещенных поверхностях глыб.

С высоты 1410 м в заполненных мелкоземом трещинах обнаруживается *Cetrariella delisei*, затем *Cetraria islandica*; на высоте 1470-1500 м это единственные кустистые лишайники, поселяющиеся в трещинах на поверхности породы, но лишь там где они защищены от ветра. Таким образом, происходит смена кустистых лишайников в эпилитных сообществах с высотой.

Доминирование

Общими для эпилитных сообществ на всех высотах являются только три вида-доминанта: *Rhizocarpon geographicum*, *Lecidea lapcida*, *Umbilicaria proboscidea*.

Только в нижней части пояса горных тундр среди доминантов оказываются *Protoparmelia badia*, , *Parmelia saxatilis*, *P. omphalodes*. Общий доминант в сообществах нижней и центральной части пояса горных тундр - *Ophioparma ventosa*.

Только в центральной части пояса горных тундр выступают в качестве доминантов *Arctoparmelia centrifuga*, *Lecanora atra*, *Porpidia flavicunda*, *Ochrolechia lactea*, *Lasallia pensylvanica*.

Umbilicaria cylindrica регистрируется как доминант в центральной и верхней частях пояса горных тундр.

Только в верхней частях пояса горных тундр отмечена доминирующая роль *Tremolecia atrata*, *Lecanora polytropa*, *Umbilicaria arctica*, *Melanelia hepaticum*, *M. stygia*.

Запас массы

Запас массы лишайников зависит от покрытия и видового состава сообществ. Со сменой этих ценотических показателей в высотном градиенте происходит статистически достоверное уменьшение запаса массы в эпилитных лишайниковых сообществах со 150 ± 28 г/м² на высоте 1100 м до 90 ± 18 г/м² на высоте 1400 м.

Особенности структуры

Рисунок 3.4.1 иллюстрирует изменение структуры сообществ эпилитных лишайников с высотой. Очевидны увеличение с высотой доли накипных лишайников в покрытии, увеличение размеров слоевищ, уменьшение видового разнообразия. Смена видового состава обусловила снижение конкуренции.

Эпигейные сообщества

Видовое разнообразие

Число видов с высотой снижается (табл. 3.4.11). Максимально видовое разнообразие на высоте 1000-1100 м, минимально на высоте 1500 м. Изменения касаются кустистых лишайников. Число видов накипных и листоватых лишайников невелико и очень изменчиво.

Видовая насыщенность проявляет тенденцию к уменьшению с высотой. Достоверных различий между высотными ступенями не выявлено, при этом видовая насыщенность на высоте 1000 м оказывается в два раза выше, чем на высоте 1500 м.



1450 м



1403 м



1134 м

-  - *Rhizocarpon geographicum*
-  - *Lecidea pantherina*
-  - *Porpidia flavicunda*
-  - *Tremolecia atrata*
-  - *Lecidea confluens*
-  - *Lecanora polytropa*
-  - *Protoparmelia badia*
-  - *Ophioparma ventosa*
-  - *Candelariella vitellina*
-  - *Umbilicaria cylindrica*
-  - *Umbilicaria arctica*
-  - *Umbilicaria proboscidea*
-  - *Lasallia pustulata*
-  - *Melanelia hepaticum*
-  - *Allantoparmelia alpicola*
-  - *Arctoparmelia centrifuga*

Рисунок 3.4.1 Изменение строения сообществ лишайников в зависимости от высоты над уровнем моря (размер площадки 25×25)

Таблица 3.4.11

Изменение видового разнообразия и видовой насыщенности эпигейных сообществ в зависимости от высоты над уровнем моря

Высота над уровнем моря, м	Число видов				Видовая насыщенность, видов/уч. площадку
	Всего	Накипные	Листоватые	Кустистые	
1000	49	5	7	37	8±0.9
1100	51	4	6	41	7±0.8
1200	44	5	3	36	6±0.7
1300	38	4	4	30	7±0.8
1400	37	4	7	26	6±0.5
1500	23	2	2	19	4±0.6

Покрытие

Последовательного изменения общего проективного покрытия сообществ эпигейных лишайников с изменением высоты над уровнем моря не выявлено. Не обнаружено достоверных различий в покрытии накипных, кустистых и листоватых лишайников (табл. 3.4.12).

Таблица 3.4.12

Изменение покрытия эпигейных сообществ в зависимости от высоты над уровнем моря

Высота над уровнем моря, м	Покрытие, %			
	Общее	Накипные	Листоватые	Кустистые
1000	80±7.6	2±0.2	4±0.5	70±7.6
1100	76±8.0	4±0.5	6±0.7	66±7.0
1200	82±7.9	0	7±0.7	75±6.9
1300	87±9.0	2±0.3	3±0.3	82±8.7
1400	79±8.1	6±0.6	7±0.8	66±7.1
1500	76±7.7	4±1.0	0	72±6.8

Доминирование

При практически не меняющемся покрытии с высотой происходят значительные изменения в структуре эпигейных сообществ.

В каменистых тундрах до высоты 1400 м доминирует *Alectoria ochroleuca*. На высоте 1430-1457 м ее замещает *Cetraria islandica*.

В лишайниковых тундрах до 1400 м доминируют лишайники рода *Cladina*, затем уступая *Cetraria islandica*. Особенно заметно снижение роли в качестве доминанта *Cladina stellaris*. На плато в привершинной части (1500 м), преобладают сообщества с доминированием *Cetraria islandica* встречаются сообщества с доминированием *Flavocetraria cucullata*, иногда – *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*.

Запас массы

Запас массы лишайников зависит от покрытия, высоты, плотности дернины и видового состава сообществ. С высотой, как показано выше, меняется видовой состав сообществ. В изменении покрытия изменений не выявлено. Чрезвычайно изменчивы показатели плотности и высоты лишайниковой дернины. Тем не менее, совокупное изменение этих ценологических показателей в высотном градиенте приводит к значительному уменьшению запаса массы в эпигейных лишайниковых сообществах с 832 ± 96 г/м² на высоте 1100 м до 400 ± 80 г/м² на высоте 1450 м.

Особенности структуры

Сообщества лишайниковых тундр в нижней части пояса горных тундр отличаются равномерным распределением видов в пределах сообщества. На высоте 1400 и более метров отчетливо проявляется мозаичность – образуются моновидовые пятна, куртины.

Таким образом, с увеличением высоты над уровнем моря происходят изменения, как в составе, так и в структуре лишайниковых сообществ. Видовой состав эпигейных лишайников наиболее изменчив. Постоянно присутствующие доминантные виды немногочисленны, остальные компоненты очень часто меняются. Эпилитные сообщества отличаются большей стабильностью состава, что связано с особенностями их формирования и жесткостью условий, регулирующих внедрение новых видов. При этом, максимального разнообразия сообщества эпигейных

лишайников достигают в нижней части пояса горных тундр, а эпилитных - в центральной.

Общее проективное покрытие в эпилитных и эпигейных сообществах с высотой не меняется, но происходит изменение структуры сообществ, выражающееся прежде всего в смене доминирующих видов, а также в изменении характера размещения видов.

3.4.4. Высотные изменения структуры лишайникового покрова

Выявлены значительные изменения в распределении сообществ лишайников вдоль высотного профиля.

Эпилитные сообщества

На россыпях восточного склона горы Косьвинский Камень в лишайниковом покрове преобладают сообщества, относящиеся к ассоциации *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea lapicida* (рис. 3.4.2). В отношении сообществ наиболее распространенных групп ассоциаций отметим следующее:

До высоты 1400 м часто встречаются сообщества с доминированием *Arctoparmelia centrifuga*: *Arctoparmelia centrifuga* - *Ophioparma ventosa* - *Rhizocarpon geographicum*, *Arctoparmelia centrifuga* - *Lecidea lapicida* - *Ophioparma ventosa* и др.

Сообщества группы ассоциаций *Porpidia flavicunda* - *Rhizocarpon geographicum* максимально представлены на высоте 1300-1400 м. Выше они отсутствуют.

Сообщества с доминированием *Lecanora polytropa* и *Rhizocarpon geographicum* встречаются повсюду, но встречаемость их растет с увеличением высоты очень значительно. Особенно часто они встречаются на высоте более 1400 м и отличаются высоким покрытием.

Сообщества, где доминируют *Lecidea pantherina* и *Rhizocarpon geographicum* широко распространены на всех высотах, но демонстрируют значительное снижение видового богатства с высотой.

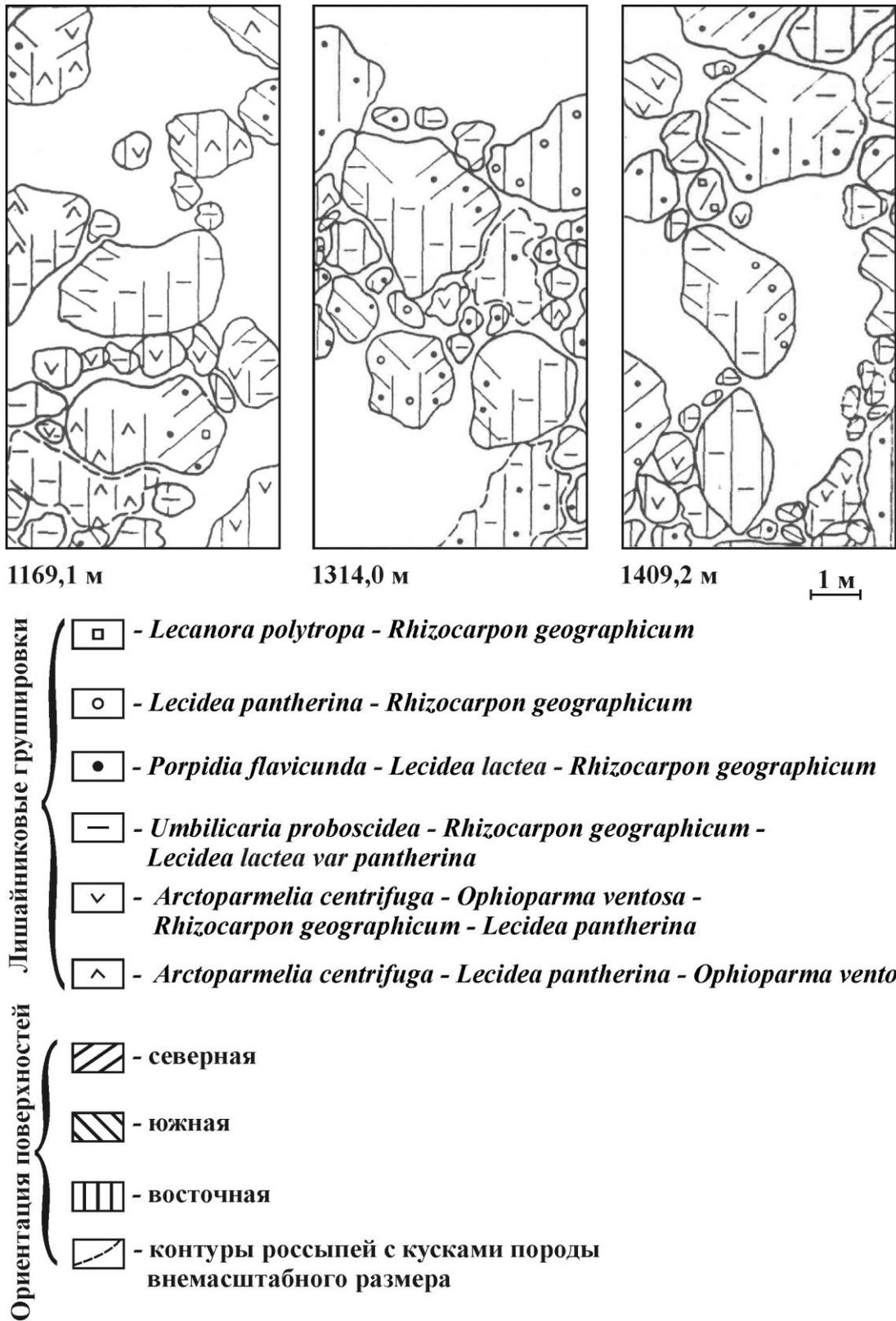


Рис. 3.4.2 Изменение структуры лишайникового покрова пироксенитовых россыпей с различной высотой над уровнем моря

Эпигейные сообщества

С увеличением высоты над уровнем моря в пределах пояса горных тундр происходят значительные изменения в структуре растительного покрова. В нижней части склонов преобладают кустарниковые тундры, выше большее распространение приобретают кустарничковые, затем ведущая роль переходит к лишайниковым и каменистым тундрам. Безусловно, тундры всех перечисленных типов встречаются на разной высоте, но описанная выше закономерность существует (рис. 3.4.3). Характеристика лишайникового компонента вышеперечисленных типов тундр будет дана в главе 5. Здесь мы выделим лишь основные изменения в лишайниковом покрове с высотой, отмеченные на профиле.

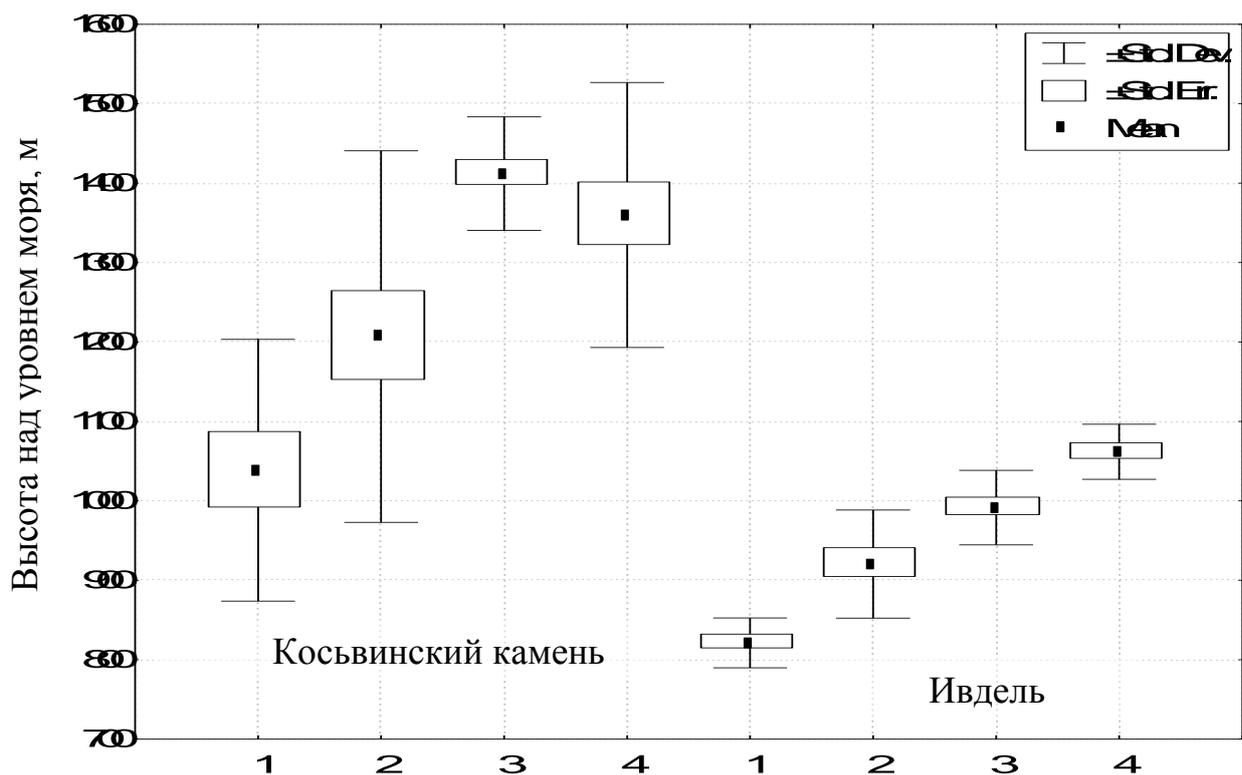


Рис. 3.4.3 Изменение соотношения площади разных типов тундр на двух высотных профилях в пределах Северного Урала

Типы тундр: 1 – кустарниковая, 2 – кустарничковая, 3 – лишайниковая, 4 – каменистая.

Среди сообществ каменистых тундр до высоты 1400 м преобладают сообщества с доминированием *Alectoria ochroleuca*. На высоте 1430-1457 м ее замещает в качестве доминанта *Cetraria islandica*.

Лишайниковые тундры на Косьвинском Камне довольно однообразны, при этом до 1400 м преобладают сообщества с доминированием лишайников рода *Cladina*, прежде всего *Cladina stellaris*. Особенно заметно снижение с высотой роли сообществ с доминированием *Cladina stellaris*. В верхней части горно-тундрового пояса преобладают цетрариевые тундры (с *Cetraria islandica*). На плато в привершинной части (1500 м), преобладают сообщества с доминированием *Cetraria islandica*, встречаются сообщества с доминированием *Flavocetraria cucullata*, иногда – *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*.

Таким образом, можно говорить о снижении с высотой ценотического разнообразия и смене структуры лишайникового покрова за счет смены преобладающих по встречаемости и площади сообществ. Очень важно подчеркнуть, что изменения касаются не только эпигейного, но и эпилитного компонента лишайникового покрова.

3.4.5. Высотные рубежи в распределении лишайников

В распределении лишайников и образуемых ими сообществ на Косьвинском Камне очевидно существование двух высотных рубежей – 1100 м и 1400 м.

На высоте 1100 м расположен верхний предел распространения многих бореальных лишайников. Очевидно, верхняя граница подгольцового пояса на высоте 900 м имеет орографический характер. Климатические условия позволяют древесной растительности (стланиковым формам) подниматься до 1100-1200 м (Горчаковский, Шиятов, 1970; Горчаковский и др. 1977; Салмина, Минеева, 1986).

Обращает на себя внимание перестройка лишайникового покрова на высоте 1400-1500 м. Основные признаки сводятся к следующему.

Уменьшается общее количество видов как эпилитных, так и эпифитных лишайников.

Резко уменьшается число видов, имеющих на этих высотах фитоценотический оптимум.

Увеличивается доля аркто-альпийских видов. Отношение числа аркто-альпийских видов к числу остальных превышает 1.

Отмечается самая высокая встречаемость психрофитов.

Начиная с 1314 м, значительно увеличивает свое участие в лишайниковом покрове пикросенитовых глыб *Porpidia flavicunda*, достигая максимума в распространении на высоте 1409 м, где слоевища ее отличаются крупными размерами, равномерным и повсеместным размещением. Однако, на высоте 1450 м и более участие этого вида в эпилитных группировках становится все менее значительным. На смену ей приходит *Tremolecia atrata*.

Перестает быть постоянным компонентом в лишайниковых группировках *Ophioparma ventosa*. Слоевища этого вида встречаются реже, имеют меньшие размеры.

Резко сокращается роль лишайников рода *Lecanora* (за исключением *Lecanora polytropa*). На высоте более 1434 м эти лишайники встречаются эпизодически - в защищенных от ветровой и снежной корразии, хорошо освещенных местах.

Резкое сокращение встречаемости и покрытия листоватых лишайников семейства *Parmeliaceae* на высоте 1400 м и более. Преобладание темноокрашенных видов.

Резкое сокращение встречаемости и покрытия листоватых лишайников семейства *Umbilicariaceae* на высоте 1470 м.

Исчезновение из эпилитных сообществ *Alectoria ochroleuca* (1457 м), а затем *Sphaerophorus fragilis* (1485 м).

Увеличение ценотической роли видов, которые в ходе сукцессии первыми поселяются на поверхности горных пород. Доминирование всецело переходит к *Rhizocarpon geographicum*. Слоевища его крупные, размещаются

регулярно. В сложении эпилитных группировок максимально участвуют также *Lecidea lapicida*, *Tremolecia atrata*, *Lecanora polytropa*.

Кладиновые и алекториевые тундры сменяются цетрариевыми.

Одновременное изменение многих характеристик лишайникового покрова не кажется случайным. Примерно на этой высоте на Северном Урале П.Л. Горчаковский (1975) отмечает присутствие фрагментов пояса холодных гольцовых пустынь. Таким образом, комплекс вышеперечисленных признаков характеризует и индицирует границу пояса горных тундр и холодных гольцовых пустынь.

3.4.6. Сравнение изменения видового разнообразия лишайников и цветковых растений

Видовое разнообразие лишайников (Магомедова, 1986б) и цветковых растений (Салмина, Минеева, 1986) вдоль высотного профиля снижается (табл. 3.4.13). Количество видов лишайников на всех высотных ступенях в пределах пояса горных тундр намного превышает количество видов цветковых растений. К сожалению, данные о высотном распространении мхов и анализ распределения цветковых растений вдоль профиля в пределах горно-тундрового пояса отсутствуют.

Таблица 3.4.13

Изменение числа видов лишайников и цветковых растений вдоль высотного профиля (гора Косьвинский Камень, Северный Урал)

Компоненты растительного покрова	Высота над уровнем моря, м					
	1000	1100	1200	1300	1400	1500
Лишайники	93	106	102	90	77	63
Цветковые растения	45	38	43	36	37	24

Заключение

Резюмируя результаты анализа высотного распределения лишайников, отметим, что и эпилитные, и эпигейные лишайники демонстрируют

значительные изменения встречаемости и ценотической роли в высотном градиенте. Экологические оптимумы большей части видов, составляющих эпилитные сообщества, расположены в центральной части пояса горных тундр, а среди эпигейных лишайников преобладают виды с экологическим оптимумом в нижней части горно-тундрового пояса.

Эколого-ценотические оптимумы большинства бореальных, гипоаркто-монтанных и имеющих полизональный характер распространения видов находятся в нижней части горно-тундрового пояса. Аркто-альпийские виды тяготеют к верхней части горно-тундрового пояса. Здесь же обнаруживается большее число криофитов и психрофитов. Виды с широкой экологической амплитудой, как правило, имеют высокую встречаемость и широко распространены в высотном градиенте. Реже встречающиеся виды характеризуются более узкими границами высотного распределения. В эпилитных сообществах с более жесткими условиями среды это выражено ярче.

Выделены четыре высотные группы лишайников – виды, экологический оптимум которых находится ниже верхней границы леса; виды с экологическим 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. Это позволяет анализировать распределение лишайников по высотным ступеням, элиминируя различия в высоте над уровнем моря высотных поясов растительности на разных широтах.

С увеличением высоты над уровнем моря происходят значительные изменения в составе и в структуре лишайниковых сообществ. Видовой состав эпигейных лишайников наиболее изменчив. Постоянно присутствующие доминантные виды немногочисленны, остальные компоненты очень часто меняются. Эпилитные сообщества отличаются большей стабильностью состава, что связано с особенностями их формирования и жесткостью условий, ограничивающих внедрение новых видов. Общее проективное

покрытие в эпилитных и эпигейных сообществах с высотой мало меняется, но происходит изменение структуры сообществ, выражающееся прежде всего в смене доминирующих видов, а также в изменении характера размещения видов.

С высотой уменьшается ценотическое разнообразие, происходит смена структуры лишайникового покрова - за счет смены преобладающих по встречаемости и площади сообществ.

В распределении лишайников и образуемых ими сообществ на Косьвинском Камне очевидно существование двух высотных рубежей – 1100 м и 1400 м. Нижний знаменует высотный предел массового распространения бореальных видов, верхний – границу пояса горных тундр и холодных гольцовых пустынь.

3.5. ШИРОТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЛИШАЙНИКОВ В ВЫСОКОГОРЬЯХ

Наиболее общую закономерность распределения природных явлений представляет собой зональность (Humboldt, 1817; Докучаев, 1951; Берг, 1947, 1952), но широтные закономерности распространения лишайников практически не исследованы. Мы рассматриваем широтные изменения в распределении лишайников в контексте изменения их высотного распределения. Это кажется нам обоснованным, поскольку изменения структуры высотной поясности с широтой признаются главными изменениями в растительном покрове высокогорий в широтном градиенте (Горчаковский, 1975).

Попытка анализа изменений высотного распределения некоторых видов лишайников с широтой была предпринята В.Б. Куваевым (1985б). Он сравнил встречаемость видов в высотных поясах растительности на севере и юге Приполярного Урала (в пределах зоны северной тайги). Для целого ряда видов установлено снижение верхней границы распространения и/или встречаемости к северу.

Анализ распространения лишайников на разных широтах был проведен в Гренландии (Hansen, 1971, Hansen, 1979). Отмечено, что число сообществ, как и число видов лишайников, уменьшается с высотой. С другой стороны, лишайники приобретают большую значимость на больших высотах в сравнении с растениями (Hansen, 1971). Были выделены три группы видов: тяготеющие в своем распространении к югу, к северу и распространенные относительно равномерно (Hansen, 1979). Анализ встречаемости лишайников всех этих групп на высотных профилях показал увеличение числа видов с северным распространением с высотой при уменьшении числа «южных» видов. Общее число видов резко уменьшается на высоте более 650 м над уровнем моря. На высоте более 900 м представлено 57-58% видов с широким и преимущественно северным распространением, а «южан» – только 14% от общего их числа.

Нашей задачей было описание различий в вертикальной дифференциации лишайникового покрова на разных широтах - как в бореальных высокогорьях, так и в арктических. Для анализа использованы материалы, полученные при описании сообществ лишайников вдоль высотных профилей. Использование информации, не связанной с анализом этих данных, оговаривается.

Напомним, что к арктическим высокогорьям мы относим Заполярный Урал (далее в тексте и таблицах – Полярный). К бореальным высокогорьям относятся Северный и Приполярный Урал. В большинстве случаев мы намеренно не объединяем данные по этим широтным отрезкам, чтобы показать постепенное изменение исследуемых параметров с юга на север, а также представить характеристику лишайникового покрова этих крупных физико-географических единиц в пределах Уральской горной страны.

Границы пояса горных тундр и нижняя граница пояса холодных гольцовых пустынь на разных широтных отрезках находятся на разной высоте (глава 1). В частности, граница между горными тундрами и холодными гольцовыми пустынями проходит на Северном Урале на высоте

1200-1500 м (Косьвинский Камень – 1500 м), на Приполярном Урале – на высоте 800-900 м, на Полярном Урале – на высоте 400-500 м. Для того, чтобы обсудить высотное распространение лишайников на разных широтных отрезках Уральского хребта, мы, отвлекаясь от конкретных высот, рассматриваем состав и структуру сообществ лишайников в нижней и центральной частях пояса горных тундр, а также в поясе холодных гольцовых пустынь, которые в каждом широтном отрезке и на разных горных массивах располагаются на разных высотах.

3.5.1. Широтные изменения видового разнообразия

На высотных профилях, проложенных на восточном склоне Северного, Приполярного и Полярного Урала выявлены 81 вид в эпилитных сообществах и 107 видов в эпигейных. Около 75% таксонов являются общими для всех широтных отрезков Уральского хребта. По числу общих видов Северный и Приполярный Урал более близки (82% общих видов), чем Полярный и Приполярный (79% общих видов). Меньше всего общих видов на Северном и Полярном Урале. Только на Северном Урале обнаружено 7 видов, только на Приполярном - 3 вида, только на Полярном - 8. Это также свидетельствует о большей разобщенности Северного и Полярного Урала.

В целом в бореальных высокогорьях (Северный и Приполярный Урал) зафиксировано несколько большее число видов, чем в арктических (заполярная часть Полярного Урала) - как в эпилитных, так и в эпигейных сообществах (табл. 3.5.1). Видов, встречающихся только в бореальных высокогорьях, больше, чем видов, встречающихся только в арктических высокогорьях (Приложение 3, табл. 3.8, 3.9).

Среди видов, распределение которых ограничено бореальными высокогорьями, преобладают гипоарктомонтанные виды в эпилитных сообществах и бореальные в эпигейных; среди видов, встречающихся только в арктических высокогорьях – аркто-альпийские.

Различия видового разнообразия лишайников в бореальных и арктических высокогорьях

Группы лишайников	Число таксонов				
	Всего в бореальных высокогорьях	Только в бореальных высокогорьях	Общие	Только в арктических высокогорьях	Всего в арктических высокогорьях
Эпилитные	80	11	69	1	70
Эпигейные	100	13	87	7	94

На высотных профилях, заложенных на трех широтных отрезках Уральского хребта, не зафиксировано изменения числа видов эпигейных лишайников с юга на север, число видов эпилитных лишайников несколько уменьшается. Уменьшение числа видов бореальных лишайников и увеличение числа лишайников, приуроченных в своем распространении к Арктике и высокогорьям, отмечено в эпигейных сообществах, а в эпилитных становится меньше гипоарктомонтанных видов (табл. 3.5.2). В эпигейных сообществах также отмечено увеличение к северу числа криофитов и психрофитов. Общим, как для эпигейных, так и для эпилитных сообществ, является уменьшение числа мезофитов (табл. 3.5.3). Накипные лишайники в эпилитных сообществах наиболее разнообразны на юге, а в эпигейных - на севере. Кустистые лишайники и в тех, и в других сообществах максимально разнообразны в северной части бореальных высокогорий - на Приполярном Урале (табл. 3.5.4).

Таким образом, видовое разнообразие лишайников несколько уменьшается с увеличением широты.

Для эпигейных лишайников выявлено увеличение к северу числа аркто-альпийских видов, криофитов и психрофитов, а также некоторое снижение числа бореальных видов.

Таблица 3.5.2

Широтное изменение числа видов, относящихся к разным географическим элементам

Географический элемент	Эпилитные лишайники			Эпигейные лишайники		
	Северный Урал	Приполярный Урал	Полярный Урал	Северный Урал	Приполярный Урал	Полярный Урал
Аркто-альпийский	29	30	31	34	34	43
Гипоарктомонтанный	19	15	14	14	14	14
Бореальный	8	7	6	23	24	18
Полизональные	15	18	16	23	22	19
Не определен	3	2	3	-	-	-
Всего	74	72	70	94	94	94

Таблица 3.5.3

Широтное изменение числа видов, относящихся к разным экологическим группам

Экологическая группа	Эпилитные лишайники			Эпигейные лишайники		
	Северный Урал	Приполярный Урал	Полярный Урал	Северный Урал	Приполярный Урал	Полярный Урал
Мезофиты	29	26	25	54	53	47
Ксеромезофиты	13	11	11	8	8	8
Ксерофиты	1	1	1	1	1	-
Криофиты	25	27	26	16	19	22
Психрофиты	6	7	7	15	13	17
Всего	74	72	70	94	94	94

Высокую степень сходства видового состава лишайников в арктических и бореальных высокогорьях Урала, в том числе в изолированных горных массивах, каким является, например, Косьвинский

Камень, можно объяснить схожестью условий среды, общим генезисом и молодостью горно-тундрового ландшафта.

Таблица 3.5.4

Широтное изменение числа видов, относящихся к разным морфологическим типам

Морфологический тип	Эпилитные лишайники			Эпигейные лишайники		
	Северный Урал	Приполярный Урал	Полярный Урал	Северный Урал	Приполярный Урал	Полярный Урал
Кустистые	14	17	12	62	64	60
Листоватые	22	23	23	15	16	14
Накипные	38	32	35	17	14	20
Всего	74	72	70	94	94	94

3.5.2. Изменение высотного распределения видов

В качестве основы для оценки изменения характера высотного распределения видов на разных широтах использовали данные о распределении лишайников вдоль высотного профиля, который был заложен на восточном склоне горы Косьвинский Камень – самого южного гольцового массива на Северном Урале. Мы анализируем изменение к северу встречаемости вида, а также сохранение принадлежности к высотной группе или ее смену.

Смена высотной группы

В связи с изменением характера высотного распространения с широтой выделены следующие группы лишайников.

1. Не изменяют высотную группу к северу:

увеличивают встречаемость - *Acarospora incurva*, *Lecidea fuscoatra*, *Porpidia melinodes*, *Pseudephebe pubescens*, *Sphaerophorus fragilis*, *Stereocaulon alpinum*, *S. tomentosum*, *Tephromela armeniaca*, *U. hyperborea* в

эпилитных сообществах, *Alectoria nigricans*, *Asahinea chrysantha*, *Ciadonia ectocyna*, *C. uncialis*, *Ochrolechia androgyna*, *O. frigida*, *Peltigera aphthosa*, *P. rufescens*, *Stereocaulon tomentosum* в эпигейных;

не меняют встречаемость - *Acarospora fuscata*, *A. separata*, *Aspicilia caesiocinerea*, *A. cinerea*, *Bryoria chalybeiformis*, *Buellia badia*, *Cetraria odontella*, *Cladina mitis*, *C. rangiferina*, *Cladonia bellidiflora*, *C. fimbriata*, *C. uncialis*, *Lasallia pustulata*, *Lecanora cenisia*, *L. polytropa*, *Ophioparma ventosa*, *Rhizocarpon eupetraeum*, *Rh. geographicum*, *Rh. hochstetteri*, *Umbilicaria arctica* в эпилитных сообществах, *Cetraria odontella*, *Cladina arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia cariosa*, *C. cenotea*, *C. chlorophaea*, *C. fimbriata*, *C. subulata*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Icmadophila ericetorum*, *Ochrolechia grimmiae*, *Pannaria pezizoides*, *Peltigera didactyla*, *P. leucophlebia*, *Rinodina turfacea*, *Vulpicida tilesii* в эпигейных;

уменьшают встречаемость - *Alectoria ochroleuca*, *Arctoparmelia centrifuga*, *Parmelia omphalodes*, *Rh. badioatrum*, *Tephromela atra* в эпилитных сообществах, *Cladonia amaurocraea*, *C. squamosa* в эпигейных.

2. Переходят в группу с более высоким расположением на склоне к северу:

увеличивают встречаемость - *Lasallia pensylvanica*, *Ochrolechia tartarea*, *Umbilicaria proboscidea*, *U. torrefacta* в эпилитных сообществах, *Cladonia coccifera*, *C. cornuta*, *C. cyanipes*, *C. elongata*, *C. macrophylla*, *C. macrophyllodes*, *Dibaeisbaeomyces*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera canina*, *Psoroma hypnorum*, *Sphaerophorus globosus* в эпигейных;

не меняют встречаемость - *Aspicilia gibbosa*, *Chrysothrix chlorina*, *Umbilicaria deusta* в эпилитных сообществах, *Cladonia phyllophora*, *Ochrolechia upsaliensis*, *Peltigera malacea* в эпигейных;

уменьшают встречаемость - *Candelariella vitellina*, *Rhizocarpon eupetrarioides* в эпилитных сообществах, *Cetraria laevigata*, *Cladonia verticillata* в эпигейных.

3. Переходят в нижерасположенную высотную группу (снижают высотную группу) к северу

увеличивают встречаемость - *Allantoparmelia alpicola*, *Amygdalaria panaeola*, *Brodoa intestiniformis*, *Melanelia commixta*, *M. panniformis*, *Rhizocarpon alpicola* в эпилитных сообществах, *Cetraria ericetorum*, *C. nigricans*, *Cetrariella delisei*, *C. uncialis*, *Peltigera scabrosa*, *Pertusaria oculata*, *Solorina crocea*, *Thamnozia vermicularis* в эпигейных;

не меняют встречаемость - *Brodoa intestiniformis*, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria muricata*, *Lecidea lapicida*, *Melanelia hepatizon*, *M. stygia*, *Porpidia flavicunda*, *P. macrocarpa*, *P. melinodes*, *P. scabrosa* в эпилитных сообществах;

уменьшают встречаемость - *Ochrolechia lactea*, *Parmelia saxatilis*, *P. melinodes* в эпилитных сообществах, *Bryonora castanea*, *Cladonia macroceras*, *C. peziziformis*, *Pertusaria geminipara* в эпигейных.

4. Встречаются только в бореальных высокогорьях, при этом

переходят в группу с более высоким расположением к северу, не меняя или увеличивая встречаемость - *Cetraria aculeata* в эпилитных и эпигейных сообществах;

не меняют высотную группу:

увеличивают встречаемость *Cladonia digitata*, *Nephroma parile*;

не меняют встречаемость - *Aspicilia cupreoatra*, *Caloplaca vitellinula*, *Cladonia furcata*, *Lecidea confluens*, *Porpidia albocoerulescens*, *P. cinereoatra* в эпилитных сообществах, *Cladonia floerkeana*, *Hypogymnia vittata*, *Peltigera lepidophora* в эпигейных;

переходят в нижерасположенную высотную группу к северу не меняя встречаемость - *Pertusaria dactylina* в эпилитных сообществах, *Cladonia rangiformis*, *C. turgida* в эпигейных.

5. Переходят в группу с более высоким расположением на склоне и/или увеличивают встречаемость к северу, а затем снижающие их - *Cladonia macrophylla*, *Porpidia crustulata*, *Stereocaulon paschale*, *Tremolecia atrata*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. decussata*, *U. hirsuta*, *U. polyphylla* в эпилитных

сообществах, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria ericetorum*, *Cladonia bellidiflora*, *C. carneola*, *C. crispata*, *C. decorticata*, *C. deformis*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. ochrochlora*, *C. pleurota*, *C. pyxidata*, *Lecanora epibryon*, *Mycobilimbia hypnorum*, *Peltigera horizontalis*, *P. polydactylon*, *Pertusaria dactylina*, *Piloporus pubescens*, *Sphaerophorus fragilis*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*, *Trapeliopsis granulosa* в эпигейных.

6. Встречаются только в северной части бореальных высокогорий и в арктических высокогорьях,

не меняя характера распространения - *Lecanora intricata*, *L. rupicola* в эпилитных сообществах, *Asahinea scholanderi*, *Nephroma expallidum*, *Stereocaulon glareosum* в эпигейных.

увеличивая встречаемость - *Cladonia stricta*.

7. Встречаются только в арктических высокогорьях - *Lecidea silacea* в эпилитных сообществах, *Baeomyces carneus*, *Bryonora castanea*, *Catapirenium cinereum*, *Dactylina madreporiformis*, *D. ramulosa*, *Pertusaria oculata*, *Stereocaulon grande* в эпигейных.

Таким образом, значительная часть видов с продвижением к северу не меняет принадлежности к высотной группе – своего положения в системе высотных поясов. Сюда входят как лишайники, тяготеющие в своем распространении к нижней части горно-тундрового пояса, так и к высокогорьям (табл. 3.5.5).

Таблица 3.5.5

Изменение высотного класса и встречаемости лишайников с широтой

Изменение высотного класса к северу	Всего видов*	Изменение встречаемости к северу, видов		
		увеличивается	не изменяется	уменьшается
Не изменяется	64	9 / 9**	20 / 19	5 / 2
Увеличивается	25	4 / 11	3 / 3	2 / 2
Уменьшается	33	6 / 8	10 / 2	3 / 4

* всего 122 видов с достоверно изменяющейся встречаемостью

** слева - эпилитные сообщества, справа - эпигейные

Переход в нижерасположенную высотную группу также осуществляют две группы видов - переходящих из верхней части горно-тундрового пояса к широкому распространению в пределах всего пояса горных тундр (эти виды увеличивают встречаемость), а также переходящих от широкого распространения в горных тундрах в его нижнюю часть.

Особое место занимает группа видов, которые переходят в группу с более высоким расположением и/или увеличивают встречаемость к северу, а затем переходящие в нижерасположенную высотную группу и снижающие встречаемость. На Приполярном Урале эти виды имеют, очевидно, некий эколого-ценотический оптимум, что может быть связано с тем, что именно здесь выпадает максимальное количество осадков, а температурный режим обеспечивает существование макротермных видов, несколько ослабляя их позиции в пользу микротермных.

Широтное изменение встречаемости видов

Среди эпилитных лишайников наиболее многочисленную группу составляют виды, не меняющие встречаемость к северу - 33 вида. Среди эпигейных таких видов 19. Среди эпигейных наиболее многочисленна группа видов, увеличивающих встречаемость (28 видов). Среди эпилитных таких видов 12. Уменьшается встречаемость 7 эпилитных и 4 эпигейных видов.

Повышение встречаемости характерно, прежде всего, для аркто-альпийских лишайников. Некоторые из них переходят в нижерасположенную высотную группу, что означает их переход к распространению от узкой полосы в верхней части горно-тундрового пояса на Северном Урале к широкому распространению в пределах всего горно-тундрового пояса в северной части Уральских высокогорий. Немногочисленные в эпилитных сообществах бореальные виды, как правило, имея низкую встречаемость в высокогорьях, сохраняют ее, некоторые снижают высотный класс. В эпигейных сообществах значительная часть видов, относящихся к бореальным, не снижает встречаемости.

Анализ распределения видов по классам встречаемости показывает, что и в эпилитных и в эпигейных сообществах виды с высокой встречаемостью (Р) составляют наименьшую по численности группу, причем их доля в эпигейных сообществах несколько выше (табл. 3.5.6, 3.5.7). С севера на юг численность этой группы и ее состав изменяются мало.

Таблица 3.5.6

Широтное изменение соотношения числа видов эпилитных лишайников, относящихся к разным классам встречаемости

Зональные подразделения	Классы встречаемости				
	Р постоянно	Н нередко	С спорадически	U редко	О единично
Северный Урал	6/8	10/11	21/28	37/50	-
Приполярный Урал	7/8	14/20	21/30	30/42	-
Полярный Урал	5/7	15/21	25/36	25/36	-

* в числителе – число видов, в знаменателе – %

Таблица 3.5.7

Широтное изменение соотношения числа видов эпигейных лишайников, относящихся к разным классам встречаемости

Зональные подразделения	Классы встречаемости				
	Р постоянно	Н нередко	С спорадически	U редко	О единично
Северный Урал	9/10	-	24/25	41/44	20/21
Приполярный Урал	11/12	17/18	21/22	38/40	7/8
Полярный Урал	10/11	13/14	21/22	43/46	7/7

* в числителе – число видов, в знаменателе – %

Лишайники следующего класса встречаемости - N - представлены несколько большим числом видов. В эпилитных сообществах доля видов этой группы увеличивается к северу. В эпигейных сообществах виды этой группы не представлены на Северном Урале, что мы связываем с четко

выраженным доминированием. Поэтому минимальная роль этой группы в высокогорьях Северного Урала не кажется случайной.

Число видов с невысокой встречаемостью (S) колеблется от 22% до 36%. В эпигейных сообществах доля этой группы видов чуть больше на Северном Урале, а в эпилитных их доля увеличивается к северу.

Наибольшим числом видов представлены виды с низкой встречаемостью (U). Если в эпигейных сообществах доля этой группы видов несколько увеличивается в арктических высокогорьях, то в эпилитных сообществах доля этой группы закономерно и значительно уменьшается к северу.

Группа единично встречающихся видов (O) отсутствует в эпилитных сообществах, что свидетельствует о более стабильном, в сравнении с эпигейными сообществами, составе. В эпигейных сообществах единично встречающиеся виды максимально представлены на Северном Урале. Мы связываем это с тем, что более мягкие климатические условия, а также «островное» положение горных тундр среди лесных массивов создают возможность внедрения многих видов, но условий для того, чтобы приобрести стабильный ценотический статус, у этих видов нет.

Большая часть видов (49-50%) с высокой (P, N) и относительно высокой (S) встречаемостью не меняют класс встречаемости к северу. Увеличение встречаемости к северу у двух видов с высоким положением фитоценотического оптимума на Северном Урале отмечено в эпигейных сообществах. Всего из этих видов увеличивают встречаемость 25% эпилитных лишайников и 20% эпигейных. К северу уменьшают встречаемость 31% видов-эпилитов и 25% эпигейных лишайников с низким и средним положением фитоценотического оптимума на северо-уральском профиле.

Среди общих для Северного и Полярного Урала видов с низкой (U) встречаемостью 55% видов в эпигейных сообществах не меняют класса встречаемости. Увеличивают класс встречаемости 38% видов. Среди

эпилитных лишайников сохраняют класс встречаемости 44% редко встречающихся видов (из числа имеющих эколого-ценотический оптимум в нижней части пояса горных тундр). Увеличивают к северу класс встречаемости практически все виды с положением эколого-ценотического оптимума в средней и верхней части пояса горных тундр на Северном Урале.

Таким образом, значительная часть видов с продвижением к северу не изменяет встречаемость или ее увеличивает. Число и состав группы широко распространенных лишайников с юга на север практически не меняется.

Более значимая доля видов с низкой встречаемостью на юге может свидетельствовать о большей возможности для внедрения видов, связанной с более мягкими климатическими условиями. Меньшая доля видов с достаточно высокой встречаемостью связана с выраженным доминированием - доминанты здесь, очевидно, имеют также наиболее благоприятные условия. К северу доминирование ослабевает (сообщества становятся полидоминантными), и некоторые виды увеличивают встречаемость.

3.5.3. Экологическая оценка изменений в распределении видов

Для объяснения изменений в распространении видов, охарактеризованных выше, мы анализируем реакцию лишайников, имеющих разное географическое распространение и относящихся к разным экологическим группам на изменение широты.

Географические группы

Изменение соотношения числа видов относящихся разным зональным географическим группам в экологическом контексте можно рассматривать как маркер, свидетельствующий об изменении комплекса природных условий в связи с изменением температурного режима. Очевидно, что преобладание бореальных видов явится знаком принадлежности рассматриваемой территории к таежной зоне, а, скажем, большая доля видов арктоальпийского элемента будет свидетельством того, что территория расположена в Арктике или имеет в своем составе высокогорья.

Соотношение арктоальпийских и бореальных видов может рассматриваться как мера «близости» горного ландшафта к арктическому или бореальному. Мы имели целью показать изменение соотношения арктоальпийских и бореальных видов на разных широтных отрезках Уральского хребта, а также отношения числа арктоальпийских видов к числу прочих, как отражение смены температурных условий в высокогорьях, расположенных на самом юге подзоны северной тайги, в центральной ее части и в подзоне субарктических тундр.

Число арктоальпийских видов эпилитных лишайников на Северном Урале увеличивается с высотой (табл. 3.4.2, 3.5.8). Отмечается увеличение количества этих видов и с юга на север (табл. 3.5.8). Максимальным числом видов этот географический элемент представлен в горных тундрах Приполярного и Полярного Урала.

Таблица 3.5.8

Изменение соотношения числа видов эпилитных лишайников, относящихся к разным географическим элементам, по высотным ступеням и широте

Географический элемент	Широтные отрезки								
	Северный Урал			Приполярный Урал			Полярный Урал		
	Высотные ступени*								
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
Арктоальпийский	<u>20**</u>	<u>22</u>	<u>25</u>	<u>29</u>	<u>30</u>	<u>28</u>	<u>31</u>	<u>30</u>	<u>28</u>
	<u>32**</u>	<u>39</u>	<u>56</u>	<u>43</u>	<u>48</u>	<u>57</u>	<u>44</u>	<u>73</u>	<u>68</u>
Бореальный	<u>8</u>	<u>6</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>3</u>	<u>1</u>	<u>6</u>	<u>1</u>	<u>1</u>
	<u>13</u>	<u>11</u>	<u>7</u>	<u>6</u>	<u>5</u>	<u>2</u>	<u>9</u>	<u>2</u>	<u>2</u>
Прочие	<u>34</u>	<u>29</u>	<u>17</u>	<u>35</u>	<u>30</u>	<u>20</u>	<u>33</u>	<u>25</u>	<u>12</u>
	<u>55</u>	<u>51</u>	<u>38</u>	<u>51</u>	<u>48</u>	<u>41</u>	<u>47</u>	<u>45</u>	<u>29</u>
Отношение числа арктоальпийских видов к остальным	0.5	0.9	1.3	0.7	0.9	1.3	0.8	1.2	2.2

* 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 – центральная часть пояса горных тундр, 4 – пояс холодных гольцовых пустынь

** в числителе - количество видов, в знаменателе - %

Доля арктоальпийских видов-эпилитов определенно увеличивается как с высотой, так и с юга на север. Наибольшей долей арктоальпийских видов отличаются горные тундры Полярного Урала. На Северном и Приполярном Урале виды этой группы преобладают в холодных гольцовых пустынях (высотная ступень 4). В этом высотном поясе на всех широтных отрезках Уральского хребта доля эпилитных арктоальпийских лишайников превышает 50%.

Участие бореальных эпилитов и в абсолютных, и в относительных единицах уменьшается как с высотой, так и при движении с юга на север. Максимально они представлены в нижней части пояса горных тундр на Северном Урале. В поясе холодных гольцовых пустынь бореальные виды также представлены максимально на Северном Урале.

Отношение числа арктоальпийских видов к числу остальных среди эпилитов оказалось наименьшим в нижней части пояса горных тундр на Северном Урале, а максимальным - в поясе холодных гольцовых пустынь на Полярном Урале. В каждом широтном подразделении это отношение минимально в нижней части пояса горных тундр и увеличивается с высотой, а также растет с широтой, отличаясь высоким значением в поясе горных тундр на Полярном Урале. В холодных гольцовых пустынях на всех широтах его значение больше или равно 1.3.

Число арктоальпийских видов эпигейных лишайников последовательно увеличивается с высотой на Северном Урале (табл. 3.4.4, 3.5.9). На Приполярном Урале они представлены самым большим числом видов в центральной части пояса горных тундр (высотная ступень 3). На Полярном Урале число видов арктоальпийских эпигейных лишайников не меняется в пределах горно-тундрового пояса и уменьшается в поясе холодных гольцовых пустынь (высотная ступень 4), но доля их именно тут максимальна.

Изменение соотношения числа видов эпигейных лишайников, относящихся к разным географическим элементам, по высотным ступеням и широте

Географический элемент	Широтные отрезки								
	Северный Урал			Приполярный Урал			Полярный Урал		
	Высотные ступени*								
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
Арктоальпийский	<u>10</u> **	<u>21</u>	<u>26</u>	<u>28</u>	<u>31</u>	<u>27</u>	<u>35</u>	<u>35</u>	<u>24</u>
	15**	38	54	33	44	63	43	60	75
Бореальный	<u>23</u>	<u>10</u>	<u>5</u>	<u>22</u>	<u>13</u>	<u>6</u>	<u>15</u>	<u>10</u>	<u>4</u>
	33	18	10	26	19	14	19	17	13
Прочие	<u>36</u>	<u>24</u>	<u>17</u>	<u>34</u>	<u>26</u>	<u>10</u>	<u>31</u>	<u>13</u>	<u>4</u>
	52	44	35	40	37	23	38	22	13
Отношение числа арктоальпийских видов к остальным	0.2	0.6	1.3	0.5	0.8	1.7	0.8	1.5	3.0

* 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 – центральная часть пояса горных тундр, 4 – пояс холодных гольцовых пустынь

** в числителе - количество видов, в знаменателе - %

Бореальные эпигейные виды максимально представлены в нижней части пояса горных тундр на Северном и Приполярном Урале. С высотой число видов этой группы резко снижается, особенно на Северном Урале. В холодных гольцовых пустынях на Северном Урале количество эпигейных бореальных видов минимально, тогда как бореальные эпилиты представлены наибольшим числом видов.

Интересно, что на Полярном Урале и в эпигейных, и в эпилитных сообществах число арктоальпийских лишайников в холодных гольцовых пустынях меньше, чем в горных тундрах, но доля их в этом поясе значительно весомее в эпигейных сообществах, чем в эпилитных.

Число и доля гипоарктомонтанных и полизональных видов последовательно и закономерно уменьшаются с высотой и к северу. Особенно четко это выражено у эпигейных лишайников. Тенденцию к

увеличению числа гипоарктомонтанных и полизональных видов эпилитных видов на Приполярном Урале мы связываем с тем, что на Приполярном Урале выпадает больше осадков. Для эпигейных лишайников, находящихся в более благоприятных условиях, это оказывается менее важным, а эпилитные, очевидно, реагируют на дополнительное увлажнение.

Изменение отношения числа арктоальпийских эпилитных и эпигейных видов к числу остальных имеет следующие общие закономерности:

- доля арктоальпийских видов увеличивается с широтой;
- отношение числа арктоальпийских видов к числу остальных имеет наименьшее значение в нижней части пояса горных тундр на Северном Урале;
- отношение числа арктоальпийских видов к числу остальных имеет максимальное значение в поясе холодных гольцовых пустынь на Полярном Урале;
- в каждом широтном подразделении это отношение минимально в нижней части пояса горных тундр и увеличивается с высотой;
- в холодных гольцовых пустынях это отношение равно и больше 1.3;
- высокое значение (1.2 для эпилитных, 1.5 для эпигейных лишайников)

этот показатель имеет также в поясе горных тундр на Полярном Урале.

Таким образом, доля арктоальпийских видов определенно увеличивается как с высотой, так и с юга на север. Участие бореальных лишайников и в абсолютных, и в относительных единицах уменьшается как с высотой, так и при движении с юга на север. Число и доля гипоарктомонтанных и полизональных видов последовательно и закономерно уменьшаются с высотой и к северу.

На всех широтах в поясе холодных гольцовых пустынь доля арктоальпийских видов превышает 50%. Отношение числа арктоальпийских видов к числу остальных в этом поясе на всех широтах больше или равно 1.3.

На основании анализа соотношения видов, относящихся к разным географическим элементам можно предположить, что в эпигейных

сообществах происходит не менее жесткий отбор видов, чем в эпилитных, что эпигейные сообщества более изменчивы и лабильны.

Экологические группы

Изменение соотношения числа видов относящихся разным экологическим группам, несомненно, можно рассматривать как маркер, свидетельствующий об изменении комплекса природных условий, поскольку разделение видов на экологические группы отражает их требования к режиму увлажнения (Горышина, 1979). Мы имели целью показать, каким образом изменяется соотношение числа видов лишайников, относящихся к разным экологическим группам, на разной высоте над уровнем моря на разных широтах, а также как это изменение отражает смену условий среды, прежде всего увлажнения.

Число видов эпилитных лишайников, относящихся к группе криофитов, с высотой не меняется (табл. 3.5.10). Доля этих видов растёт с увеличением высоты над уровнем моря на Северном и Полярном Урале. На Приполярном Урале доля видов этой группы максимальны в центральной части пояса горных тундр.

Число мезофитов на всех широтных отрезках с высотой последовательно снижается. Между Североуральским и Приполярноуральским профилем различия невелики. Доля мезофитов на Приполярном Урале с высотой уменьшается в наименьшей степени, что может быть связано с большим количеством осадков, которые тут выпадают. На Полярном Урале число видов мезофитов и их доля значительно меньше, уменьшение их числа с высотой более значительное. Это свидетельствует о более резких изменениях режима увлажнения.

Общее число эпилитных видов мезофитов и психрофитов последовательно снижается с высотой на всех широтах. Эти изменения на Северном и Полярном Урале оказались более резкими (13% и 12%, соответственно), чем на Приполярном Урале (6%), где, как неоднократно указывалось выше, осадков выпадает больше.

Изменения соотношения числа видов эпилитных лишайников, относящихся к разным экологическим группам, по высотным ступеням и широте

Географический элемент	Широтные отрезки								
	Северный Урал			Приполярный Урал			Полярный Урал		
	Высотные ступени*								
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
Криофиты	<u>18</u> **	<u>20</u>	<u>20</u>	<u>25</u>	<u>26</u>	<u>25</u>	<u>26</u>	<u>26</u>	<u>24</u>
	29**	35	44	37	41	36	37	46	59
Психрофиты	<u>6</u>	<u>6</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>7</u>	<u>6</u>
	10	11	11	9	11	12	10	13	15
Мезофиты	<u>27</u>	<u>22</u>	<u>13</u>	<u>26</u>	<u>22</u>	<u>14</u>	<u>25</u>	<u>15</u>	<u>8</u>
	44	39	29	38	35	29	36	27	20
Психрофиты + мезофиты	<u>33</u>	<u>28</u>	<u>18</u>	<u>32</u>	<u>29</u>	<u>20</u>	<u>32</u>	<u>22</u>	<u>14</u>
	53	49	40	47	46	41	46	39	34
Ксеромезофиты	<u>11</u>	<u>9</u>	<u>7</u>	<u>11</u>	<u>8</u>	<u>4</u>	<u>12</u>	<u>8</u>	<u>3</u>
	18	16	16	16	13	8	17	14	7

* 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 – центральная часть пояса горных тундр, 4 – пояс холодных гольцовых пустынь

** в числителе - количество видов, в знаменателе - %

На Приполярном и Полярном Урале в эпигейных сообществах криофиты представлены на всех высотах примерно равным числом видов, но доля их значительно возрастает с высотой (табл. 3.5.11). Число видов эпигейных лишайников, относящихся к группе криофитов, увеличивается с высотой только на Северном Урале, хотя их доля среди лишайников других экологических групп наименьшая. Она значительно увеличивается в пределах пояса горных тундр, но в поясе холодных гольцовых пустынь несколько снижается. Мы склонны объяснить это особенностями рельефа - в этой части Урала широко распространены привершинные плато, где широкое распространение получают сырые травяно-моховые тундры, практически не встречающиеся на других уровнях. Лишайниковые тундры, очевидно, также находятся в особых условиях увлажнения. Не случайно здесь доминирует

вид, характерный для увлажненных местообитаний - *Cetraria islandica*, местами обильна *Cetrariella delisei*.

Таблица 3.5.11

Изменения соотношения числа видов эпигейных лишайников, относящихся к разным экологическим группам, по высотным ступеням и широте

Географический элемент	Широтные отрезки								
	Северный Урал			Приполярный Урал			Полярный Урал		
	Высотные ступени*								
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
Криофиты	$\frac{5^{**}}{7^{**}}$	$\frac{14}{25}$	$\frac{11}{23}$	$\frac{14}{17}$	$\frac{18}{26}$	$\frac{17}{40}$	$\frac{17}{21}$	$\frac{18}{31}$	$\frac{15}{47}$
	$\frac{4}{6}$	$\frac{5}{9}$	$\frac{14}{29}$	$\frac{12}{14}$	$\frac{11}{16}$	$\frac{9}{21}$	$\frac{15}{19}$	$\frac{14}{24}$	$\frac{9}{28}$
Мезофиты	$\frac{51}{74}$	$\frac{27}{49}$	$\frac{19}{40}$	$\frac{49}{58}$	$\frac{32}{46}$	$\frac{12}{28}$	$\frac{41}{51}$	$\frac{18}{31}$	$\frac{5}{16}$
Психрофиты + Мезофиты	$\frac{55}{80}$	$\frac{32}{58}$	$\frac{33}{69}$	$\frac{61}{73}$	$\frac{43}{61}$	$\frac{21}{49}$	$\frac{56}{69}$	$\frac{32}{55}$	$\frac{14}{44}$
Ксеромезофиты	$\frac{9}{13}$	$\frac{9}{16}$	$\frac{4}{8}$	$\frac{9}{11}$	$\frac{9}{13}$	$\frac{5}{12}$	$\frac{8}{10}$	$\frac{7}{12}$	$\frac{3}{9}$

* 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 – центральная часть пояса горных тундр, 4 – пояс холодных гольцовых пустынь

** в числителе - количество видов, в знаменателе - %

Число ксеромезофитов на всех широтах уменьшается в поясе холодных гольцовых пустынь. Доля ксеромезофитов на всех высотах максимальна в средних частях склонов. Это абсолютно согласуется с характером рельефа.

По этой же причине эпигейные лишайники из группы психрофитов максимально представлены, в частности, в привершинной части гор на Северном Урале. Причем их число увеличивается здесь очень резко. На Приполярном и Полярном Урале число видов этой группы уменьшается в поясе холодных гольцовых пустынь. Доля психрофитов растет с высотой на всех широтах.

Мезофиты - наиболее многочисленная группа среди эпигейных лишайников. Количество видов с высотой уменьшается очень значительно на всех широтах, так же, как их доля. Максимальным числом видов они представлены в нижней части пояса горных тундр на Северном и Приполярном Урале. Меньше всего видов - в поясе холодных гольцовых пустынь на Полярном Урале. В верхнем поясе гор - в холодных ольцовых пустынях - виды этой группы наиболее широко представлены на Северном Урале, и доля их здесь значительно больше. Доля мезофитов на всех высотах больше именно на Северном Урале. То, что максимум осадков приходится на Приполярный Урал, очевидно, сказывается в том, что падение числа видов с высотой в пределах пояса горных тундр тут менее выражено.

Анализ изменения числа видов эпигейных лишайников, входящих в смешанную группу видов, требовательных к условиям увлажнения - общего числа видов психрофитов и мезофитов - показывает, что виды этой группы сосредоточены в нижней части пояса горных тундр. На Северном Урале число видов этой группы практически одинаково в центральной и верхней части пояса горных тундр, а доля в привершинной части увеличивается. На Полярном и Приполярном Урале происходит уменьшение числа видов и доли этой группы с высотой. На Приполярном Урале на всех высотах психрофиты и мезофиты представлены большим числом видов, доля ее выше, чем на Полярном Урале на всех высотах. Судя по всему, на Полярном Урале самые неблагоприятные условия увлажнения.

Таким образом, наиболее отчетливые изменения состоят в уменьшении числа и доли мезофитных лишайников с увеличением высоты и широты, увеличении доли криофитов, а также психрофитов (менее выраженное у эпилитных лишайников). В распределении эпигейных лишайников большое значение имеют особенности рельефа.

Смена субстрата

На Северном Урале в эпилитных сообществах встречаются широко распространенные повсюду как эпигейные *Cetraria islandica*, *C. laevigata*,

Cladina stellaris, *Cladonia macilenta* *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, или эпифитные *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata* и др. В арктических высокогорьях эти лишайники в эпилитных сообществах не встречаются.

С другой стороны, в эпигейных сообществах Заполярного Урала фиксируются не только обычные эпифиты - *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *H. vittata*, *Parmelia sulcata*, но и некоторые эпилитные лишайники, например, *Arctoparmelia crntrifuga*, *A. separata*, *Melanelia hepatizon*, *M. panniformis*, *Parmelia omphalodes*, *P. saxatilis*. Это, на наш взгляд, свидетельствует об ужесточении условий в эпигейных сообществах и снижении господствующей роли кустистых лишайников.

К северу случаев смены субстрата и видов его меняющих становится меньше - если на Северном Урале в составе эпилитных сообществ зарегистрировано 22 вида лишайников, обычно предпочитающих почву или древесный субстрат, то на Полярном Урале 12 таких видов.

Итак, в связи с изменением гидротермического режима с увеличением абсолютной высоты на разных широтных отрезках в разнообразии лишайников происходят сходные изменения: уменьшается видовое разнообразие; увеличивается доля арктоальпийских видов, криофитов; уменьшается количество видов и доля бореальных, гипоарктомонтанных и полизональных лишайников, мезофитов.

На всех широтах в поясе холодных гольцовых пустынь отношение числа арктоальпийских видов к числу остальных больше или равно 1.3.

На основании анализа соотношения видов, относящихся к разным географическим элементам можно предположить, что в эпигейных и в эпилитных сообществах происходит жесткий отбор видов, при этом эпигейные сообщества все-таки более изменчивы и лабильны. На их распределение большое воздействие оказывают особенности рельефа.

Использование данных о соотношении лишайников с разным географическим распространением и экологическими требованиями может характеризовать гидротермический режим территории и его высотные

изменения. Свидетельство тому – закономерные изменения числа и доли лишайников с разным географическим распространением и разными требованиями к условиям увлажнения в высотном и широтном градиенте в высокогорьях Урала.

3.5.4. Изменение состава и структуры сообществ лишайников

Изменение ценологических характеристик прослежено от нижней части пояса горных тундр до холодных гольцовых пустынь на Северном, Приполярном и Полярном Урале.

Эпилитные сообщества

Видовое разнообразие

На всех широтных отрезках Уральского хребта видовое разнообразие сообществ эпилитных лишайников изменяется единообразно - общее число таксонов уменьшается снизу вверх. Эту закономерность повторяют накипные и кустистые лишайники, а также листоватые лишайники на Полярном Урале. Число видов листоватых лишайников на Северном Урале несколько больше в центральной части горно-тундрового пояса. На Приполярном Урале оно остается неизменным (табл. 3.5.12).

Видовой состав эпилитных сообществ претерпевает с высотой значительные изменения. Для всех высотных ступеней общими являются 49% видов на Северном Урале, 66% на Приполярном Урале, 59% на Полярном Урале. Примерно по 20% видов встречается на двух и на одной ступенях. Наименьшее число общих для всех высотных ступеней видов оказалось на Северном Урале. Это можно объяснить, очевидно, присутствием группы видов «случайных» для горных тундр лесных видов в более мягких климатических условиях, а также значительной ролью конкурентно активных видов в нижней части горно-тундрового пояса, ограничивающих распространение некоторых толерантных к жестким условиям среды, но не выдерживающих конкуренции, видов.

Широтное изменение видового разнообразия и видовой насыщенности эпилитных сообществ в зависимости от высоты над уровнем моря

Широтные единицы	Северный Урал			Приполярный Урал			Полярный Урал		
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
Высотные ступени*									
Число видов									
Накипные	30	24	20	29	28	19	31	23	16
Листоватые	16	19	15	22	22	22	23	22	19
Кустистые	16	14	10	17	13	8	16	11	6
Всего	62	57	45	68	63	49	70	56	41
Насыщенность (видов/учетную площадку)	8±0.7	8±0.7	6±0.5	9±1	12±1.3	5±0.7	10±1.1	8±0.9	5±0.6

* 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 - центральная часть пояса горных тундр, 4 - холодные гольцовые пустыни

Видовая насыщенность

Видовая насыщенность с высотой меняется незначительно. На Северном Урале она одинакова в нижней и центральной части пояса горных тундр, несколько снижается в верхней, переходной к поясу холодных гольцовых пустынь части пояса горных тундр. На Приполярном и Полярном Урале этот показатель более изменчив. На Приполярном Урале видовая насыщенность максимальна в центральной части пояса горных тундр. На Полярном Урале видовая насыщенность имеет отчетливую тенденцию к уменьшению с высотой (табл. 3.5.12).

Покрытие

В пределах горно-тундрового пояса общее проективное покрытие в эпилитных сообществах изменяется мало как по высоте, так и в зональных подразделениях, но колебания его становятся к северу более значимыми (рис. 3.5.1). Среднее покрытие сокращается в поясе холодных гольцовых пустынь на всех широтах, но и там встречаются сообщества с покрытием 60-80%.

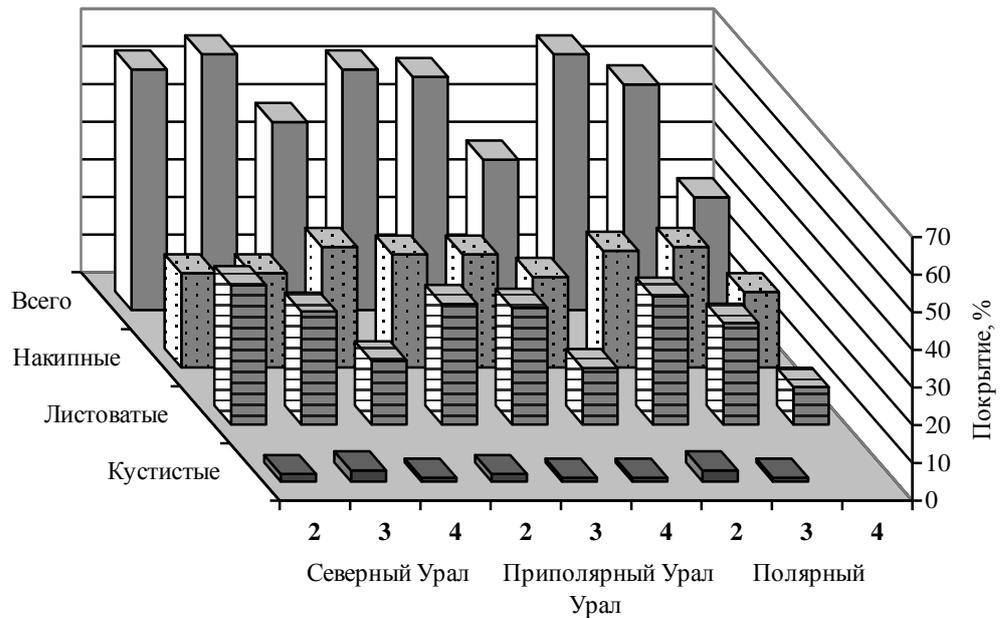


Рис. 3.5.1 Изменение покрытия эпилитных сообществ в зависимости от высоты над уровнем моря с широтой

Высотные ступени: 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 - центральная часть пояса горных тундр, 4 - холодные гольцовые пустыни

Увеличение покрытия накипных лишайников с высотой отмечается только на Северном Урале. На Приполярном и Полярном Урале покрытие накипных лишайников значительно снижается в холодных гольцовых пустынях.

В покрытии листоватых лишайников отмечается тенденция к уменьшению с увеличением высоты над уровнем моря и широты. Особенно заметно снижение покрытия листоватых лишайников к северу в поясе холодных гольцовых пустынь.

Покрытие кустистых лишайников незначительно, но проявляет тенденцию к сокращению с увеличением высоты над уровнем моря и широты.

Изменения в структуре сообществ и доминировании

Изменения в структуре эпилитных сообществ с высотой на Приполярном и Полярном Урале в значительной степени повторяют изменения, описанные нами на северо-уральском профиле.

Круг доминантов, общих для всех высотных поясов, чрезвычайно ограничен (Приложение 3, табл. 3.10). На всех широтах основу эпилитных сообществ составляют *Rhizocarpon geographicum*, *Lecidea lapicida* и *Umbilicaria proboscidea*. В нижней части пояса горных тундр на всех широтах в качестве доминантов выступают также *Ophioparma ventosa* и *Parmelia saxatilis*. На Северном Урале к ним добавляются *Protoparmelia badia* и *Parmelia omphalodes*, а на Приполярном и Полярном Урале - *Arctoparmelia centrifuga*, которая на Северном Урале в разряд доминантов попадает на следующей высотной ступени.

В центральной части пояса горных тундр доминанты более разнообразны. Из видов-доминантов предыдущей высотной ступени на Северном Урале уходит *Parmelia omphalodes*, в ранг доминантов выходят *Lecanora atra*, *Porpidia flavicunda*, *Ochrolechia lactea*, *Umbilicaria proboscidea*, *U. cylindrica*, *Lasallia pensylvanica*, *Arctoparmelia centrifuga*, а на Приполярном Урале - *Porpidia flavicunda*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. arctica*, *Lasallia pensylvanica*. На Полярном Урале из числа доминантов уходит *Ophioparma ventosa*, добавляются *Porpidia flavicunda*, *Tremolecia atrata*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. arctica*, *Lasallia pensylvanica*, *Melanelia hepatizon*.

В холодных гольцовых пустынях состав доминантов еще больше унифицируется. Единственное отличие в составе доминантов на разных широтных отрезках заключается в том, что на Приполярном Урале в число доминантов не входит *Melanelia stygia*.

Среди широко распространенных видов реакция на изменение широты оказывается разной (Приложение 3, рис. 3.3). На одной и той же высотной ступени покрытие ряда видов к северу увеличивается (*Rhizocarpon geographicum*, *Lecanora polytropa*, *Umbilicaria proboscidea*), у других –

демонстрирует тенденцию к уменьшению (*Arctoparmelia centrifuga*, *Ochrolechia lactea*, *Parmelia saxatilis* и др.). У ряда видов покрытие оказывается наибольшим на Приполярном Урале (*Porpidia flavicunda*, *Lasallia pensylvanica* и др.).

С высотой на всех широтах меняется цвет россыпей в связи со снижением встречаемости и покрытия зеленых видов рода *Parmelia*, а также светлоокрашенных накипных лишайников. На смену им приходят темноокрашенные *Melanelia*, *Porpidia* и др.

Смена с высотой одного из постоянных и характерных видов *Porpidia flavicunda* на *Tremolecia atrata*, выраженная на Северном Урале очень четко, на Полярном Урале также имеет место, но столь определенного высотного рубежа этой смены, как на Северном Урале, установить не удастся - наблюдается чередование полос с доминированием этих видов. В ложбинах *Porpidia flavicunda* возвращается вновь, на экспонированных частях склонов сменяется *Tremolecia atrata*. Похожая ситуация складывается с распространением *Arctoparmelia centrifuga* и *Ophioparma ventosa* - они встречаются пятнами, обычно в очень неглубоких ложбинах или на узких пологих участках довольно крутых склонов на высотах, соответствующих поясу холодных гольцовых пустынь. Очевидно, что на Полярном Урале, особенно в северной его части условия конкретных местообитаний приобретают очень большое значение и несколько затмевают, нарушают картину высотного распределения видов.

Структура эпилитных сообществ чрезвычайно консервативна. Она наследуется от первых сукцессионных стадий, как будет показано в следующей главе. Несмотря на значительные изменения в видовом составе сообществ и в покрытии видов, радикальных изменений в структуре сообществ эпилитных лишайников на разной высоте и на разных широтах не происходит, поскольку круг доминантов и содоминантов чрезвычайно ограничен. В то же время, сообщества кажутся чрезвычайно разнообразными. Разнообразие обеспечивается сменой сопутствующих и

редко встречающихся видов. Зачастую информацию о состоянии, динамике и характере сообществ несут виды, не отличающиеся высоким покрытием. Это чрезвычайно характерно для эпилитных сообществ, и о природе этого явления речь пойдет ниже.

Запас массы лишайников

Изменение массы лишайников в эпилитных сообществах связано с изменением покрытия и доли листоватых лишайников. Имеет значение и видовой состав сообществ - очевидно, что *Arctoparmelia incurva* при равном покрытии дает меньший запас фитомассы, чем *Arctoparmelia centrifuga* или *Parmelia saxatilis*, а *Porpidia flavicunda* меньший, чем *Ophioparma ventosa*.

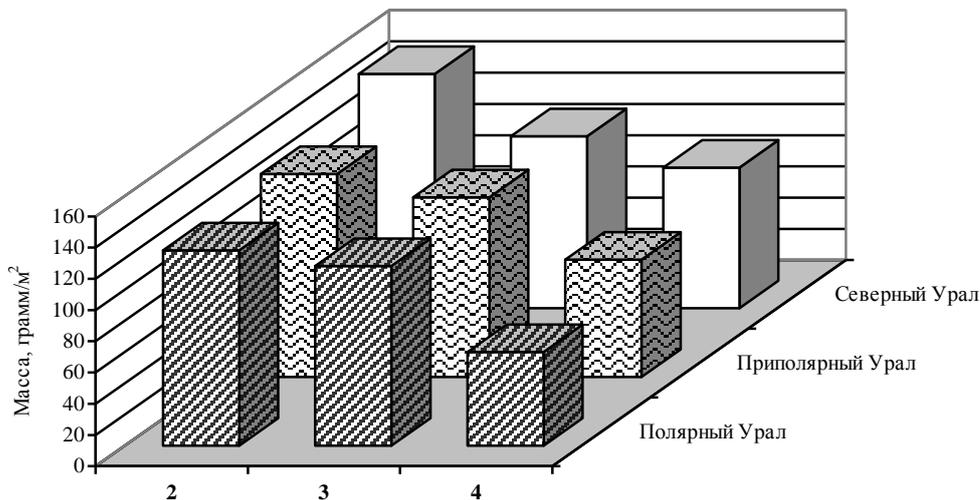


Рис. 3.5.2 Изменение массы лишайников в эпилитных сообществах в зависимости от высоты над уровнем моря с широтой, грамм/м²

Высотные ступени: 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 - центральная часть пояса горных тундр, 4 - холодные гольцовые пустыни

Запасы массы эпилитных лишайников уменьшаются с увеличением высоты над уровнем моря на всех широтах. С увеличением широты масса лишайников уменьшается в сообществах холодных гольцовых пустынь. Очевидно, уменьшение массы лишайников от нижней части горно-

тундрового пояса на Северном Урале до холодных гольцовых пустынь Полярного Урала (рис. 3.5.2).

Эпигейные сообщества

Видовое разнообразие

Во всех широтных подразделениях общее число таксонов уменьшается снизу вверх. Эту закономерность повторяют накипные, листоватые и кустистые лишайники. Исключение составляют накипные лишайники на Северном Урале - они увеличивают разнообразие с увеличением высоты над уровнем моря (табл. 3.5.13).

Таблица 3.5.13

Широтное изменение видового разнообразия и видовой насыщенности эпигейных сообществ в зависимости от высоты над уровнем моря

Широтные единицы	Северный Урал			Приполярный Урал			Полярный Урал		
	2	3	4	2	3	4	2	3	4
Высотные ступени*									
Число видов									
Накипные	9	6	11	13	12	3	16	11	3
Листоватые	12	5	3	16	12	7	15	18	6
Кустистые	48	44	34	55	46	33	50	39	23
Всего	69	55	48	84	70	43	81	58	32
Насыщенность (видов/учетную площадку)	6±0.5	7±0.7	6±0.5	8±0.9	10±0.9	4±0.5	9±1.0	7±0.9	5±0.6

* 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 - центральная часть пояса горных тундр, 4 - холодные гольцовые пустыни

Наименее разнообразны эпигейные лишайники на Северном Урале, в отличие от эпилитных сообществ. Особенно отличается нижняя часть пояса горных тундр. Это связано с тем, что на Северном Урале нижняя часть пояса горных тундр занята кустарниковыми тундрами, где лишайников не очень много, а также с выраженным доминированием лишайников рода *Cladina* в лишайниковых тундрах. Более мягкие климатические условия, в то же время,

обеспечили разнообразие эпигейных сообществ на больших высотах. Этим можно объяснить и разнообразие накипных лишайников.

Наибольшее число видов в эпигейных сообществах зарегистрировано на Приполярном Урале. Это можно объяснить менее выраженным доминированием лишайников рода *Cladina*, а также большим количеством осадков, обеспечивающим разнообразие и обилие мезофитных лишайников.

На Полярном Урале сохраняется высокое видовое разнообразие эпигейных лишайников, тем не менее, в поясе холодных гольцовых пустынь в более жестких климатических условиях число видов резко сокращается. Разнообразие накипных эпигейных лишайников на Полярном Урале может быть связано с влиянием выпаса северных оленей, хотя для анализа разнообразия мы старались отбирать участки, находящиеся вне выпаса. Другой причиной может быть то обстоятельство, что на Северном Урале накипные лишайники встречаются чаще не в эпигейных сообществах, где они вытесняются кустистыми или не имеют возможности появиться, а на мхах - чаще в основании каменных глыб. Собственно в тундровых сообществах они не характерны.

На всех высотных ступенях встречается на Северном и Полярном Урале примерно 35% видов, на Приполярном Урале - 40%. Примерно 25% видов встречается на двух высотных ступенях, 40% на одной ступени на Северном и Полярном Урале. На Приполярном Урале по 30% видов встречается на двух и на одной высотной ступени. Таким образом, несмотря на большее видовое разнообразие на Приполярном Урале разница между высотными ступенями выражена в наименьшей степени. В связи с этим можно предположить важную роль фактора влажности в распределении видов в высокогорьях - в условиях большего количества осадков лишайники в меньшей степени дифференцированы по высоте. Если бы определяющее значение имело ужесточение температурного режима, за счет чего лишайники верхнего уровня «спустились» и «объединились» с обитателями

нижних уровней, то следовало бы ожидать максимальное число общих для всех уровней видов на Полярном Урале.

Видовая насыщенность

Видовая насыщенность с высотой меняется незначительно. На Северном Урале она практически одинакова на всех высотных ступенях. На Приполярном и Полярном Урале этот показатель более изменчив. Здесь проявляется тенденция к уменьшению видовой насыщенности с высотой (табл. 3.5.13).

Покрытие

Покрытие лишайников в эпигейных сообществах в нижней части пояса горных тундр в значительной степени определяется их отношениями с сосудистыми растениями, с чем мы связываем их низкое покрытие в сравнении со следующей высотной ступенью, особенно на Северном Урале (рис. 3.5.3).

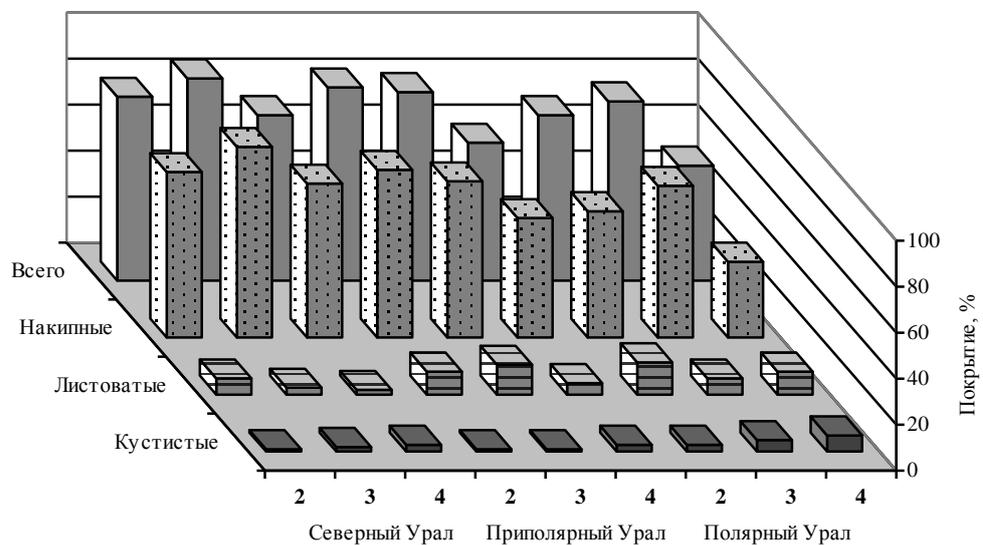


Рис. 3.5.3 Изменение покрытия эпигейных сообществ в зависимости от высоты над уровнем моря с широтой

Высотные ступени: 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 - центральная часть пояса горных тундр, 4 - холодные гольцовые пустыни

В центральной части пояса горных тундр на всех широтах покрытие максимально. В холодных гольцовых пустынях оно понижается - в меньшей степени на Северном Урале и очень резко на Полярном Урале.

Соотношение кустистых, листоватых и накипных лишайников везде остается практически неизменным, подавляющая роль принадлежит кустистым. При этом общая доля в покрытии листоватых и накипных видов растет к северу. Наименьшую роль они играют на Северном Урале. Причин этого мы касались в предыдущем разделе. Наибольшее значение в повышении покрытия листоватых лишайников вносят *Asahinea chrysantha*, *Nephroma arcticum* и *Peltigera aphthosa* (в нижней части пояса горных тундр).

Изменения в структуре сообществ и доминировании

Самой важной закономерностью следует считать снижение ценотической роли лишайников рода *Cladina* как с высотой, так и к северу. В связи с тем, что доминирование *Cladina* на юге более выражено, встречаемость и покрытие других напочвенных лишайников, прежде всего *Cladonia*, здесь ниже, чем на севере. Снижение ценотической роли лишайников рода *Cladina* знаменует повышение покрытия многих видов, например *Cladonia amaurocraea*, *Cetraria laevigata* и проч. (Приложение, табл. 3.11).

Среди видов, которые увеличивают покрытие, а значит и свою ценотическую роль к северу, отметим *Alectoria nigricans*, *Asahinea chrysantha*, *Cetraria ericetorum*, *C. nigricans*, *Cetrariella delisei*, *Cladonia uncialis*, *Flavocetraria nivalis*, *Nephroma arcticum*, *Ochrolechia frigida*, *O. upsaliensis*, *Peltigera aphthosa*, *P. scabrosa*, *Pertusaria oculata*, *Psoroma hypnorum*, *Solorina crocea*, *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*, *Stereocaulon alpinum*, *Thamnolia vermicularis*.

Виды, покрытие которых проявляет тенденцию к повышению - *Bryonora castanea*, *Cladonia bellidiflora*, *C. elongata*, *C. macrophyllodes*, *Flavocetraria cucullata*, *Icmadophila ericetorum*, *Lecanora epibryon*, *Ochrolechia*

androgyna, *O. grimmiae*, *Pannaria pezizoides*, *Pertusaria dactylina*, *Piloporus pubescens*, *Rinodina turfacea*.

Высокое покрытие в нижней и/или центральной части горно-тундрового пояса на всех широтах при заметном снижении его с высотой характерно для *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria laevigata*, *Cladina arbuscula*, *C. mitis*, *C. stellaris*, *Cladonia amaurocraea*.

Виды, не меняющие покрытие и ценотический статус с изменением широты - *Cladina rangiferina*, *Cladonia carneola*, *C. cornuta*, *C. crispata*, *C. cyanipes*, *C. decorticata*, *C. deformis*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. ochrochlora*, *C. pleurota*, *C. squamosa*, *Peltigera rufescens*, *Pertusaria geminipara*.

Виды, покрытие которых проявляет тенденцию к снижению - *Cladonia cariosa*, *C. cenotea*, *C. chlorophaea*, *C. fimbriata*, *C. pyxidata*, *C. subulata*, *Peltigera malacea*.

Наибольшее покрытие имеют на Приполярном Урале *Cetraria aculeata*, *C. islandica*, *C. odontella*, *Cladonia verticillata*, *C. coccifera*, *C. macrophylla*, *C. macroceras*, *C. phyllophora*, *C. peziziformis*, *Mycobilimbia hypnorum*, *Peltigera canina*, *P. didactyla*, *P. horizontalis*, *P. leucophlebia*, *P. polydactylon*, *Stereocaulon paschale*, *S. tomentosum*.

Значительное число видов, повышающих покрытие с увеличением высоты и широты, знаменует замену покровов с выраженным доминированием немногих видов полидоминантными сообществами, что может быть объяснено ослаблением позиций доминантов, относящихся к бореальным мезофитам, фрагментацией условий среды при повышении жесткости гидротермических режимов. Мы не исключаем и роли выпаса северных оленей на Полярном Урале, хотя при сборе материала старались выбрать участки, находящиеся вне выпаса.

Запас массы лишайников

Поскольку запас лишайников очень отличается в разных типах тундр, для выявления высотных и широтных закономерностей мы сравнили запас эпигейных лишайников в кладиновых лишайниковых тундрах.

Наибольший запас массы на учетную площадку (в пересчете на 1 м²) на Северном и Приполярном Урале лишайники формируют в нижней части пояса горных тундр (рис. 3.5.4). Это связано со значительной высотой лишайников (мощностью лишайникового покрова), высокой плотностью лишайниковой дернины.

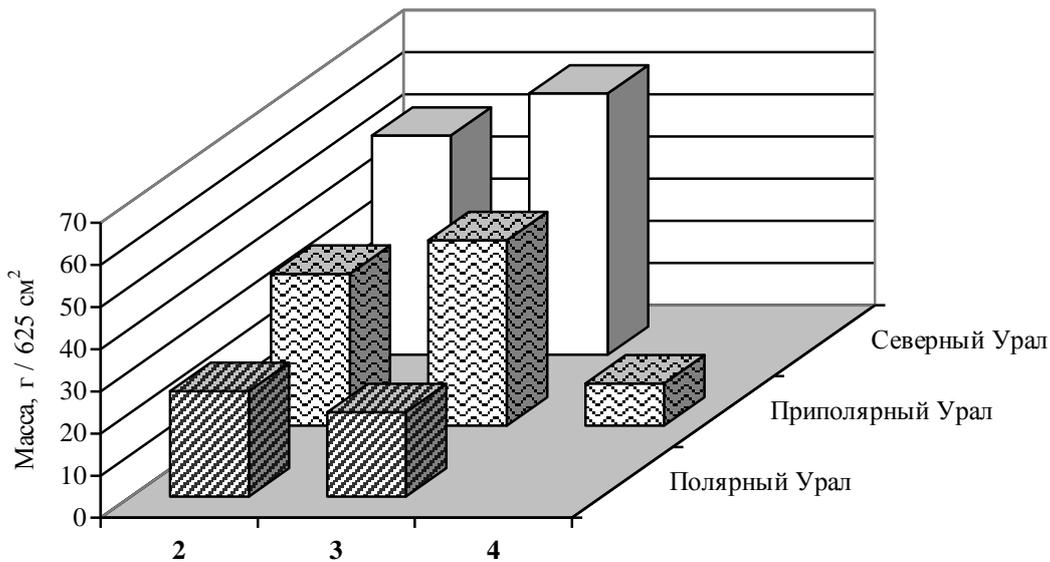


Рис. 3.5.3 Изменение массы лишайников в зависимости от высоты над уровнем моря с широтой в кладановых лишайниковых тундрах, г / 625 см²

Высотные ступени: 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 - центральная часть пояса горных тундр, 4 - холодные гольцовые пустыни

Снижение запаса с высотой и с широтой связано с уменьшением высоты лишайников и плотности дернины, а также со снижением доли лишайников рода *Cladina* и увеличением доли лишайников других жизненных форм, формирующих меньшую массу, как это было показано в главе 2.

Оказалось, что в нижней и центральной части пояса горных тундр максимальный запас лишайники образуют на Приполярном Урале, но в

холодных гольцовых пустынях запас массы лишайников максимален на Северном Урале.

Запас массы лишайников в кладановых тундрах на Полярном Урале оказался очень низким (рис. 3.5.4). Мы относим это в значительной степени на счет влияния выпаса оленей, поскольку по литературным данным (Андреев, 1935; Игошина, 1935) ранее в этой части Урала кладановые тундры были широко распространены и отличались высокой продуктивностью.

3.5.5. Изменение структуры лишайникового покрова

С увеличением высоты над уровнем моря в пределах пояса горных тундр происходят значительные изменения в структуре растительного покрова (раздел 3.4.4). В целом структура растительного покрова зависит от соотношения площади тундр разных типов и россыпей.

Площадь россыпей с высотой увеличивается. Соответственно, соотношение между эпигейными и эпилитными сообществами меняется в пользу последних.

В бореальных высокогорьях (Северный и Приполярный Урал) в эпилитном лишайниковом покрове преобладают сообщества, относящиеся к ассоциации *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea lapicida*. Сообщества, где доминируют *Lecidea pantherina* и *Rhizocarpon geographicum* широко распространены на всех высотах, но демонстрируют снижение видового богатства с высотой. Сообщества с доминированием *Arctoparmelia centrifuga*: *Arctoparmelia centrifuga* - *Ophioparma ventosa* - *Rhizocarpon geographicum*, *Arctoparmelia centrifuga* - *Lecidea lapicida* - *Ophioparma ventosa* и др. типичны для нижней и центральной частей пояса горных тундр. В центральной части пояса горных тундр широко распространены сообщества группы ассоциаций *Porpidia flavicunda* - *Rhizocarpon geographicum*. Сообщества с доминированием *Lecanora polytropa* и *Rhizocarpon geographicum* встречаются повсюду, но встречаемость их

увеличивается в верхней части пояса горных тундр, а особенно часто они встречаются в поясе холодных гольцовых пустынь.

В арктических высокогорьях (Заполярный Урал) в эпилитном лишайниковом покрове преобладают сообщества, относящиеся к ассоциациям *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea lapicida* и *Lecidea pantherina* - *Rhizocarpon geographicum*. Сообщества с доминированием *Arctoparmelia centrifuga*: *Arctoparmelia centrifuga* - *Ophioparma ventosa* - *Rhizocarpon geographicum*, *Arctoparmelia centrifuga* - *Lecidea lapicida* - *Ophioparma ventosa* и др. типичны для нижней части пояса горных тундр. В нижней и, в меньшей степени, в центральной части пояса горных тундр широко распространены сообщества группы ассоциаций *Porpidia flavicunda* - *Rhizocarpon geographicum*. Сообщества с доминированием *Lecanora polytropa* и *Rhizocarpon geographicum* встречаются повсюду, но встречаемость их, как и в бореальных высокогорьях, увеличивается в верхней части пояса горных тундр, а особенно часто они встречаются в поясе холодных гольцовых пустынь. Специфические для дунитов сообщества, относящиеся к группам ассоциаций *Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea* и *Xanthoria elegans* - *Aspicilia caesiocinerea* чрезвычайно бедны по видовому составу, покрытие *Xanthoria elegans* снижено в сравнении с сообществами, описанными в бореальных высокогорьях. Сообщества с участием *Physcia caesia* чрезвычайно редки – встречаются в нижней части пояса горных тундр, в защищенных от ветра, солнечных местообитаниях.

На всех широтных отрезках Уральского хребта в нижней части склонов преобладают кустарниковые тундры, выше большее распространение приобретают кустарничковые, затем ведущая роль переходит к лишайниковым и каменистым тундрам. При этом в сообществах каменистых тундр в центральной части пояса горных тундр преобладают сообщества с доминированием *Alectoria ochroleuca*, в верхней части пояса горных тундр в бореальных высокогорьях ее замещает в качестве доминанта *Cetraria*

islandica, а в арктических эти сообщества всегда полидоминантны со значительным участием *Alectoria nigricans*, *Bryocaulon divergens*, *Sphaerophorus fragilis*, *Stereocaulon alpinum*.

Среди лишайниковых тундр на Северном Урале преобладают сообщества с доминированием лишайников рода *Cladina*, прежде всего *Cladina stellaris*. Лишь в сырых кустарниковых тундрах и в лишайниковых тундрах в верхней части горно-тундрового пояса преобладают цетрариевые тундры с *Cetraria islandica*. На Приполярном Урале цетрариевые тундры (с *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*) широко распространены в центральной части пояса горных тундр. На Полярном Урале растительный покров глубоко трансформирован выпасом северных оленей (Магомедова, 2002б). Изменение лишайниковых тундр в связи с выпасом имеет, в общем, ту же направленность, что и изменение их с высотой – доминирование лишайников рода *Cladina*, прежде всего *Cladina stellaris*, сменяется доминированием цетрарий, причем в крайних вариантах это *Flavocetraria nivalis*. Увеличивается роль *Flavocetraria cucullata*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Cladonia uncialis*, *Stereocaulon paschale*, а в крайних вариантах - *Alectoria nigricans*, *Stereocaulon alpinum*, *Sphaerophorus globosus*. Растет роль некоторых лишайников рода *Cladonia*, часто представленных первичными слоевищами. Достоверно больше покрытие накипных и листоватых лишайников.

Таким образом, если можно говорить о снижении с высотой ценотического разнообразия и смене структуры лишайникового покрова за счет смены преобладающих по встречаемости и площади сообществ. Очень важно подчеркнуть, что изменения касаются не только эпигейного, но и эпилитного компонента лишайникового покрова.

Таким образом, закономерности изменения структуры лишайникового покрова с увеличением высоты над уровнем моря, отмеченные на Северном Урале, справедливы и для других широтных отрезков Уральского хребта. Более того, широтные изменения в лишайниковом покрове в значительной

степени воспроизводят высотные его изменения. В лишайниковом покрове россыпей происходит смена сообществ со значительным участием листоватых лишайников на сообщества эпилитных лишайников с обедненным видовым составом. В эпигейных сообществах наблюдается замена кладановых монодоминантных тундр на полидоминантные.

3.5.6. Высотные рубежи и их лишеноиндикация

Положение климатической границы между подгольцовым поясом и поясом горных тундр в бореальных высокогорьях индицирует верхний предел массового распространения бореальных видов лишайников. Так, на пироксенитовых россыпях горно-тундрового пояса на восточном склоне горы Косьвинский Камень на Северном Урале верхний предел распространения многих бореальных лишайников расположен на высоте 1100 м, на высоте 1000-1100 м максимальна встречаемость большинства мезофитных видов. Очевидно, верхняя граница подгольцового пояса, которая проходит на высоте 900 м, обусловлена орографически. Климатические условия позволили бы древесной растительности подниматься до 1000-1100 м. Это подтверждают единичные находки стланиковых форм древесных растений на этих высотах.

Пояс холодных гольцовых пустынь выражен в арктических и бореальных высокогорьях на самых высоких уровнях гор и отличается крайне суровыми условиями среды. Растительный покров пояса характеризуется фрагментарностью, низким разнообразием, разреженностью, слабыми ценотическими связями. Фитоценозы с выработавшимся составом и структурой отсутствуют. Преобладают группировки, относящиеся к ранним этапам сингенеза с чрезвычайно низкой ролью цветковых растений, значительной ролью лишайников и литофильных мхов (Горчаковский, Куваев, 1985). Лишайники преобладают в этом поясе по числу видов, по массе, по занимаемой площади, и именно они могут рассматриваться как

характерный, ведущий компонент растительности пояса гольцовых пустынь (Куваев, 1985).

Специальных исследований, посвященных анализу высотного распространения лишайников как основы выделения и индикации пояса холодных гольцовых пустынь, не проводилось. Нашей задачей было уточнить положение границы между поясом горных тундр и поясом холодных гольцовых пустынь на основе анализа изменения состава и структуры сообществ эпилитных лишайников (Магомедова, 2002а, 2002в). Это было сделано на основе выявления видового разнообразия эпилитных лишайников, характеристики особенностей высотного распространения видов, анализа изменения состава и структуры сообществ лишайников и изменения структуры лишайникового покрова с высотой. Выявлена совокупность признаков, позволяющих обозначить границу между поясом горных тундр и поясом холодных гольцовых пустынь.

Лишайниковый покров пояса холодных гольцовых пустынь формируется следующими группами лишайников:

1 - имеющими высокую встречаемость на всех высотах с четко выраженным оптимумом в верхней части пояса горных тундр - *Lecidea lapicida*, *Melanelia hepatizon*, *Porpidia flavicunda*, *Rhizocarpon geographicum*, *Tremolecia atrata* в эпилитных сообществах, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria islandica* в эпигейных сообществах;

2 – имеющими высокую встречаемость на всех высотах с нечетко выраженным оптимумом *Lecanora polytropha*, *Lecidea confluens*, *Umbilicaria proboscidea* в эпилитных сообществах, *Flavocetraria cucullata* в эпигейных сообществах;

3 - имеющими среднюю встречаемость на всех высотах с четко выраженным оптимумом в верхней части пояса горных тундр - *Sphaerophorus fragilis*, *Umbilicaria arctica* в эпилитных сообществах, *Alectoria nigricans*, *Cetrariella delisei*, *Melanelia stygia*, *Thamnolia vermicularis* в эпигейных сообществах;

4 - имеющими среднюю встречаемость с нечетко выраженным оптимумом - *Aspicilia caesiocinerea*, *Ochrolechia lactea*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. polyphylla* в эпилитных сообществах, *Nephroma arcticum* и *Sphaerophorus fragilis* в эпигейных сообществах;

5 – имеющими низкую встречаемость и широкое распространение с выраженным оптимумом в верхней части пояса горных тундр - *Arctoparmelia incurva*, *Cetraria islandica*, *Melanelia commixta* в эпилитных сообществах, *Cetraria nigricans*, *Peltigera scabrosa*, *Pertusaria dactylina* в эпигейных сообществах;

6 - имеющими низкую встречаемость и относительно равномерное распределение по высоте - *Allantoparmelia alpicola*, *Brodoa intestiniformis*, *Stereocaulon tomentosum*, *Umbilicaria decussata*, *U. hirsuta* в эпилитных сообществах, *Cladonia turgida* и *Solorina crocea* в эпигейных сообществах;

7 - имеющими низкую встречаемость и безусловную приуроченность к верхней части пояса горных тундр - *Melanelia panniformis*, *Umbilicaria vellea* в эпилитных сообществах, *Asahinea chrysantha* в эпигейных сообществах.

Не выявлено ни одного вида лишайников, который встречался бы только в поясе холодных гольцовых пустынь. При переходе к поясу холодных гольцовых пустынь сокращается видовое разнообразие, уменьшается число видов имеющих на этих высотах фитоценотический оптимум.

Лишайниковые сообщества пояса холодных гольцовых пустынь характеризуются низкой видовой насыщенностью и преобладанием арктоальпийских криофитов.

Отсутствие специфических видов лишайников заставляет искать индикаторные признаки перехода от горно-тундрового пояса к поясу холодных гольцовых пустынь в изменении характера распространения видов, а также состава и структуры сообществ лишайников.

Установлено, что каменные россыпи в целом нельзя считать элементами пояса холодных гольцовых. Состав и структура как эпилитных,

так и эпигейных сообществ лишайников с высотой значительно меняются (Магомедова, 1986). На всех широтных отрезках Уральского хребта происходит единообразная перестройка лишайникового покрова, знаменующая переход от горных тундр к холодным гольцовым пустыням (табл. 3.5.14).

Таблица 3.5.14

Признаки перехода от пояса горных тундр к поясу холодных гольцовых пустынь и их изменение в широтном градиенте

Признаки	Северный Урал*	Приполярный Урал	Полярный Урал
Видовой состав			
Доля арктоальпийских видов >50%	1450	850	450
Доля бореальных видов <15%	1450	850	450
Отношение числа арктоальпийских видов к числу остальных >1.3	1450	850	450
Распределение видов			
Распространение <i>Porpidia flavicunda</i>			
увеличивает встречаемость	1314	800-850	400
максимально представлена	1409	850-900	500
заменяется на <i>Tremolecia atrata</i>	1450	900	500-600
Верхний предел распространения			
<i>Ophioparma ventosa</i>	1450	850-900	450-600
видов <i>Lecanora</i>	1434	800-850	450-600
листоватых <i>Parmeliaceae</i> кроме <i>Melanelia</i>	1450	900	600
<i>Alectoria ochroleuca</i>	1457	950	600-650
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	1485	1000	650-700
Ценоотические признаки			
Видовая насыщенность меньше 8	1450	850	450-500
Покрывание 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
Структура лишайникового покрова			
Преобладание сообществ <i>Tremolecia atrata</i> – <i>Lecidea lapicida</i> – <i>Lecanora polytropa</i> – <i>Rhizocarpon geographicum</i>	1450	900	600

* Косьвинский Камень

Границу пояса холодных гольцовых пустынь П.Л. Горчаковский (1975) проводит на следующих высотах:

Северный Урал	1100-1200 м,
Приполярный Урал	800-900 м,
Полярный Урал	400-500 м.

Лихеноиндикационные исследования позволяют провести границу на следующих высотах:

Северный Урал	1450 м (1430-1485) м,
Приполярный Урал	850-900 м (800-1000 м),
Полярный Урал	450-600 м (400-700 м).

Наиболее четко граница проводится на Северном Урале, и полоса, в пределах которой происходит перестройка лишайникового покрова здесь наиболее узкая, что соответствует общегеографическим закономерностям (Серебряков, Куваев, 1952; Holland, Steyn, 1975). На Полярном Урале граница между горными тундрами и холодными гольцовыми пустынями наименее четкая, а полоса перехода самая широкая, поскольку в жестких климатических условиях сильно выражена зависимость распределения лишайников от особенностей микроместообитаний.

Видов, встречающихся только в поясе холодных гольцовых пустынь, а также видов, имеющих в этом поясе фитоценотический оптимум, не выявлено.

Лишайниковые сообщества характеризуются низкой видовой насыщенностью и преобладанием арктоальпийских криофитов. Доля арктоальпийских видов в холодных гольцовых пустынях превышает 50%, а доля бореальных составляет менее 15%. В эпилитных сообществах с покрытием не более 50% доминирует *Rhizocarpon geographicum*. В холодных гольцовых пустынях *Porpidia flavicunda* заменяется *Tremolecia atrata*, из эпилитных сообществ исчезают *Ophioparma ventosa*, *Alectoria ochroleuca* и *Sphaerophorus fragilis*, среди *Parmeliaceae* преобладают темноокрашенные. В структуре лишайникового покрова преобладает сообщество *Tremolecia atrata*

– *Lecidea lapicida* – *Lecanora polytropa* – *Rhizocarpon geographicum*, тогда как на россыпях горно-тундрового пояса господствует *Umbilicaria proboscidea* – *Rhizocarpon geographicum* – *Lecidea lapicida*.

На всех широтных отрезках Уральского хребта в высокогорьях происходит единообразная перестройка лишайникового покрова, знаменующая переход от горных тундр к холодным гольцовым пустыням.

Широтная специфика проявляется в значительном увеличении доли арктоальпийских видов к северу.

На Северном Урале переход к поясу холодных гольцовых пустынь отмечен на высоте 1450 м, на Приполярном Урале – 850-900 м, на Полярном Урале – 450-600 м. На Полярном Урале граница между горными тундрами и холодными гольцовыми пустынями менее четкая, поскольку сильно выражена зависимость распределения лишайников от особенностей местообитаний.

Наиболее четко граница между горными тундрами и холодными гольцовыми пустынями проводится на Северном Урале. Полоса, в пределах которой происходит перестройка лишайникового покрова здесь наиболее узкая. На Полярном Урале граница наименее четкая, а экотон самый широкий, что связано с сильно выраженной зависимостью распределения лишайников от особенностей местообитаний.

Совокупность данных о распространении некоторых индикаторных видов лишайников, о доле арктоальпийских видов, о структуре сообществ, доминантных видах и сообществах дает возможность дифференцировать пояс горных тундр и холодных гольцовых пустынь в бореальных и арктических высокогорьях.

Таким образом, в связи с отчетливой высотной дифференциацией лишайникового покрова с высотой состав и структура сообществ лишайников может индцировать границы высотных поясов, прежде всего – границу пояса горных тундр и холодных гольцовых пустынь, что имеет

особое значение, поскольку индикационная роль цветковых растений здесь крайне ограничена.

Заключение

Высота над уровнем моря оказывает существенное влияние на распределение лишайников. Даже широко распространенные и встречающиеся на всех высотах лишайники в большинстве своем имеют четко выраженные высотные эколого-ценотические оптимумы. Высотная приуроченность видов имеет экологическую и ценотическую основу. Видов, имеющих равномерное распределение по высоте и на разных широтах нет.

Среди лишайников выделяется целый ряд групп с разным характером распространения в высокогорьях. Принадлежность к группе с определенным характером распространения характеризует экологические требования вида. Например, эколого-ценотический оптимум, расположенный низко и широкое распространение свидетельствует о том, что вид требует специфических, но часто встречающихся местообитаний (*Peltigera aphthosa*, *Stereocaulon paschale*). От широко распространенных видов с высоко расположенным оптимумом ожидается увеличение встречаемости и ценотической роли к северу (*Thamnolia vermicularis*). Поведение видов на высотных профилях соответствует характеру их географического распространения. Поэтому, со своей стороны, характеристика высотного распространения может уточнить и объяснить характер распространения вида в пределах ареала. Самый красивый пример смены лишайников с разными требованиями к среде - замена в эпилитных сообществах с высотой гипоарктомонтанного ксеромезофита *Porpidia flavicunda* на арктоальпийский психрофит *Tremolecia atrata*.

Распределение эпилитных лишайников определяется, прежде всего, абиотическими условиями, в значительной степени - температурой. Для эпигейных лишайников большое значение имеют и ценотические условия, а среди абиотических - условия увлажнения, в значительной степени обусловленные особенностями рельефа. Увеличение разнообразия в составе

доминантов эпигейных сообществ к северу мы связываем со снижением ценотической роли лишайников рода *Cladina*.

Бореальные высокогорья набирают виды снизу – здесь много бореальных мезофитов и становится все больше к югу. Арктические высокогорья набирают виды с прилегающих равнин - в нижней части пояса горных тундр на Полярном Урале нами обнаружены виды, которые ранее приводились только для Ямала (Andreev et al., 1996) - *Baeomyces carneus*, *Bryoria nitidula*, *Cetraria muricata*, *Cladina stygia*, *Dactylina ramulosa*, *Micarea assimidata* и др.

Важно отметить сохранение общего характера высотного распределения видов вдоль высотных профилей на всех широтах. Экологическая обусловленность высотного и широтного распространения лишайников, а также очевидная экологическая дифференциация видов позволяют рассчитывать на их индикационное использование. Наиболее яркая выраженность высотного распределения лишайников на Северном Урале и менее яркая на Полярном, где ее затмевает острая их реакция на изменение условий микроклимата в связи с изменением микрорельефа, является проявлением общегеографической закономерности - более отчетливого высотного изменения климатических параметров в умеренной зоне, нежели с приближением к экватору или полюсу (Holland, Stein, 1975). На Полярном Урале граница и вообще различия между горными тундрами и холодными гольцовыми пустынями несколько «размыты».

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. Взаимодействие этих факторов предопределяет сложную мозаику сообществ, слагающих лишайниковый покров. В этой главе мы описали причины, формирующие мозаику в ее статическом состоянии. В

следующей главе будет рассмотрены динамические процессы в лишайниковом покрове.

Глава 4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ ЛИШАЙНИКОВ

Изучение закономерностей формирования и развития растительных сообществ относится к числу важнейших проблем современной геоботаники. Особый интерес представляет выявление ранних этапов завоевания растениями обнаженного субстрата. В высокогорьях таким субстратом являются обнажения массивно-кристаллических пород, скопления мелкозема и моренный материал. Преобладающим субстратом, безусловно, являются обнажения массивно-кристаллических пород – останцы, россыпи, осыпи. Смены растительного покрова на каменистом субстрате – литосерии (Weaver, Clements, 1938; Clements, 1973) – относятся к последовательным сменам или сукцессиям (Александрова, 1964).

Как отмечалось нами в главе 3, лишайники отличаются способностью поселения на минеральных и подвижных субстратах, в условиях неустойчивого увлажнения и жесткого температурного режима, благодаря ряду физиологических и морфологических особенностей.

Классическую концепцию значительной роли лишайников как пионерных организмов в растительных сукцессиях поддерживают многие исследователи (Еленкин, 1901а, 1908, 1921; Plitt, 1927; Польшов, 1945, 1948а, 1948б; Ярилова, 1947; Красильников, 1949а, 1949б, 1949в, 1956; Левин, 1949а, 1949б; Ковда, 1956; Klement, 1959; Jacks, 1965; Горчаковский, 1966б, 1975; Мартин, 1867а, 1967б, 1968а, 1968б, 1968в, 1968г, 1969б, 1970а, 1970в, 1971а, 1973, 1975, 1985а, 1985б, 1987; Jackson, Keller, 1970; Lange, 1972; Syers, Iskandar, 1973; Hale, 1967; Martin, 1975; Ugolini, Perdue, 1968; Магомедова, 1979, 1980а, 1982, 1996). В то же время, ряд авторов не считает роль лишайников в этом плане значимой (Keever, Oosting, Anderson, 1951; Cooper, Rudolph, 1953; Winteringer, Vestal, 1956; Palmer, Miller, 1961).

Общая схема формирования растительности на коре выветривания в высокогорьях выглядит следующим образом.

Первая стадия формирования растительного покрова - первичные лабильные сообщества на каменных россыпях. Представлена лишайниками, литофильными мхами. Цветковые растения разрастаются на скоплениях мелкозема. Ценоотические отношения неустойчивы, как и видовой состав растительных группировок.

Вторую стадию представляют каменистые горные тундры. Не менее 50% поверхности в тундрах этого типа оголено. Субстрат – камни разного размера (иногда каменные глыбы) или щебень со скоплениями мелкозема. Часть поверхности камней и щебня покрыта накипными и листоватыми лишайниками. В местах скопления мелкозема развиты группировки сосудистых растений и/или лишайников.

Следующая стадия – лишайниковые горные тундры. Формируются тремя путями - в местах скопления мелкозема среди россыпей, на разрушенной до щебня породе и на поверхности каменных глыб по мере выветривания и освоения лишайниками и мхами (Магомедова, 1991, 2003). Доминируют кустистые лишайники. Роль мхов очень изменчива. Примесь цветковых растений невелика.

Кустарничковые горные тундры формируются в связи со стабилизацией субстрата и формированием почвенного покрова, когда условия увлажнения становятся благоприятными для цветковых растений (прежде всего гипоарктических кустарничков) и зеленых мхов.

Формирование кустарничковых горных тундр связано с увеличением мощности почвы и улучшением условий увлажнения, что ведет к вытеснению кустарничков кустарниками - ивами и карликовой березкой. Увеличивается мощность мохового покрова.

В этом ряду изменения горно-тундровой растительности связаны с процессом гольцового выравнивания рельефа, разрушения горных пород и формирования почвы. (Горчаковский, 1975). Наша задача – показать, от чего зависит и как меняется разнообразие лишайников, состав и структура

образуемых ими сообществ, а также их ценотическая роль в этом динамическом ряду.

4.1. ИЗМЕНЕНИЕ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ В ХОДЕ СУКЦЕССИЙ

Сообщества эпилитных лишайников на поверхности каменных глыб представляют собой важнейший элемент первой стадии формирования растительного покрова. Объединяет эпилитные лишайниковые сообщества с первичными лабильными сообществами, в которых участвуют мхи и цветковые растения, преемственное развитие (Горчаковский, 1975; Магомедова, 1979, 1980а, 1991, 2003), а также ведущая роль в их формировании последовательного преобразования каменистого субстрата в ходе его выветривания. В главах 2 и 3 мы показали существование зависимости состава и структуры сообществ лишайников, прежде всего эпилитных, от степени выветрелости горной породы, что позволяет нам строить ряд трансформации сообществ на породе разной степени выветрелости как сукцессионный.

Сообщества эпилитных лишайников как (фито)ценотические образования мы охарактеризуем в главе 5. Здесь же отметим, что освоение поверхности горных пород лишайниками приводит к формированию и последовательной трансформации сообществ лишайников, сначала объединенных общностью требований к условиям среды, прежде всего к свойствам субстрата (Магомедова, 1979, 1980а, 1982), а затем разнообразными взаимоотношениями (Мартин, 1967б, 1968а, 1968д, 1969а, 1971б, 1972; Магомедова, 1979, 1980а). В последовательном ряду формирования/трансформации лишайникового покрова мы выделяем некие стационарные состояния, характеризующиеся относительно стабильным видовым составом, наличием устойчивой группы доминантных видов, повторяемостью, и рассматриваем их как сообщества и, одновременно, как сукцессионные стадии.

В пределах первого, «эпилитного» этапа формирования лишайникового (и растительного) покрова выделено шесть сукцессионных стадий (Магомедова, 1979, 1980а). Седьмую стадию мы относим к каменистым тундрам, но поскольку на этой стадии роль эпилитных лишайников очень велика, а преемственность очевидна, мы рассмотрим эту стадию как при характеристике сукцессионного развития эпилитных сообществ, так и при анализе формирования эпигейных сообществ - лишайниковых тундр.

Вначале дано описание сукцессионных стадий, затем изменений состава и структуры сообществ лишайников, а затем изменений в сукцессионном процессе, связанных с различием в процессах выветривания разных горных пород, в высоте над уровнем моря и широте.

4.1.1. Характеристика сукцессионных стадий

Процесс формирования сообществ эпилитных лишайников изучили на шести горных породах. Различия в сукцессионных изменениях сообществ лишайников на разных породах будут рассмотрены ниже. В этом разделе мы опишем ключевые события сукцессионного процесса, общие для всех шести серий.

Сукцессионную стадию мы рассматриваем как самую низшую конкретную единицу развития, необходимую для дискретного представления сукцессионного процесса (Braun-Blanquet, 1961 по: Мартин, 1987).

Стадия 1

Знаменует появление лишайников на поверхности невыветрелой или слабыветрелой породы - стадия выветривания 1 (табл. 2.2.1). На острогранных глыбах с гладкой поверхностью размещение лишайников целиком зависит от особенностей поверхности породы – наличия трещин, углублений. (Магомедова, 1979, 1980а).

Формируются сообщества *Rhizocarpon geographicum* - *Lecanora polytropa* и *Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea* (на дуните).

Видовое разнообразие инициальных лишайниковых группировок низкое. Много стерильных слоевищ. Контакт между слоевищами нет. Покрытие низкое. *Rhizocarpon geographicum* и *Lecanora polytropa* – характерные инициаторы сукцессий на всех породах, кроме дунитов. Появление этих видов на “твердой” породе отмечает также Р. Армстронг (Armstrong, 1974). Ю.Л. Мартин (1968в) считает синузию *Lecanora polytropa* - *Rhizocarpon tinei* инициальной при зарастании моренного материала и датирует его появление 7-10 годами. На дунитах иницируют сукцессию *Aspicilia caesiocinerea* и *Lecidea pantherina* (Приложение, табл. 4.1).

Стадия 2

Характеризуется массовым внедрением накипных, прежде всего ареолированных, лишайников и накоплением прироста.

На каменных глыбах с шероховатой, не измененной по цвету поверхностью с острыми углами, острыми краями незаполненных трещин (стадия выветривания 1-2) формируются группировки с резко выраженным доминированием видов-инициаторов сукцессии. На этой стадии происходит значительное увеличение видового разнообразия. Отмечается присутствие значительного количества слаборазвитых, стерильных слоевищ. Различий в составе и структуре сообществ лишайников от ориентации и крутизны поверхности глыб не выявлено.

Формируются сообщества *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina* и *Lecidea pantherina* - *Placynthium nigrum* - *Aspicilia caesiocinerea* (на дунитах).

Стадия 3

Разнообразие накипных лишайников на этой стадии достигает максимума. Появляются листоватые лишайники (Приложение, табл. 4.1). Формируются ценоотические связи, проявляется зависимость состава и структуры сообществ от ориентации и крутизны, что мы рассматриваем как результат снижения лимитирующей роли субстрата.

Поверхность глыб шероховатая, по цвету не изменена. Углы и края трещин слегка закругленные. Стадия выветривания 2.

Видовое разнообразие увеличивается. Доминирование сохраняют те же виды, но к ним присоединяются и новые. Обнаруживается присутствие стерильных слабо развитых слоевищ. Значительную роль в сообществах играют плотнокорковые лишайники. В сообщества приходят виды, являющиеся активными конкурентами.

Формируются сообщества *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina* - *Porpidia flavicunda*, *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina* - *Ophioparma ventosa* и - *Aspicilia caesiocinerea* - *Lecidea pantherina* - *Xanthoria elegans* - (на дунитах).

Стадия 4

Знаменуется появлением умбиликатных листоватых лишайников в числе доминантов.

Поверхность каменных глыб гранулированная или ямчатая, местами порыжевшая. Углы и края глыб закругленные. Трещины частично заполнены мелкоземистым материалом и кристаллами минералов. Стадия выветривания 3.

Формируются сообщества *Rhizocarpon geographicum* - *Umbilicaria proboscidea* - *Lecidea pantherina*, *Umbilicaria proboscidea* - *Lecidea pantherina* - *Lecidea pantherina* - *Umbilicaria proboscidea*, *Rhizocarpon geographicum* - *Lasallia pensylvanica*, *Lecidea pantherina* - *Lasallia pensylvanica*, и *Aspicilia caesiocinerea* - *Xanthoria elegans* - *Ochrolechia lactea* - *Lecidea pantherina* (на дунитах).

Резко уменьшается встречаемость слаборазвитых стерильных слоевищ. Четко проявляется зависимость состава и структуры сообществ лишайников, а также покрытия видов от крутизны и ориентации. Конкурентные отношения еще более обостряются. Растет разнообразие и ценотическая роль листоватых лишайников.

Стадия 5

Характеризуется увеличением роли листоватых лишайников. В разряд доминантов выходят рассеченнолопастные лишайники.

Каменные глыбы имеют гранулированную, местами порыжевшую поверхность, кристаллы минералов хорошо выражены, поддаются выкрашиванию. Углы глыб и края трещин округлые, трещины на две трети заполнены мелкоземистым материалом. Стадия выветривания 3-4. Некоторые породы на этой стадии разбиваются трещинами. В этом случае начинается деструкция лишайникового покрова.

Формируются сообщества *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina* - *Arctoparmelia centrifuga* - *Ophioparma ventosa*, *Melanelia hepaticum* - *Lecidea pantherina*, *Umbilicaria proboscidea* - *Arctoparmelia centrifuga* - *Rhizocarpon geographicum* и *Aspicilia caesiocinerea* - *Physcia caesia* - *Xanthoria elegans* (на дунитах).

Состав и структура сообществ, а также покрытие некоторых видов зависят от крутизны и ориентации. Конкурентные отношения широко распространены. Покрытие быстро растущих конкурентно активных листоватых лишайников в среднем составляет лишь 25-35%. Мы связываем это с более поздним их появлением на поверхности породы в сравнении с медленно растущими накипными лишайниками. Неожиданно низкое покрытие листоватых лишайников исследователи объясняют неспособностью расти в экспонированных местообитаниях и абразией (Weber, 1962; Orwin, 1972; John, 1989).

Стадия 6

Листоватые лишайники достигают наибольшего разнообразия и наивысшего ценотического значения. В эпилитные сообщества проникают кустистые лишайники (Приложение, табл. 4.1).

Каменные глыбы с рыжими пятнами, выкрашивающимися кристаллами минералов, округлыми углами. Трещины имеют круглые края, гранулированные поверхности. Они заполнены мелкоземистым материалом и

зарастают листоватыми лишайниками. В трещинах появляются кустистые лишайники. Стадия выветривания 4. На этой стадии некоторые породы расчленяются и дробятся - формируются плитчатые структуры разного размера и щебень.

Формируются сообщества *Arctoparmelia centrifuga* - *Lecidea pantherina* - *Ophioparma ventosa*, *Arctoparmelia centrifuga* - *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum* и *Physcia caesia* - *Xanthoria elegans* - *Lecidea pantherina* - *Ochrolechia lactea* (на дунитах).

На поверхности пород появляются *Sphaerophorus fragilis* и *Racomitrium lanuginosum*. На мхе и лишайниках поселяется *Alectoria ochroleuca*. Непосредственно на камнях, как это замечено в Гренландии (Hansen, 1971) и в Хибинах (Домбровская, 1970), в Уральских высокогорьях это вид не встречается. Состав и структура сообществ, а также покрытие некоторых видов зависят от крутизны и ориентации. Конкурентные отношения острые.

На этой стадии наблюдается отслоение, выкрашивание слоевищ. Освобождающаяся поверхность вновь начинает зарастать. Чаше наблюдается отслоение рассеченнолопастных лишайников, связь которых с субстратом наиболее слаба, но отслаиваются и накипные лишайники. Повторение описания постоянных площадок на россыпях горы Косьвинский Камень (Северный Урал) через 5-10-15 лет позволило зафиксировать этот процесс (рис. 4.1.1). Это напоминает микросукцессии в климаксовых растительных сообществах, существующих за счет постоянно идущих микронарушений и поддерживающих высокое видовое разнообразие (Василевич, 1992а). Явления реколонизации и цикличности в развитии сообществ эпилитных лишайников связывают с конкуренцией, отмиранием слоевищ, ветровой абразией (Pentecost, 1980; John, 1989).

Шестая стадия завершает изменения лишайникового покрова в ходе сукцессий в пределах первичных лабильных сообществ. Дальнейшая трансформация рассматривается как формирование эпигейных сообществ - лишайниковых тундр.

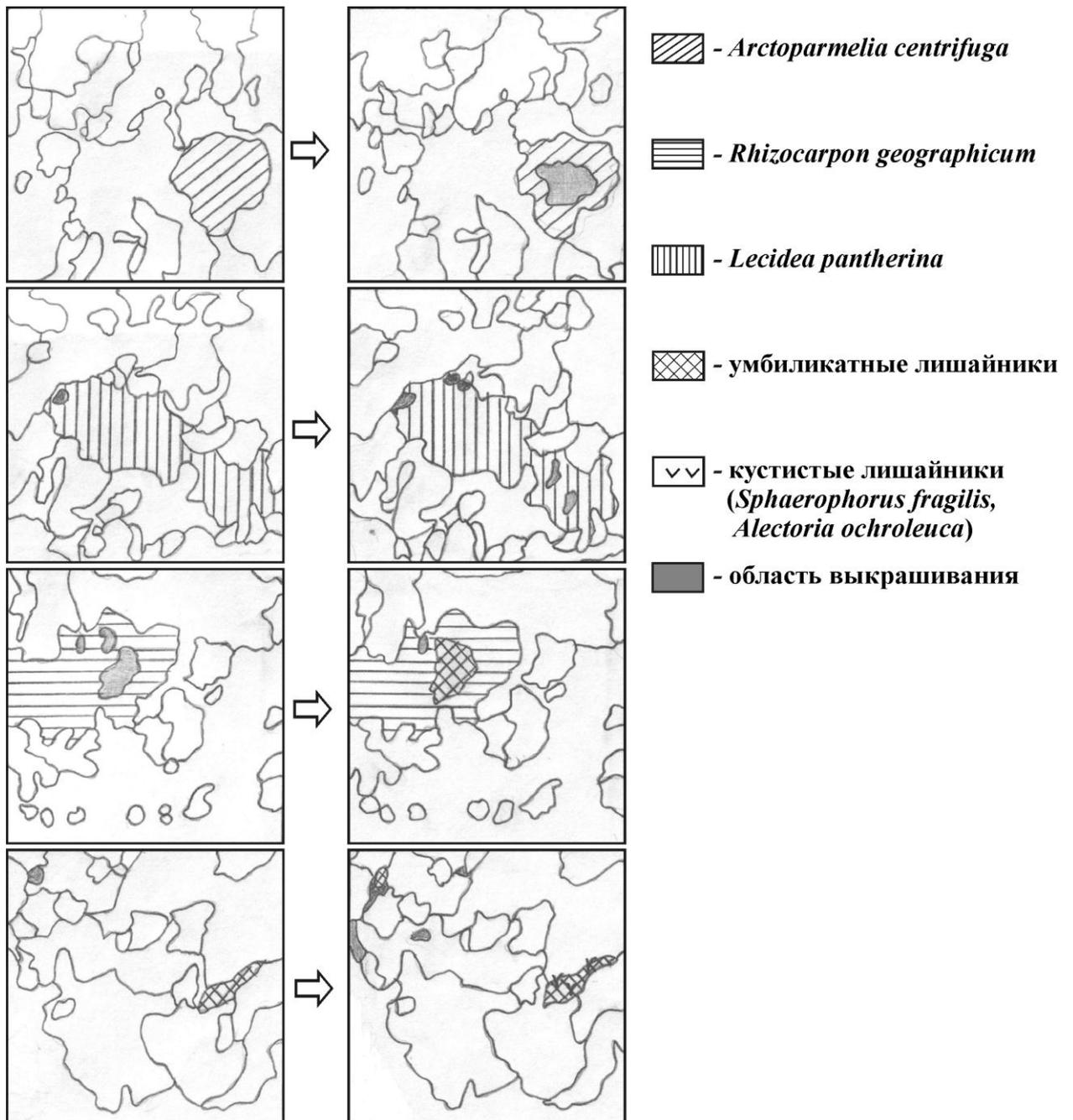


Рис. 4.1.1 Изменения сообществ литофильных лишайников, произошедшие в течение 10 лет (1979 - 1989)

Стадия 7-А

Происходит разрушение эпилитного покрова, связанное с формированием сообществ эпигейных лишайников или разрушением горной породы до щебня. В последнем случае также инициируется формирование эпигейных сообществ не связанных с эпилитными генетически.

Субстрат – выветрелая порода или щебень, скопления мелкозема (стадия выветривания 4А).

Вновь формирующиеся сообщества будут описаны в следующем разделе.

Таким образом, в формировании эпилитного лишайникового покрова на первом этапе освоения растительностью каменных россыпей выделено шесть сукцессионных стадий. Седьмая стадия относится уже к каменистым тундрам. Климатическими в общепринятом смысле сообщества эпилитных лишайников завершающих стадий назвать нельзя, но это сообщества, максимально использующие возможности существования в экотопах данного типа. В завершающих стадиях сукцессий эпилитных лишайников видовое разнообразие поддерживается за счет перестройки структуры сообществ и за счет микросукцессионных процессов.

4.1.2. Изменение состава и структуры сообществ эпилитных лишайников в ходе сукцессий

Видовое разнообразие

Рост видового разнообразия в ходе сукцессий – общеизвестный факт (Whittaker, 1953, 1972, 1974). Разнообразие на первых сукцессионных стадиях растет быстро, потом рост его замедляется, а затем остается на одном уровне или падает в климаксовых сообществах (Whittaker, 1974; Moore, 1975; Василевич, 1983, 1992a).

Видовое разнообразие эпилитных лишайников в ходе сукцессий последовательно увеличивается с первой до шестой стадии (рис. 4.1.2). Сокращение числа видов на седьмой стадии связано с дезинтеграцией субстрата или накоплением мелкозема – первичные лабильные сообщества трансформируются в каменистые тундры. При этом большинство эпилитных видов исчезает. Некоторое снижение общего числа видов на четвертой стадии происходит за счет вытеснения накипных форм, максимально представленных на третьей стадии, листоватыми (табл. 4.1.1, рис. 4.1.3).

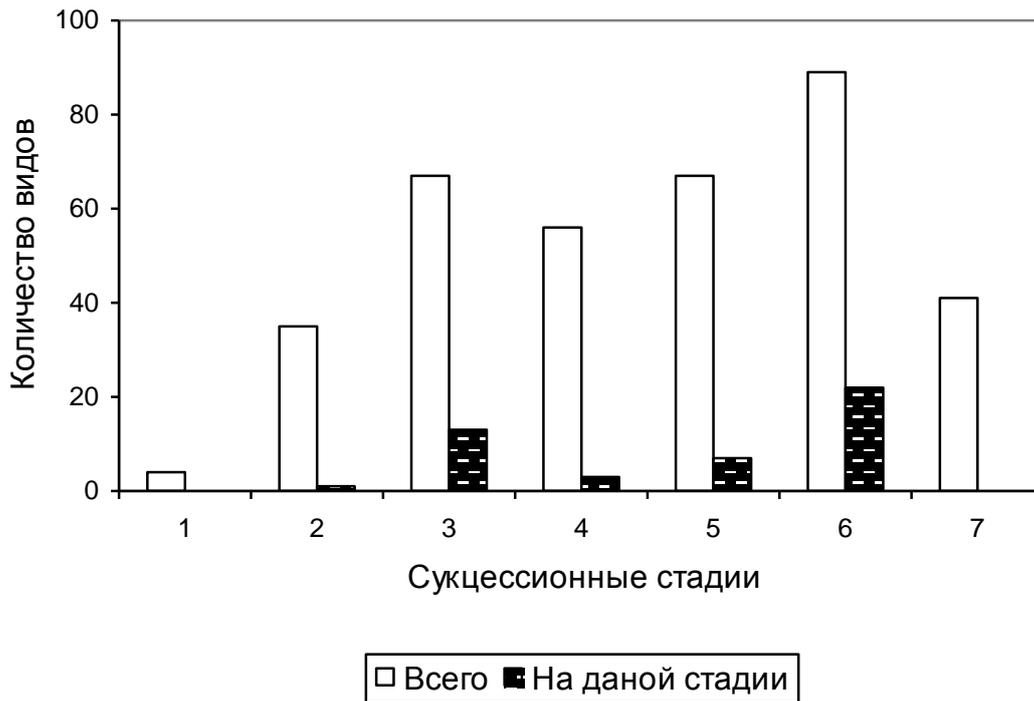


Рис. 4.1.2 Изменение видового разнообразия эпилитных лишайников в ходе сукцессий

Таблица 4.1.1

Последовательность внедрения в эпилитные сообщества накипных лишайников, относящихся к разным экологическим группам и географическим элементам, число видов

Сукцессионные стадии	Экологическая группа			Географический элемент	
	Криофиты	Мезофиты	Прочие	Арктоальпийский	Прочие
1 стадия	-	11	3	-	14
2 стадия	5	5	11	9	12
3 стадия	6	13	7	10	16
4 стадия	1	4	2	2	5
5 стадия	2	1	2	3	2
6 стадия	-	2	-	-	2

Таблица 4.1.2

Изменение в ходе сукцессий числа видов листоватых эпилитных лишайников, относящихся к разным жизненным формам, число видов

Жизненные формы	Стадии				
	3	4	5	6	7
Умбиликатные (Uf)	6	15	14	8	3
Рассеченнолопастные (Sl)	1	4	15	22	8
Вздутолопастные (Cl)	-	-	-	2	-
Широколопастные (Ll)	-	-	-	3	-

Изменение числа лишайников разных морфологических типов и жизненных форм

Последовательность освоения лишайниками выветривающегося субстрата такова: сначала происходит внедрение накипных лишайников, потом листоватых, а затем кустистых.

Видовое разнообразие накипных лишайников увеличивается значительно и последовательно от первой до третьей стадии. На следующих стадиях новых видов появляется меньше, чем исчезает из состава сообществ. Тем не менее, появление новых накипных видов продолжается вплоть до шестой стадии, хотя, начиная с четвертой стадии, они немногочисленны, а с пятой стадии - единичны (Приложение 4, табл. 4.2).

Массовое внедрение на поверхность слабовыветрелой породы начинают накипные лишайники с ареолированной формой слоевища (табл. 4.1.3). Количество видов ареолированных лишайников быстро увеличивается на первых стадиях и достигает максимума на третьей стадии. На этой же стадии наибольшего разнообразия достигают и плотнокорковые лишайники. На четвертой стадии разнообразие лишайников обеих групп уменьшается. В то же время, именно на 4 и 5 стадиях жизненные формы накипных лишайников наиболее разнообразно представлены. Сокращение числа видов пионерных накипных лишайников связано с активным разрастанием

листоватых форм. Появление же чешуйчатых и лепрозных форм связано с уменьшением жесткости условий среды на поверхности каменных глыб.

Таблица 4.1.3

Изменение в ходе сукцессий в первичных лабильных сообществах числа видов накипных эпилитных лишайников, относящихся к разным жизненным формам

Жизненные формы	Сукцессионные стадии						
	1	2	3	4	5	6	7
Аталлические	1	1	1	1	1	1	-
Лепрозные	-	-	-	1	1	-	-
Зернисто-бородавчатые	1	3	3	1	1	3	1
Плотнокорковые	1	7	19	12	13	10	2
Ареолированные	10	22	34	20	16	15	9
Чешуйчатые	-	-	-	1	2	-	-
Лопастные	1	2	3	1	1	1	1
Формы	5	5	5	7	7	5	4

Анализ последовательности появления на поверхности выветривающихся горных пород лишайников, относящихся к разным экологическим группам и имеющих разное географическое распространение, показал, что пионерными оказываются виды, способные, в силу анатомо-морфологических и физиологических особенностей поселяться на плотной породе. Большая часть этих видов относится к полизональным мезофитам (табл. 4.1.1). На второй стадии максимально внедряются ксеромезофиты. На третьей стадии вновь наблюдается активное проникновение в эпилитные сообщества мезофитов. Предположительно, это виды требовательные к условиям увлажнения.

Листоватые лишайники появляются в эпилитных сообществах на третьей стадии. Их разнообразие последовательно увеличивается до шестой стадии (рис. 4.1.3). На седьмой стадии – в эпилитных синузиях каменистых тундр число видов листоватых лишайников резко сокращается в связи с дезинтеграцией субстрата и экспансией кустистых форм.

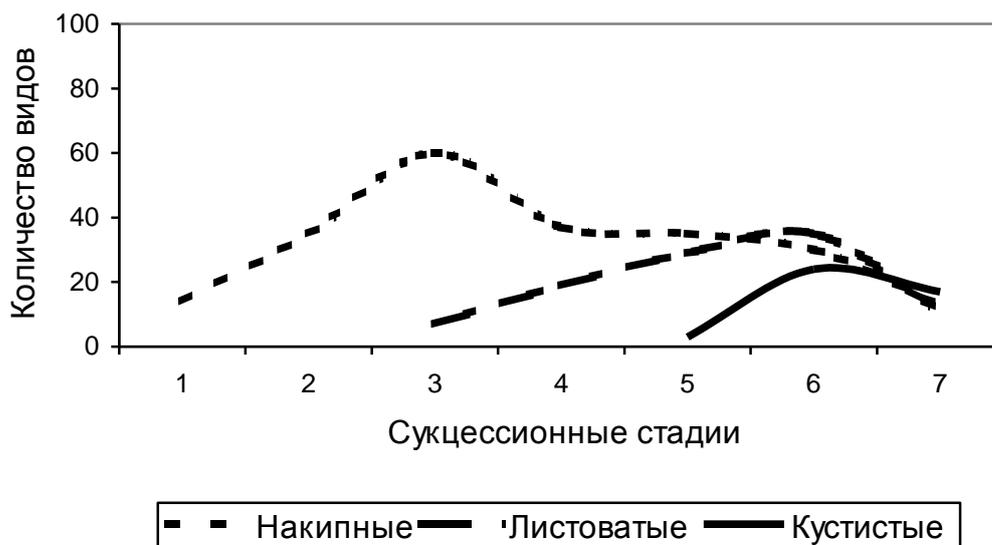


Рис. 4.1.3 Изменение числа видов эпилитных лишайников разных морфологических типов в ходе сукцессий

Очевидна дифференциация внедрения лишайников, относящихся к разным жизненным формам: умбиликатные лишайники осваивают субстрат раньше, чем рассеченнолопастные (табл. 4.1.3). Лишайники других жизненных форм имеют низкую встречаемость и минимальную ценотическую роль.

Обращает на себя внимание, что первыми, как среди умбиликатных, так и среди рассеченнолопастных лишайников, в сообщества проникают арктоальпийские криофиты (табл. 4.1.4, 4.1.5).

Таблица 4.1.4.

Последовательность внедрения в эпилитные сообщества в ходе сукцессий умбиликатных лишайников, относящихся к разным экологическим группам и географическим элементам, число видов

Сукцессионные стадии	Экологическая группа			Географический элемент	
	Криофиты	Мезофиты	Прочие	Арктоальпийский	Прочие
3 стадия	5	-	1	5	1
4 стадия	3	4	2	6	3
Всего	8	4	3	11	4

Таблица 4.1.5.

Последовательность внедрения в эпилитные сообщества расщепленнолопастных лишайников, относящихся к разным экологическим группам и географическим элементам, число видов

Сукцессионные стадии	Экологическая группа			Географический элемент	
	Криофиты	Мезофиты	Прочие	Аркто-альпийский	Прочие
4 стадия	2	-	2	2	2
5 стадия	6	1	4	7	4
6 стадия	-	4	3	-	7
Всего	8	5	9	9	13

Кустистые лишайники появляются в эпилитных сообществах на пятой – шестой стадиях (рис. 4.1.3). Среди пионерных наибольшим числом видов представлены нитевидные и кустисто-разветвленные лишайники (табл. 4.1.6), арктоальпийские криофиты (табл. 4.1.7).

Кластерный анализ позволяет увидеть четкое разделение начальных этапов освоения субстрата, характеризующихся последовательным увеличением видового разнообразия, и завершающих стадий формирования сообществ эпилитных лишайников, допускающих многовариантность и даже цикличность (рис. 4.1.4).

Таблица 4.1.6.

Изменение числа видов кустистых эпилитных лишайников, относящихся к разным жизненным формам, в первичных лабильных сообществах в ходе сукцессий

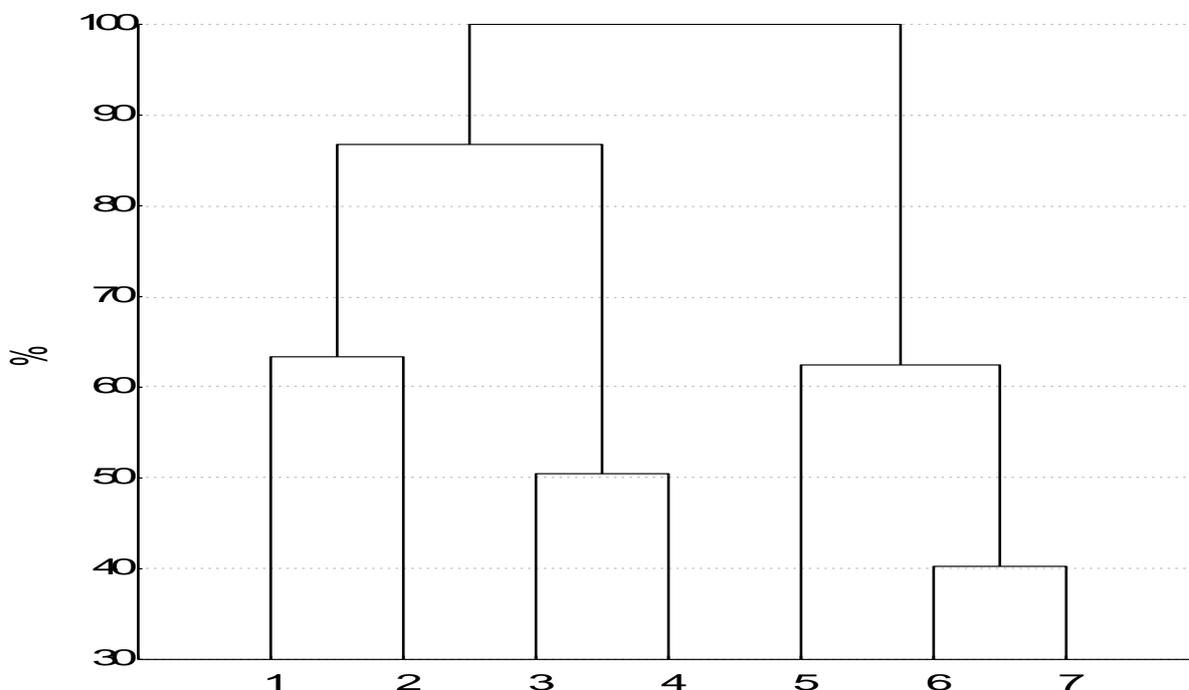
Жизненные формы	Всего	Сукцессионные стадии		
		5	6	7
Шиловидно-сцифовидные	3	-	3	2
Кустисто-разветвленные	9	-	8	6
Кустисто-лопастные	6	2*	5	3
Нитевидные	8	1**	8	6
Всего форм	4	2	4	4

*виды *Ramalina* на дунитах, ** *Pseudophebe pubescens*

Таблица 4.1.7.

Последовательность внедрения в эпилитные сообщества кустистых лишайников, относящихся к разным экологическим группам и географическим элементам, число видов

Жизненные формы	Экологическая группа			Географический элемент	
	Криофиты	Мезофиты	Прочие	Аркто-альпийский	Прочие
5 стадия					
Нитевидные	1	-	-	1	-
Кустисто-лопастные	-	2	-	-	2
6 стадия					
Нитевидные	6	1	1	7	1
Шиловидно-цифровидные	1	2	-	1	2
Кустисто-разветвленные	4	2	3	6	3
Кустисто-лопастные	1	2	3	2	4
Всего	13	9	7	17	12



1-6 первичные лабильные сообщества, 7 – каменистые тундры

Рис. 4.1.4 Степень сходства видового состава сообществ сукцессионных стадий. Эпилитные сообщества

Таким образом, среди пионерных видов лишайников, для которых наибольшее значение имеет способность закрепиться на поверхности выветривающейся горной породы, преобладают ареолированные накипные формы. Среди лишайников, которые приходят вслед за пионерными видами, преобладают арктоальпийские криофиты. Изменение горных пород в процессе выветривания создает возможность проникновения в эпилитные сообщества листоватых и кустистых лишайников, увеличения числа мезофитных лишайников.

Степень определенности и постоянства видового состава

Определенность и постоянство видового состава на разных сукцессионных стадиях зависит от количества вновь внедряющихся видов и соотношения видов, встречающихся в составе сообществ на разном количестве стадий.

На первой стадии присутствует 14 видов лишайников (табл. 4.1.8). Все пионерные виды сохраняются на второй стадии. На третьей стадии число видов практически удваивается, но появляется и первый вид, исчезающий из сообществ. На четвертой стадии число вновь появившихся видов намного меньше. Число выпавших из сообществ видов на этой стадии больше, чем внедрившихся. На пятой стадии новых видов практически столько же, как и на предыдущей, но выпавших намного меньше. Ядро из сохранившихся с предыдущей стадии видов здесь самое большое (73%). На шестой стадии много как новых видов, так и выпавших. На седьмой стадии эпилитные сообщества обедняются. Новых видов нет, а потери самые значительные.

Виды лишайников, инициирующие формирование эпилитных сообществ являются и их стабилизирующим компонентом – 65% этих видов присутствует на шести-семи стадиях (табл. 4.1.9). Доля видов, которые присутствуют на шести-семи стадиях, уменьшается на фоне массового внедрения накипных видов. Значительно снижает долю таких видов на шестой стадии массовое внедрение кустистых лишайников.

Таблица 4.1.8.

Изменение количества и доли видов, внедрившихся и перешедших с предыдущей сукцессионной стадии

Виды	Сукцессионные стадии						
	1	2	3	4	5	6	7
Новые	$\frac{14^*}{100}$	$\frac{21}{60}$	$\frac{33}{49}$	$\frac{19}{34}$	$\frac{18}{27}$	$\frac{43}{48}$	- 0
Перешедшие с предыдущей стадии	-	$\frac{14}{40}$	$\frac{34}{51}$	$\frac{37}{66}$	$\frac{49}{73}$	$\frac{46}{52}$	$\frac{41}{100}$
Выпавшие	-	-	1	26	10	21	48
Всего	14	35	67	56	67	89	41

* в числителе – количество видов, в знаменателе – доля от числа видов на сукцессионной стадии, %

Таблица 4.1.9.

Изменение в ходе сукцессий соотношения видов*, встречающихся на разном количестве сукцессионных стадий (на одной-двух, на трех-пяти, на шести-семи стадиях), %

Сукцессионные стадии	Количество стадий		
	1-2	3-5	6-7
1	-	35	65
2	29	36	35
3	42	39	19
4	25	53	22
5	35	45	20
6	58	28	14
7	52	28	20

* в анализ не включены виды, которые встречаются на нескольких, но не следующих друг за другом стадиях

Со второй до шестой стадии увеличивается доля видов, встречающихся на одной-двух стадиях. В эту группу входят как поздно поселяющиеся (43 вида), так и кратковременно присутствующие в сукцессионном процессе (52 вида) лишайники.

В группе видов, встречающихся на трех-пяти стадиях, также сочетаются виды-инициаторы сукцессий и относительно поздно включающиеся в сукцессионный процесс, поэтому максимальное число

видов этой группы на четвертой и пятой стадиях кажется закономерным. В целом, естественно, в ходе сукцессий наблюдается уменьшение доли видов, представленных на шести-семи стадиях, и увеличение доли видов, встречающихся на одной-двух.

Преобладают виды, встречающихся на двух стадиях (табл. 4.1.10). На наш взгляд это значит, что в ходе сукцессий имеет место последовательная трансформация видового состава эпилитных сообществ. Если бы набор видов был случайным, а стадии не существовали объективно или были неверно выделены, преобладали бы виды, встречающиеся на одной стадии или на многих.

Таблица 4.1.10.

Изменение в ходе сукцессий количества и соотношения видов, встречающихся на разном количестве сукцессионных стадий (от одной до семи)**

Сукцессионные стадии	Количество стадий						
	1	2	3	4	5	6	7
1	-	-	4/28*	1/7	-	4/28	5/37
2	1/3	9/26	6/18	1/3	5/15	7/20	5/15
3	13/21	13/21	11/17	4/6	10/16	7/11	5/8
4	3/5	11/20	12/22	7/13	10/18	7/13	5/9
5	7/11	15/24	12/19	6/10	10/16	7/11	5/9
6	22/25	29/33	8/9	6/7	10/12	7/8	5/6
7	-	21/52	3/8	3/8	5/12	3/8	5/12

* число видов / %

** в анализ не включены виды, которые встречаются на нескольких, но не следующих друг за другом стадиях

Накипные лишайники – наиболее стабильный компонент сообществ, поскольку именно среди них есть виды, встречающиеся на всех или на многих стадиях (табл. 4.1.11). Единичные виды листоватых лишайников встречаются на четырех-пяти стадиях. Среди умбиликатных лишайников наибольшая часть видов встречается на трех стадиях. Более нестабильны в качестве ценотического компонента рассеченнолопастные лишайники,

встречающиеся на одной-двух стадиях. Широколопастные и вздутолопастные встречаются только на одной стадии и являются нехарактерным элементом эпилитных сообществ. Присутствие кустистых лишайников в эпилитных сообществах ограничено одной-двумя стадиями. Тем не менее, преобладание видов, встречающихся на двух стадиях, может свидетельствовать об активном участии кустистых лишайников в сукцессионном процессе.

Таблица 4.1.11.

Изменение в ходе сукцессий количества видов разных морфологических типов, встречающихся на разном количестве сукцессионных стадий (от одной до семи), число видов

Морфологические типы и жизненные формы	Количество стадий						
	1	2	3	4	5	6	7
Накипные	18	21	8	4	7	7	5
Листоватые	20	11	10	3	3	-	-
Умбиликатные	4	1	9	1	2	-	-
Рассеченнолопастные	12	10	1	2	1	-	-
Кустистые	8	18	-	-	-	-	-
Всего*	46	50	18	7	10	7	5

* в анализ не включены виды, которые зарегистрированы на нескольких, но не следующих друг за другом стадиях

Видовая насыщенность

В ходе сукцессий происходит увеличение видовой насыщенности сообществ эпилитных лишайников (рис. 4.1.5). При этом видовая насыщенность эпилитных сообществ невелика и вариативна. Наибольший коэффициент вариации – на первой и пятой стадиях (45% и 33%, соответственно), самый низкий – на второй (13%). Увеличение видовой насыщенности от стадии к стадии, тем не менее, закономерно и обусловлено последовательным увеличением видовой разнообразия в ходе сукцессий.

Видовая насыщенность не только характеризует разнообразие, но позволяет определить структуру сообществ следующим образом:

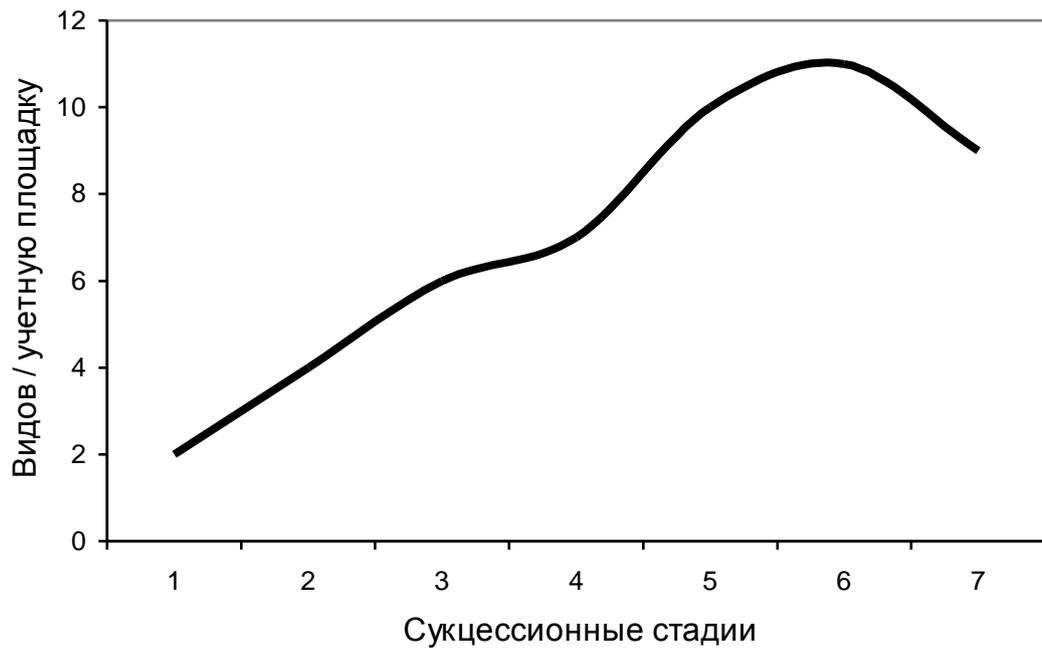


Рис. 4.1.5 Изменение видовой насыщенности в ходе сукцессий в эпилитных сообществах на пироксенитах восточного склона горы Косьвинский Камень (Северный Урал)

Если видовая насыщенность высокая - это сукцессионно продвинутое сообщество (рис. 4.1.6а).

В том случае, когда видовая насыщенность низкая, возможны два варианта:

- если покрытие низкое, слоевища лишайников мелкие, то сообщество инициальное (рис. 4.1.6б);

- если покрытие высокое – это стабильное «законсервированное» сообщество, дальнейшее развитие которого сдерживается условиями среды (рис 4.1.6в).

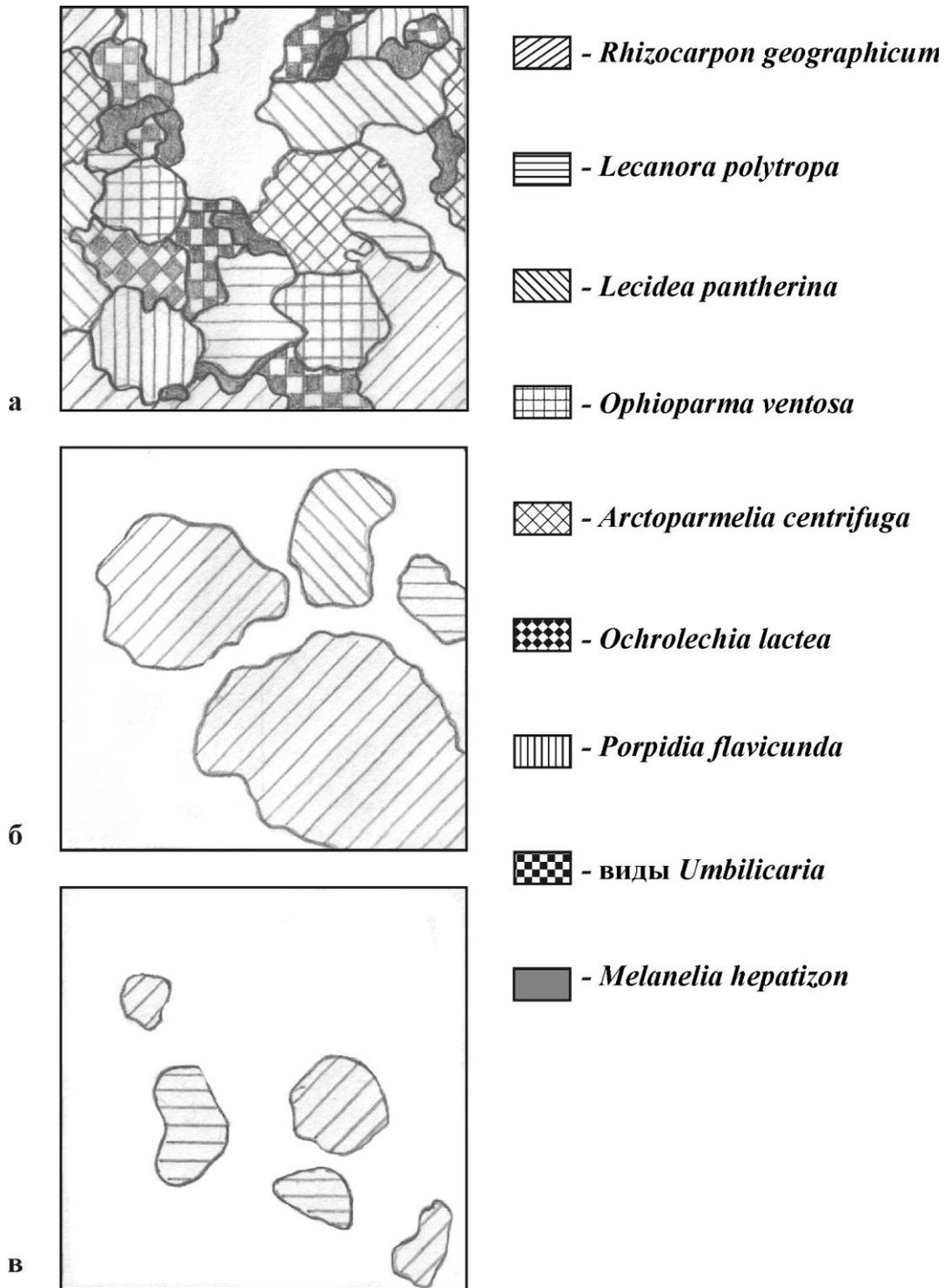


Рис. 4.1.6 Характер изменения видовой насыщенности в сообществах эпилитных лишайников с разной структурой

а - видовая насыщенность высокая, покрытие высокое, слоевища разного размера - сукцессионно продвинутое сообщество;

б – видовая насыщенность низкая, покрытие высокое, слоевища крупные – стабильное «законсервированное» сообщество;

в - видовая насыщенность низкая, покрытие низкое, слоевища лишайников мелкие - инициальное сообщество

Таким образом, в ходе сукцессий происходит увеличение видового разнообразия - вначале за счет внедрения накипных, затем листоватых, и, наконец, кустистых лишайников. Это связано с уменьшением лимитирующей роли субстрата, улучшением условий для закрепления лишайников и улучшением условий увлажнения. Появление вначале способных к закреплению на слабо выветрелой породе видов, затем арктоальпийских криофитов, а лишь потом менее адаптированных к суровому гидротермическому режиму видов свидетельствует об изменении условий местообитания, тем самым, подтверждая экологическую обусловленность и сукцессионную природу смен.

Взаимоотношения между лишайниками

Взаимоотношения между лишайниками являются важным фактором, определяющим структуру эпилитных сообществ, и придают сообществам динамичность (Hale, 1956a; Yarranton, Green, 1966; Hawksworth, Chater, 1979; Lawrey, 1981; Armstrong, 1982, 1986; Мартин, 1987; John, 1989).

Анализ взаимоотношений лишайников при изучении сукцессий позволяет установить механизм микросукцессионных смен, объяснить изменение покрытия и роли лишайников в сообществах (Мартин, 1987; Магомедова, 1980a).

Увеличение видового разнообразия сообществ эпилитных лишайников в ходе сукцессий приводит к ужесточению конкуренции за пространство, особенно в связи с утратой субстратом лимитирующего значения.

Таблица 4.1.12.

Изменение количества сильных конкурентов в ходе сукцессионных изменений в сообществах эпилитных лишайников

Показатели	Сукцессионные стадии						
	1	2	3	4	5	6	7
Количество видов	2	3	14	21	28	31	15
Доля от общего числа видов на стадии, %	14	9	21	38	42	35	37

Увеличивается число конкурентно активных видов (табл. 4.1.12), в том числе и среди доминантов (табл. 4.1.13).

Таблица 4.1.13.

Изменение конкурентной активности среди видов - доминантов сообществ сукцессионных стадий, число видов

Конкурентная активность	Сукцессионные стадии					
	1	2	3	4	5	6
Сильные конкуренты	-	-	1	2	6	3
Средние конкуренты	2	3	5	2	1	1
Слабые конкуренты	1	-	-	2	1	-

Коэффициент агрессивности вида меняется в ходе сукцессий и зависит от числа контактов и набора контактирующих видов. Например, как средний конкурент на первых трех стадиях характеризуется *Rhizocarpon geographicum* (Приложение 4, табл. 4.3). Затем он становится слабым конкурентом. На второй и третьей стадии сильным конкурентом выступает *Lecidea pantherina*. На первой, четвертой и пятой это средний конкурент, на завершающих стадиях - слабый. *Protoparmelia badia*, *Ochrolechia lactea* и *Ophioparma ventosa* образуют ряд по усилению конкурентной активности в сообществах третьей стадии. *Protoparmelia badia* остается сильным конкурентом на следующих двух стадиях, *Ochrolechia lactea* – только еще на одной, переходя в разряд средних конкурентов на пятой и шестой стадиях, и в разряд слабых на седьмой. *Ophioparma ventosa* – самый сильный конкурент и сохраняет этот статус до шестой стадии. Конкурентность *Lasallia pensylvanica* и *Arctoparmelia centrifuga* значительно различается, поскольку первая поселяется на породе, а вторая на слоевищах других лишайников. Это же лежит в основе различий между *Sphaerophorus fragilis* и *Alectoria ochroleuca*.

Итак, в сообществах эпилитных лишайников в ходе сукцессий растет число агрессивных отношений, что связано с увеличением числа видов и покрытия. Особенно обостряются отношения между лишайниками в сообществах четвертой и пятой стадий с появлением и увеличением числа видов листоватых лишайников, которые очень часто поселяются на

слоевищах накипных. Кустистые лишайники при внедрении в сообщества конкурентно очень активны. Плотные дернины *Sphaerophorus fragilis* разрушают слоевища накипных и листоватых лишайников. Единичные его подеции растут на слоевищах *Umbilicaria* и *Lasallia*. *Alectoria ochroleuca* присоединяется к *Sphaerophorus fragilis* и вытесняет его. Поселение *Alectoria ochroleuca* непосредственно на каменистом субстрате – редкое явление. В основании ее дернинки обнаруживаются остатки *Sphaerophorus fragilis* и умбиликарий. Обычно ее поселение на *Racomitrium lanuginosum*.

Уменьшение роли конкурентных отношений связано с распадом сообществ и формированием сообществ эпигейных лишайников, где прямые конкурентные отношения достаточно редки (Мартин, 1968д, 1969а; Магомедова, 1980а).

Размеры слоевищ

Массовое измерение слоевищ лишайников – один из источников данных для относительной датировки субстрата (Мартин, 1967б; Benedict, 1967; Farrar, 1974; Магомедова, 1979, 1980а).

Для накипных лишайников характерно увеличение размеров слоевищ от стадии к стадии (табл. 4.1.14). Различия в средних размерах слоевищ свидетельствуют о разновозрастности стадий. Достоверные различия в размерах слоевищ отмечены для *Rhizocarpon geographicum*, *Porpidia flavicunda*, *Ophioparma ventosa* на первых трех стадиях после появления этих лишайников на поверхности выветривающейся породы. Прирост остальных перечисленных в таблице видов достоверно различается только между первыми двумя стадиями. Это позволяет предположить, что процесс трансформации сообществ и переход их от стадии к стадии ускоряется в ходе сукцессий.

Простейшее индикационное использование размера лишайников может быть основано на том, что если слоевища мелкие, то сообщества оказываются инициальными и/или динамичными; если слоевища крупные – сообщества старые и стабильные.

Изменение размеров слоевищ некоторых видов эпилитных лишайников в ходе сукцессий, см

Виды	Сукцессионные стадии						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Rhizocarpon geographicum</i>	2.8 ±0.3	5.2 ±0.6	10.5 ±1.2	11.6 ±1.5	14.3 ±1.5	14.9 ±1.6	15.3 ±1.8
<i>Lecidea pantherina</i>	-	4.6 ±0.6	8.5 ±1	9.5 ±1.1	12.5 ±1.3	14.3 ±1.5	12.5 ±1.4
<i>Porpidia flavicunda</i>	-	3.4 ±0.4	5.8 ±0.7	8.7 ±1	11.5 ±1.1	12.5 ±1.4	16.0 ±2
<i>Protoparmelia badia</i>	-	-	3.6 ±0.4	6.7 ±0.8	8.7 ±1	-	-
<i>Ophioparma ventosa</i>	-	-	6.0 ±1	10.6 ±1.5	14.0 ±1.5	18.5 ±2	16.0 ±1.8
<i>Lasallia pensylvanica</i>	-	-	-	1.5 ±0.2	2.7 ±0.3	3.2 ±0.4	3.5 ±0.4
<i>Umbilicaria cylindrica</i>	-	-	-	2.0 ±0.3	3.0 ±0.5	3.6 ±0.6	4.0 ±0.5
<i>U. proboscidea</i>	-	-	-	2.0 ±0.2	3.3 ±0.4	3.5 ±0.5	3.5 ±0.4
<i>U. vellea</i>	-	-	-	2.2 ±0.3	3.7 ±0.5	4.0 ±0.8	-

Покрытие

Покрытие – один из основных признаков при характеристике лишайниковых сообществ (Hale, 1952, 1955; Barkman, 1958; Окснер, 1962; Karenlampi, 1966; Мартин, 1967б, 1970а, 1971а, 1985а, 1987; Orwin, 1970; Магомедова, 1979, 1991, 1996, 2002а, 2002б; Innes, 1986; Egea, Limona, 1987; John, 1988; Hill, 1994; McCarty, 2002 и др.). Покрытию придается большое значение при датировке субстрата (Мартин, 1967б, 1985а; Benedict, 1968; Birceland, 1973; Miller, 1973 и др.).

В ходе сукцессий сообществ эпилитных лишайников происходит последовательный рост покрытия от стадии к стадии (Мартин, 1967б, 1985а; Orwin, 1970; Магомедова, 1979, 1980а). Увеличение покрытия связано с увеличением размеров слоевищ со временем – с накоплением прироста, а также с разрастанием новых видов. Нарушения в ход этого процесса вносит

отслоение пород или их дезинтеграция. Кроме того, покрытие лишайников может снижаться в связи с внедрением и разрастанием на поверхности породы литофильных мхов, а иногда и цветковых растений.

Покрытие эпилитных лишайников в ходе сукцессий в высокогорьях Урала увеличивается вплоть до шестой-седьмой стадии, когда происходит дезинтеграция каменистого субстрата и/или массовое внедрение эпигейных видов (рис. 4.1.7).

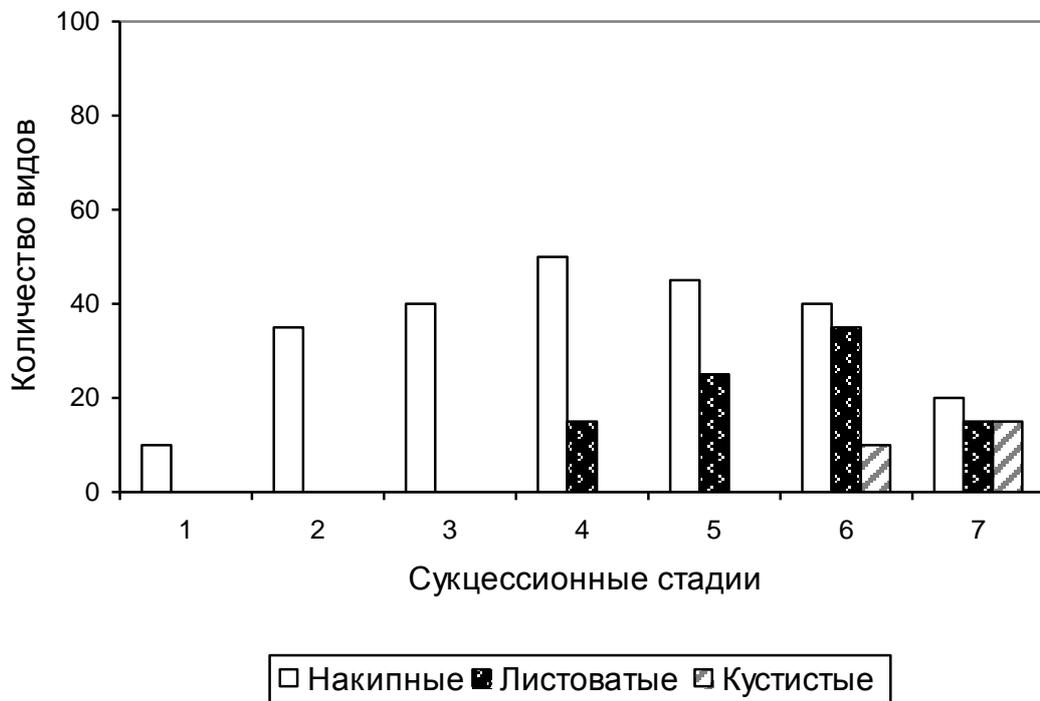


Рис. 4.1.7 Изменение покрытия эпилитных лишайников разных морфологических типов в ходе сукцессий, %

Наибольшее покрытие на всех стадиях имеют накипные лишайники. Изменение покрытия некоторых наиболее распространенных видов показано в Приложении 4 (рис. 4.1). Очевидно, что некоторое снижение покрытия накипных лишайников на пятой и последующих стадиях происходит за счет вытеснения их листоватыми и кустистыми лишайниками. Соотношение

покрытия листоватых лишайников разных морфологических типов фиксирует последовательность их появления в сообществах в ходе сукцессий и изменение их ценотической роли (табл. 4.1.15).

Таблица 4.1.15.

Изменение в ходе сукцессий покрытия листоватых эпилитных лишайников, относящихся к разным жизненным формам, %

Жизненные формы	Стадии				
	3	4	5	6	7
Умбиликатные	0	13±2.0	20±3.9	21±3.0	5±0.9
Расщепленнолопастные	0	2±0.3	5±0.9	14±2.0	10±1.6
Вздутолопастные	-	-	0	0	0
Широколопастные	-	-	-	0	0

Покрытие большинства видов последовательно увеличивается на первых стадиях после их внедрения в сообщества. Затем покрытие стабилизируется, поскольку прирост ограничивается формирующимися конкурентными отношениями, старые части слоевищ выкрашиваются.

Покрытие большинства видов последовательно увеличивается на первых стадиях после их внедрения в сообщества. Затем покрытие стабилизируется, поскольку прирост ограничивается формирующимися конкурентными отношениями, старые части слоевищ выкрашиваются.

Виды – доминанты рассматриваются как индикаторы соответствующих стадий сукцессий (Churchill, Hanson, 1958). Но для эпилитных лишайников характерно сохранение доминирования некоторых видов лишайников на протяжении ряда сукцессионных стадий (Orwin, 1970; Магомедова, 1979, 1980а).

Значительное покрытие является результатом накопления прироста в предыдущих стадиях. Поэтому вид – доминант данной стадии со значительным покрытием – индикатор пассивный (Викторов, 1971). Так, если при зарастании пироксенитов на первой стадии *Rhizocarpon geographicum* при покрытии менее 3% указывает на возможность внедрения лишайников,

то на протяжении всех других стадий, в которых он встречается, этот вид увеличивает покрытие, но при этом пассивно следует за процессом выветривания. Активным индикатором является вид, само появление которого знаменует начало процесса. Но, поскольку лишайники растут медленно, вид – активный индикатор не успевает стать доминантом в стадии, индикатором которой он является, а доминирование его проявляется лишь с течением времени, а значит и процесса выветривания. Например, при зарастании пироксенитов активным индикатором третьей стадии является *Umbilicaria proboscidea*, а доминантом этот вид становится на четвертой стадии. На четвертой стадии активным индикатором является *Arctoparmelia centrifuga*, а на пятой становится доминантом. На пятой стадии активно индицируют степень выветрелости породы *Sphaerophorus fragilis* и *Alectoria ochroleuca*. Доминантом на следующей стадии становится *Alectoria ochroleuca*, а *Sphaerophorus fragilis* вытесняется из лишайниковых группировок. Это подтверждает мнение Л.Г. Раменского (1952) о том, что доминанты могут дать первое приближение, а уточнение стадий дадут детерминанты.

Масса лишайников

Данные о запасах фитомассы и ее составе позволяют судить о степени развития видов и биологических групп, характеризуют результат жизнедеятельности и взаимодействия растений друг с другом и со средой, которую они осваивают (Андреев, 1970; Базилевич и др., 1986). Немногочисленные оценки изменения массы лишайников в ходе сукцессий (Мартин, 1967б, 1968г, 1970г; Кондратьева, 1977; Магомедова, 1979, 1980а, 1981, 1985б, 1991, 1996; Абрамян, 1981, 1984; Магомедова, Морозова, 1994, 1998, Магомедова и др., 2002) свидетельствуют о справедливости такой оценки и для лишайников.

В высокогорьях Урала в сообществах эпилитных лишайников запас массы в ходе сукцессий увеличивается от 10 до 175 г/м² (рис. 4.1.8). Основу запаса формируют накипные лишайники. Последовательно увеличивается

запас массы листоватых лишайников. Кустистые лишайники в эпилитных сообществах не создают значительного запаса – их разрастание приводит к деструкции эпилитных сообществ, смене их на сообщества каменистых и лишайниковых тундр. Ниже мы рассмотрим этот процесс.

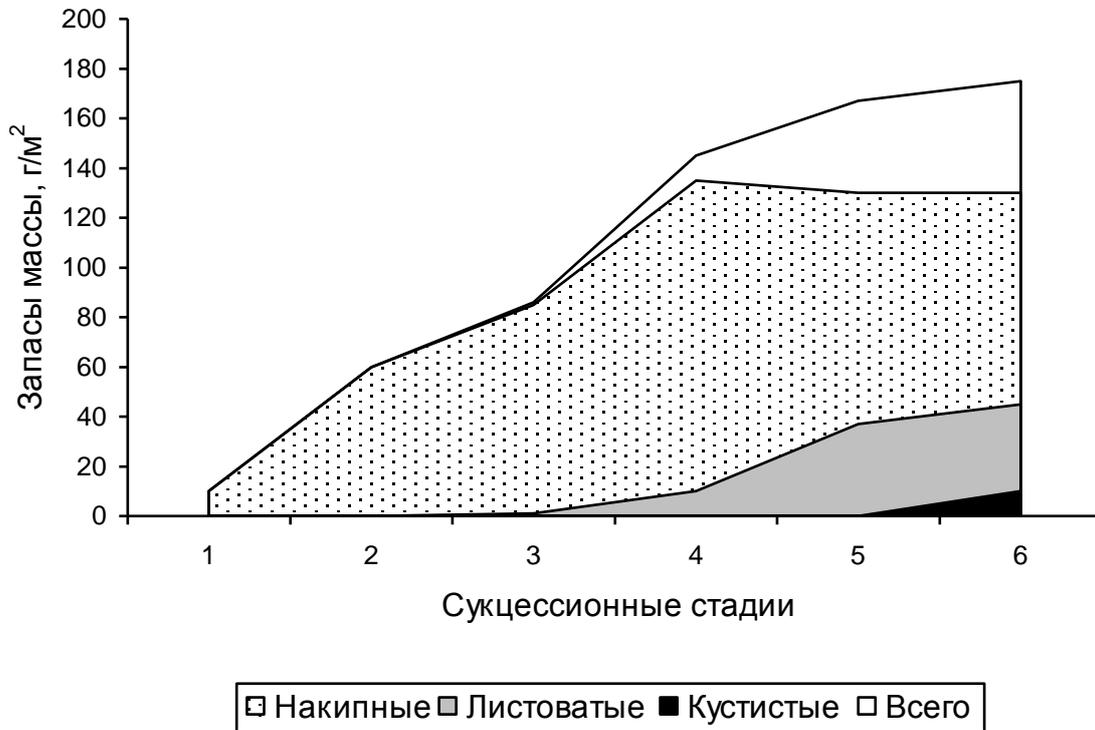


Рис. 4.1.8 Изменение запасов массы эпилитных лишайников в ходе сукцессий, г/м²

Наиболее резкие (но очень медленные во времени) изменения массы происходят первых стадиях за счет увеличения массы накипных форм. На завершающих стадиях достоверных различий запаса массы накипных лишайников не отмечается. Это может свидетельствовать о том, что прирост компенсируется утратой части слоевищ в результате выкрашивания или разрастания листоватых и кустистых форм, а также и о сокращении временных промежутков между стадиями. Это подтверждает и замедление темпов увеличения массы более быстро растущих листоватых лишайников.

Изменение соотношения видов с разной ценотической ролью

Выделенные в соответствии с ценотической ролью доминанты и содоминанты (раздел 2.2.5, табл. 2.2.3) представлены в рассматриваемом сукцессионном ряду одиннадцатью видами. Количество их увеличивается от первой до пятой стадии в связи с накоплением прироста пионерными и некоторыми позже появляющимися быстрорастущими накипными (например, *Ophiorparma ventosa*) и листоватыми лишайниками (табл. 4.1.23). На шестой-седьмой стадии происходит дезинтеграция субстрата и разрушение сообществ, поэтому доминирование в сообществах этих стадий не выражено.

К константным видам с высокой встречаемостью, но с относительно низким покрытием относится 31 вид (21 %). Эти виды делятся на следующие группы:

- накипные медленно растущие слабые конкуренты (наиболее типичный представитель *Lecanora polytropa*);

- накипные, которые поздно внедрились в сообщества и не успевают создать значительное покрытие (*Buellia badia*, *Ochrolechia lactea*, *Tremolecia atrata*, *Tephromela armeniaca*, *T. atra* и др.);

- листоватые с относительно медленным ростом, относительно низкой конкурентной активностью, более требовательные к субстрату и позже внедряющиеся в сообщества (*Umbilicaria arctica*, *U. cylindrica*, *U. hyperborea*, *U. decussata*, *Melanelia commixta*, *M. hepatizon*, *M. stygia*, *Parmelia saxatilis*, *P. omphalodes* и др.),

- кустистые, не имеющие условий или времени для разрастания (*Alectoria nigricans*, *Bryocaulon divergens*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*).

В ходе сукцессий число константных видов увеличивается на первых стадиях за счет двух первых из описанных выше групп. На четвертой стадии к ним присоединяются умбиликатные лишайники.

Сопутствующие виды (средняя встречаемость, низкое покрытие) представлены 91 видом (61%). В этом статусе оказываются:

- некоторые накипные пионерные медленно растущие и конкурентно пассивные виды (*Rhizocarpon obscuratum*, *R. eupetraeoides*, *R. petraeum* и др.);
- позже внедряющиеся накипные медленно растущие конкурентно пассивные виды (*Porpidia albocoerulescens*, *Aspicilia gibbosa*, *Fuscidea kochiana*, *Lecanora cenisia* и др.);
- листоватые с относительно медленным ростом, низкой конкурентной активностью, более требовательные к субстрату или позже внедряющиеся в сообщества (*Sphaerophorus globosus*, *Umbilicaria hirsuta*, *U. polyphylla*, и др.);
- кустистые, не имеющие условий или времени для разрастания (*Cetraria aculeata*, *C. odontella*, *Cladonia bellidiflora*, *C. turgida* и др.);
- виды, встречающиеся в нехарактерных для них местообитаниях (*Hypogymnia physodes*, *Ochrolechia tartarea*, *Umbilicaria vellea*, *Vulpicida juniperinus* и др.);
- типичные для характеризуемых местообитаний, но всегда малообильные виды (*Arctoparmelia incurva*, *A. separata*, *Caloplaca vitellinula*, *Melanelia panniformis*, *Pseudephebe minuscula*, *P. pubescens*, *Xanthoparmelia tinctina* и др.).

В распределении сопутствующих видов по сукцессионным стадиям выделяются два пика – на третьей и шестой стадиях. На третьей стадии субстрат, видимо, подготовлен к массовому внедрению видов, прежде всего листоватых, но конкурентные отношения ограничивают экспансию. Многие вновь внедрившиеся виды не успевают занять значимую ценоотическую позицию до следующего массового внедрения, теперь уже кустистых форм, которое происходит на шестой стадии.

В группу редко встречающихся видов включены встречающихся в несвойственных (виды *Nephroma*, *Dibaeisbaeomyces*) и особых (*Chrysothrix chlorina*) местообитаниях, а также собственно редко встречающиеся (*Lasallia rossica*, *Lecanora bicinkta*, *Leptogium saturninum*, *Pannaria rubiginosa*, *Umbilicaria deusta* и др.). Всего их 18 (12%). Виды этой категории

наибольшим числом представлены на шестой стадии, где субстрат утрачивает лимитирующее значение.

Доминантные виды встречаются на многих стадиях (табл. 4.1.17). Редко встречающиеся виды приурочены к сообществам одной стадии (преимущественно шестой). Сопутствующие виды встречаются на одной-двух стадиях, довольно много видов из этой группы встречаются на трех стадиях. Константные виды отличаются наиболее широким спектром – одинаковое количество видов встречается на двух и шести, трех и пяти стадиях. Обычно на двух и трех стадиях встречаются кустистые и листоватые виды, а на пяти и шести – накипные. Это обозначает тенденцию к увеличению числа стадий, на которых представлен вид, с повышением его ценотического статуса.

Таблица 4.1.17.

Соотношение между ценотическим статусом вида и числом сукцессионных стадий, на которых он встречается, число видов

Ценотическая группа	Количество стадий						
	1	2	3	4	5	6	7
Доминанты и содоминанты	-	1		2	3	1	4
Константные	-	8	6	2	6	8	1
Сопутствующие виды	31	42	12	3	3	-	-
Редко встречающиеся виды	15	1	2	-	-	-	-

Вышеизложенное позволяет говорить о следующих закономерностях и особенностях формирования сообществ лишайников:

В ходе сукцессий увеличивается видовое разнообразие лишайников и вариабельность видового состава сообществ. Увеличение видового и ценотического разнообразия связано со снижением лимитирующей роли субстрата и увеличением значения гидротермического режима, общая жесткость которого предопределяет наличие четких реакций лишайников на его изменение.

Ограниченное 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 и войти хотя бы в состав группы константных видов. Поэтому очень значительная часть видов входит в разряд сопутствующих и редко встречающихся (имеющих низкую встречаемость).

При использовании наших методов индикации мы сочли возможным разделить формирования лишайникового покрова в пределах первичных лабильных сообществ на шесть стадий. Наличие же непрерывных переходов между ними является одним из признаков, позволяющих опознать сукцессионный ряд (Whittaker, 1953; Александрова, 1964).

Лишайники являются наиболее 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.

4.1.3. Различия сукцессионного процесса на разных горных породах

Существующие различия в видовом составе лишайников на разных горных породах, в составе и структуре образуемых ими сообществ (раздел 3.2.3), требуют анализа особенностей сукцессионного процесса на горных породах разного характера. Различия, безусловно, связаны, прежде всего, с различиями видового состава лишайников на горных породах разного происхождения, состава и структуры (Приложение 3, табл. 3.2). В соответствии с этим, мы рассматриваем формирование сообществ на разных горных породах как самостоятельные серии. В этом разделе мы ставим задачу сравнения общих закономерностей сукцессионного процесса на

разных породах и поэтому отвлекаемся от различий в видовом составе, анализируя видовую насыщенность, общее покрытие и степень выраженности взаимоотношений между лишайниками.

Видовая насыщенность

В ходе сукцессий происходит увеличение видовой насыщенности сообществ эпилитных лишайников на всех горных породах (рис. 4.1.9).

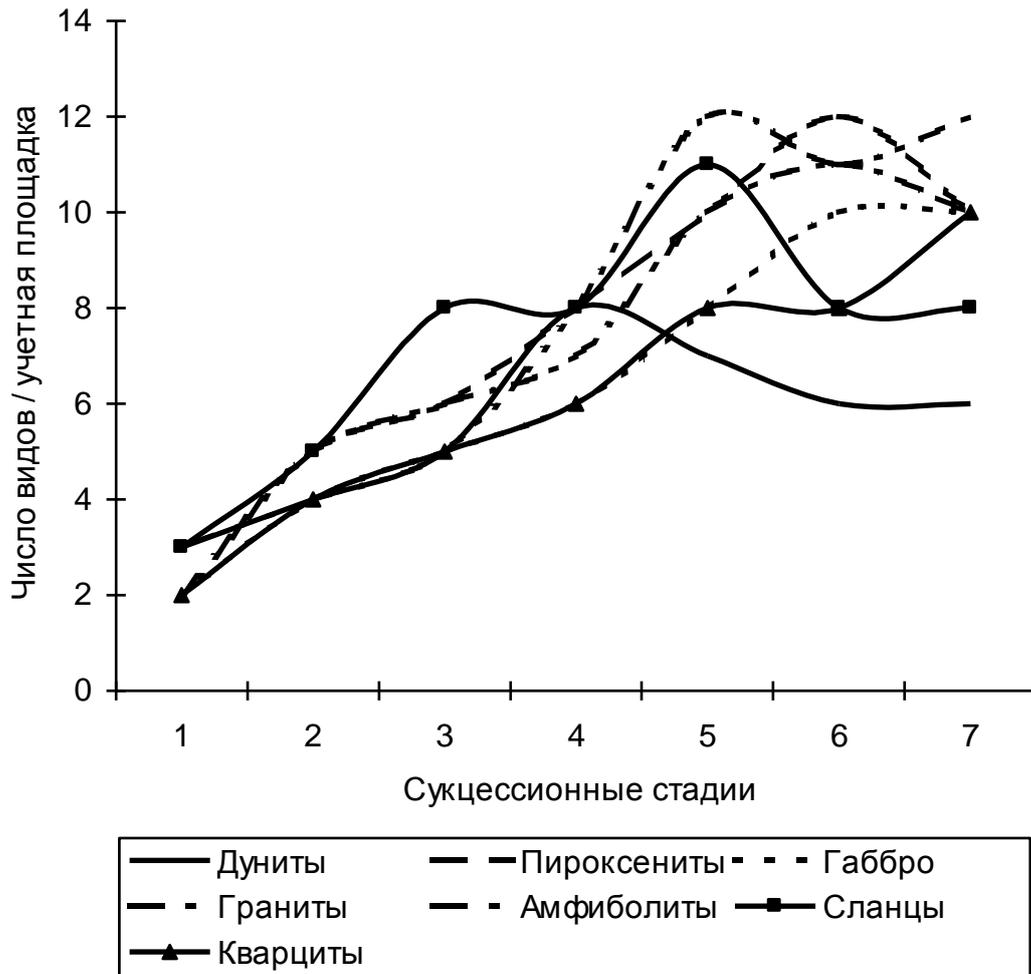


Рис. 4.1.9 Изменение видовой насыщенности в ходе сукцессий в эпилитных сообществах на разных горных породах

Медленно происходит увеличение видового разнообразия на габбро и кварцитах. Величина и характер изменения видовой насыщенности практически одинаковы на гранитах и пироксенитах. На начальных стадиях увеличение видовой насыщенности оказалось сходным у амфиболитов и

дунитов, но если на амфиболитах после четвертой стадии видовая насыщенность резко увеличивается, то на дунитах на последующих стадиях видовая насыщенность снижается в связи с начинающейся дезинтеграцией породы. Активная дезинтеграция породы вызывает падение видовой насыщенности и на сланцах, но на шестой стадии. На этой же породе рост видовой насыщенности на первых стадиях самый заметный.

Изменение видовой насыщенности отражает особенности пород и их изменения в ходе выветривания. Различия в процессах выветривания пород и особенности формирования на них лишайникового покрова можно охарактеризовать следующим образом.

Свойства невыветрелых пород неблагоприятны для поселения лишайников. Поэтому круг пионерных видов ограничен на всех породах. При этом на пироксенитах, габбро, гранитах и кварцитах условия наименее благоприятны. На сланцы, амфиболиты и дуниты лишайники проникают легче. Заметим, что на дунитах поселение лишайников происходит вдоль трещин или на неровностях (рис. 3.2.2).

На гранитах, пироксенитах и сланцах благоприятное для лишайников изменение породы происходит быстрее, чем на дунитах, габбро, амфиболитах и кварцитах. Наиболее значительными изменениями выделяются сланцы. Более медленно меняются условия на гранитах и пироксенитах. Медленнее, чем на всех других породах, трансформируются сообщества лишайников на кварцитах, поскольку именно эта порода отличается наибольшей плотностью. Несколько быстрее наступают перемены на габбро. Интересно меняется ситуация на амфиболитах – изменения нарастают медленно, но по достижению определенной степени выветрелости этой породы, лишайниковые сообщества становятся столь же разнообразны, как на сланцах. При этом если на сланцах происходит дезинтеграция породы с потерей многих видов, то на амфиболитах цельность породы сохраняется, а свойства выветрелой породы позволяет развиваться

здесь наиболее разнообразным по видовому составу сообществам лишайников.

Таким образом, изменение видовой насыщенности характеризует кварциты и габбро как наиболее плотные и медленно выветривающиеся породы; дуниты - как плотные и трудно выветривающиеся, но в ходе выветривания дезинтегрирующиеся; сланцы как доступные для лишайников, быстро выветривающиеся и разрушающиеся; амфиболиты как плотные, но относительно быстро меняющие свои свойства в ходе выветривания. Невыветрелые пироксениты и граниты относительно неблагоприятны для поселения лишайников, процессы выветривания идут медленно и равномерно, постепенно улучшая условия для поселения все большего числа видов лишайников и способствуя последовательной трансформации образуемых ими сообществ.

Взаимоотношения между лишайниками

Индивидуальные конкурентные способности видов (коэффициент агрессивности) на разных породах меняются незначительно. Во всяком случае, вид, как правило, входит в одну группу - сильные конкуренты оказываются сильными на всех горных породах (Приложение, табл. 4.4). Видовой состав конкурентно активных видов очень схож на всех породах, кроме дунитов, во всяком случае, на уровне доминантных и константных видов.

На всех породах увеличивается число агрессивных отношений по мере увеличения числа видов и покрытия. В сообществах первой сукцессионной стадии отмечается мало случаев соприкосновения слоевищ. Но уже на первой стадии формирования сообществ на поверхность пород проникают некоторые виды, которые затем проявляют себя как конкурентно активные (табл. 4.1.18). Наибольшее число таких видов на первой сукцессионной стадии появляется на дунитах (*Lecidea pantherina*, *Xanthoria elegans*, *Aspicilia caesiocinerea*, *Candelariella vitellina*). На этой породе зарегистрировано наименьшее число конкурентно активных видов, но конкурентные

отношения очень активны, поскольку лишайники изначально поселяются вдоль трещин и неровностей на поверхности породы (рис. 3.2.2). Небольшое число конкурентов связано со спецификой видового состава и относительно быстрой дезинтеграцией породы.

Таблица 4.1.18.

Динамика появления потенциально сильных конкурентов в составе сообществ эпилитных лишайников в ходе сукцессий на разных горных породах, число видов

Горная порода (субсерия)	Сукцессионные стадии						Всего видов
	1	2	3	4	5	6	
Дуниты	4	-	2	1	2	3	12
Пироксениты	3	2	9	10	10	9	43
Габбро	2	1	7	8	9	8	35
Граниты	3	1	7	9	8	14	42
Амфиболиты	3	1	7	10	8	12	41
Сланцы	3	1	7	10	8	14	43
Кварциты	2	2	7	8	8	7	34

На сланцах регулярное отслоение породы приводит к постоянному нарушению сообществ и освобождению новых поверхностей для заселения. Формируется два типа поверхностей – вдоль слоистой структуры и поперек. Сообщества лишайников на плоских поверхностях, расположенных вдоль слоистой структуры (рис. 4.1.10а) отличаются от сообществ на гребнях, образующихся на поперечных по отношению к слоистости обнажениях (рис. 4.1.10б). На гребнях порода осваивается лишайниками легче. Именно здесь и формируются самые сложные по структуре сообщества с ожесточенной конкуренцией. Эти сообщества характеризуются самым высоким разнообразием конкурентно активных видов в связи с возможностью одновременного или близкого по времени появления видов в сообществах. Отслаивание породы придает сообществам мозаичную структуру. На плоских поверхностях освоение породы идет значительно медленнее, о чем

свидетельствует видовой состав и высокое покрытие пионерных видов.
Сообщества обоих типов встречаются рядом на одном и том же обнажении.

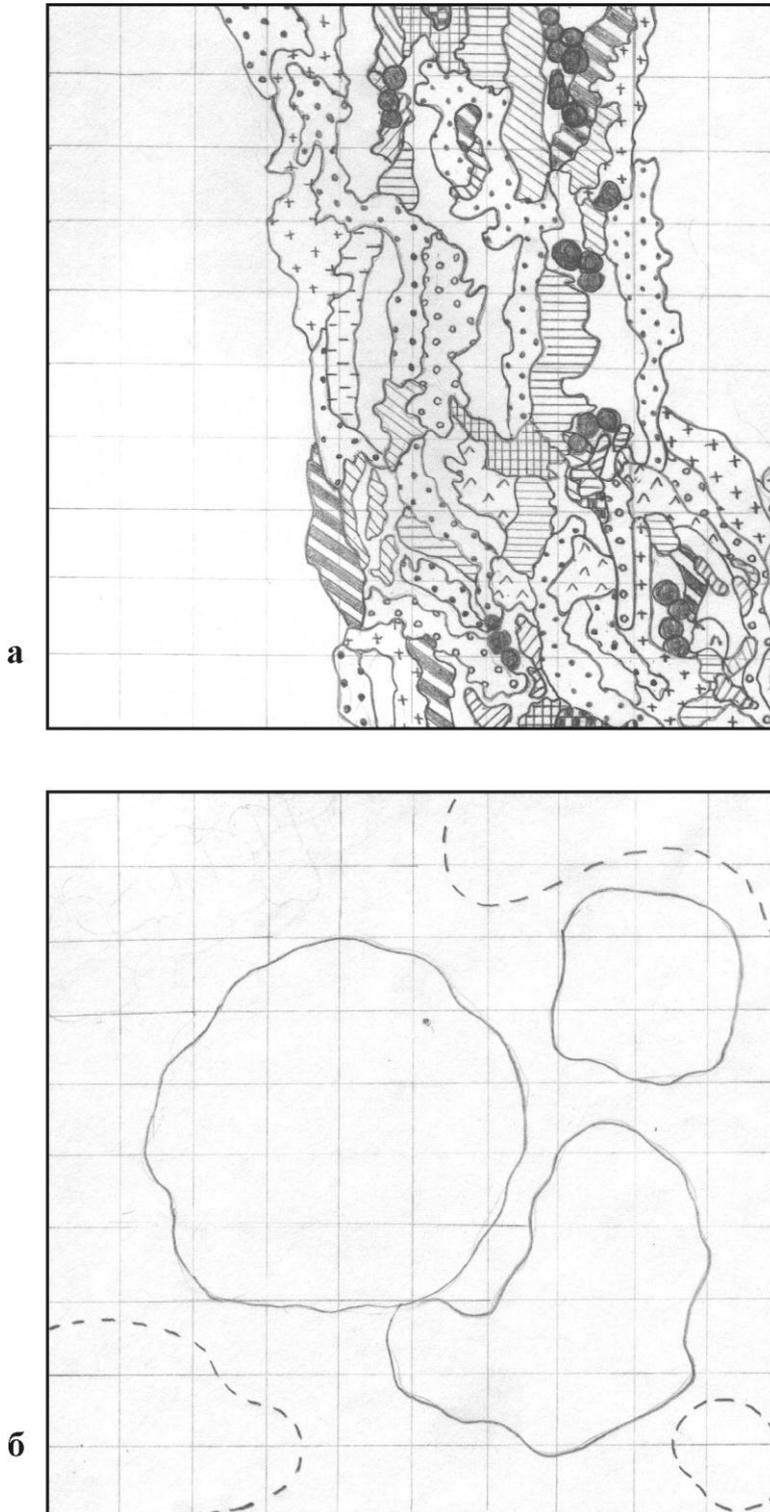


Рис. 4.1.10 Структура сообществ эпилитных лишайников на сланцах

а – поперек слоистости, на «гребне»

б – вдоль слоистой структуры

Меньше всего конкурентно активных видов способно поселиться на самых плотных породах - габбро и кварцитах. На кварцитах первоначальное поселение лишайников (как и на дунитах) приурочено к неровностям на поверхности чрезвычайно плотной породы. Преобладающие в сообществах первых стадий лишайники относятся к стресс-толерантам с низкой конкурентной активностью. Свойства породы задерживают появление конкурентно активных видов. Тем не менее, конкурентные отношения постепенно приобретают остроту, поскольку в местах инициального поселения лишайников и на участках, легче поддающихся выветриванию, концентрируются виды разных жизненных форм и создаются условия для широкого проявления конкурентной активности.

На породах с выраженной кристаллической структурой (пироксенитах, гранитах, амфиболитах) освоение лишайниками поверхности пород происходит более равномерно, и конкурентные отношения формируются постепенно на основе разрастания пионерных видов, увеличения числа видов и числа контактов между слоевищами (что меняет коэффициент агрессивности). Повышает остроту отношений появление сильных конкурентов - сначала накипных лишайников (например, *Ophioparma ventosa*, *Ochrolechia lactea*, *Protoparmelia badia*), а потом листоватых и кустистых, многие из которых поселяются не на поверхности породы, а на слоевищах других лишайников. Рост числа конкурентов на стадиях, где происходит внедрение этих видов, очевиден. На пироксенитах внедрение конкурентно активных видов происходит чуть активнее. При одинаковом количестве и значительном видовом сходстве группы конкурентно активных видов на этих трех породах последнее обстоятельство может свидетельствовать о том, что в процессе выветривания пироксенитов более благоприятные условия для лишайников создаются быстрее.

Таким образом, в ходе сукцессий на всех горных породах увеличение числа видов лишайников и числа контактов между ними приводит к формированию конкурентных отношений. Различия между горными

породами обнаружены в числе и составе конкурентно-активных видов, а также в темпах и механизме формирования конкурентных отношений. Анализ взаимоотношений между лишайниками, так же как изучение характера изменения состава и структуры сообществ лишайников может дать информацию к оценке процессов выветривания горных пород разного генезиса.

Покрытие

Покрытие эпилитных лишайников в ходе сукцессий увеличивается на всех горных породах (рис. 4.1.11). На дунитах это происходит до четвертой сукцессионной стадии, а на сланцах до пятой. Затем эти породы разрушаются, разрушая и сложившиеся эпилитные сообщества.

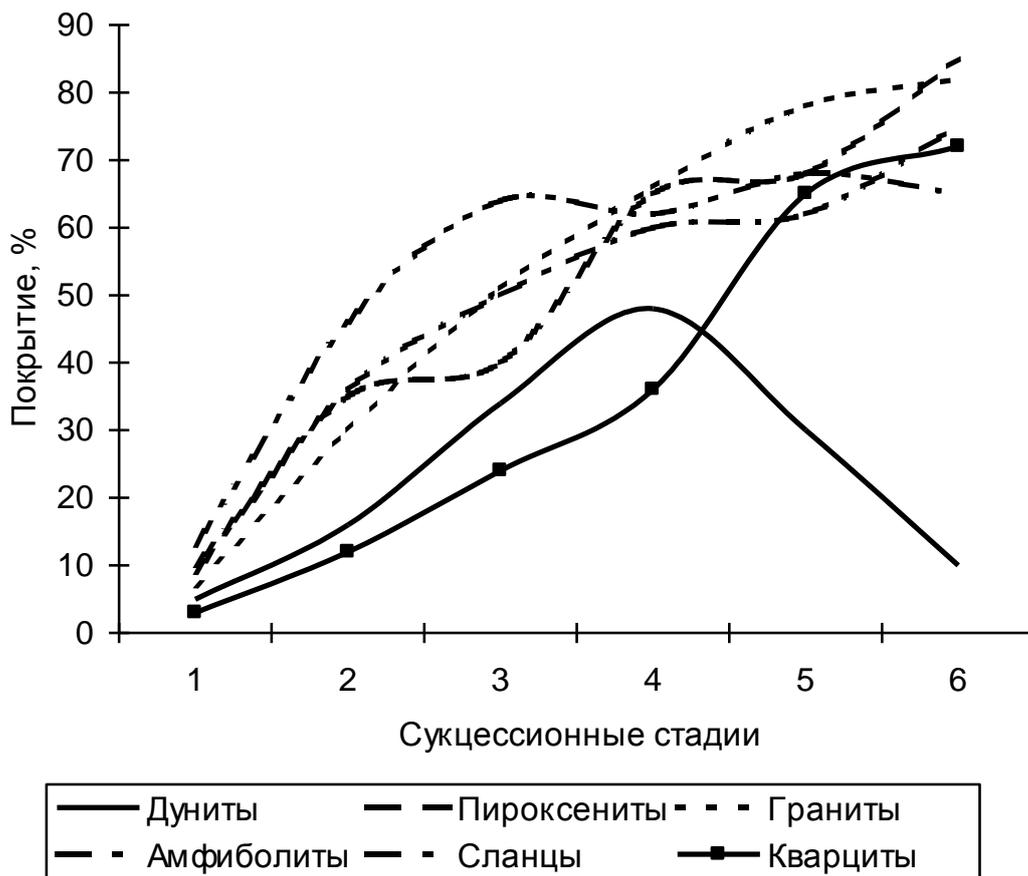


Рис. 4.1.11 Изменение покрытия эпилитных лишайников разных морфологических типов в ходе сукцессий, %

На всех других породах покрытие увеличивается до шестой стадии. Несколько замедленно это увеличение на кварцитах и на второй-третьей сукцессионных стадиях на пироксенитах.

Мы сравнили покрытие и его структуру на пятой сукцессионной стадии на всех горных породах. Самое низкое покрытие имеют эпилитные сообщества на дунитах (табл. 4.1.19). На остальных породах общее покрытие различается мало. Большая его часть сформирована накипными формами. Наименьшее покрытие имеют накипные лишайники на дунитах и сланцах, наибольшее - на кварцитах. При этом доля накипных в формировании общего покрытия на дунитах составляет 90%, на кварцитах – 82%, на остальных породах – 60-65%.

Таблица 4.1.19.

Покрытие лишайников в сообществах пятой сукцессионной стадии на разных горных породах (Северный Урал), %

Показатели	Дуниты	Пироксениты	Граниты	Амфиболиты	Кварциты	Сланцы
Общее покрытие	30±4.1	68±8	78±8.1	62±7	68±8.2	65±5.9
Накипные	27±3.6	44±5.1	51±6.2	40±5.1	56±6.8	39±3.5
Ареолированные	14±2	15±2	18±2.2	20±2.5	33±4.1	13±1.5
Плотнокорковые	10±2.1	21±3.5	23±3.1	18±2	23±3.4	13±1.1
Прочие	3±0.5	8±1	10±2	2±1	0	13±1.7
Листоватые	3±1	24±3	24±2.5	22±3.4	12±2	22±1.9
Умбиликатные	-	16±3.2	15±3.1	8±1.2	9±1.2	15±1.3
Рассеченнолопастные	3±1	8±2.5	9±1.3	14±2.1	3±1	7±0.9
Кустистые	0	0	3±0.9	2±0.9	0	4±1.3

Среди накипных лишайников доля ареолированных форм достоверно выше на дунитах и кварцитах, незначительно выше она на амфиболитах. На сланцах с равной долей в покрытии представлены все жизненные формы. На других породах преобладают плотнокорковые лишайники.

Листоватых лишайников меньше всего на дунитах. Это связано с прочностью невыветрелой породы и с тем, что выветрелая порода дезинтегрируется. Безусловно, имеет значение ограниченный и специфический набор видов, связанный с особенностями химического состава этой горной породы. Среди других пород низким покрытием листоватых форм отличаются кварциты. На прочих породах их покрытие практически одинаково.

На дунитах присутствуют только рассеченнолопастные лишайники. Наибольшее покрытие лишайники этой жизненной формы имеют на амфиболитах. На других породах преобладают умбиликатные лишайники. При этом на пироксенитах, гранитах и сланцах соотношение покрытия рассеченнолопастных и умбиликатных 1:2, а на кварцитах – 1:3 – то есть относительная роль умбиликатных форм на этой самой твердой породе выше.

Быстрее других осваиваются кустистыми лишайниками граниты, амфиболиты и сланцы. На остальных породах на пятой стадии их покрытие еще не заметно.

Таким образом, наибольший вклад в покрытие в эпилитных сообществах на всех породах вносят накипные лишайники. Поскольку они растут медленно, очевидно, что период накопления прироста весьма продолжителен, наиболее продолжителен - на дунитах и кварцитах. Значит и продолжительность первых сукцессионных стадий на этих породах больше. Значительное покрытие листоватых рассеченнолопастных лишайников на амфиболитах подтверждает высказанное выше предположение о быстром изменении свойств этой породы в ходе выветривания.

Проведенный анализ позволяет сделать вывод о том, что формирование сообществ литофильных лишайников на всех горных породах подчиняется общим закономерностям. От физических и химических свойств горной породы зависят набор видов, скорость прохождения сукцессионных преобразований. И поскольку формирование сообществ эпилитных лишайников тесно связано с изменением свойств породы, лишайники можно использовать для анализа особенностей выветривания горных пород и индикации процессов выветривания.

4.1.4. Высотные особенности сукцессионного процесса

Значительные различия в распространении видов с высотой, отражающие объективно существующие изменения гидротермического режима, не могут не проявляться в особенностях формирования сообществ лишайников на разной высоте над уровнем моря.

Высотные особенности сукцессионного процесса изучены на пироксенитовых россыпях восточного склона горы Косьвинский Камень на Северном Урале. Проанализировано изменение с высотой состава и структуры сообществ, размеров слоевищ, соотношения сообществ разных сукцессионных стадий.

Изменение состава и структуры сообществ

Анализ изменения состава и структуры сообществ всех сукцессионных стадий вдоль высотного профиля показал, что в сообществах первых стадий различия отсутствуют, а затем они нарастают от стадии к стадии. Ниже эту закономерность иллюстрируют изменения в сообществах второй и пятой стадий. Выбор этих стадий вызван следующими обстоятельствами. На второй стадии субстрат еще жестко ограничивает разнообразие. На пятой эти ограничения сняты, экологические варианты сообществ разнообразны, представлены виды всех морфологических типов, экологических групп. Для анализа использовали по 75 описаний для каждой сукцессионной стадии, сделанных на высоте 1100 м над уровнем моря – в нижней части пояса

горных тундр, на высоте 1300 м – в центральной части пояса горных тундр, 1500 м – в поясе холодных гольцовых пустынь.

Вторая сукцессионная стадия

В 75 описаниях, сделанных на трех высотных ступенях, из шестнадцати зарегистрированных видов общих оказалось 12, что составляет 75%. Четыре вида встречаются не на всех высотных ступенях (Приложение 4, табл. 4.5). Три из них тяготеют к нижней части пояса горных тундр, но мы связываем это не с высотой, а с генетической близостью пироксенитов нижней части склона к дунитам.

Общее проективное покрытие на разных высотах практически не различается (табл. 4.1.20). Различия в покрытии видов также невелики (Приложение 3, табл. 4.5). Тенденцию увеличения покрытия (ценотической роли) с высотой проявляют *Porpidia flavicunda* и *Tremolecia atrata*. Это соответствует особенностям распределения этих видов на высотном профиле (Приложение 3, табл. 3.5). Смены доминирующих видов с высотой не происходит.

Таблица 4.1.20

Изменение покрытия в сообществах второй и пятой сукцессионных стадий в зависимости от высоты над уровнем моря на пироксенитовых россыпях восточного склона горы Косьвинский Камень (Северный Урал), %

Группы лишайников	Высота над уровнем моря, м		
	1100	1300	1500
2 стадия			
Общее (накипные)	33±5	29±4	32±4
5 стадия			
Общее	79±8	84±9	79±9
Накипные	52±6	48±7	48±6
Листоватые	27±3	36±5	31±4
Умбиликатные	12±2	24±3	25±3
Рассеченнолопастные	15±2	12±2	6±1

Пятая сукцессионная стадия

Из сорока двух видов, зарегистрированных в 75 описаниях, общим для всех трех высотных поясов оказался 21 вид – 50% (Приложение 4, табл. 4.6). Наибольшее число общих видов имеют сообщества центральной и верхней части склона, наименьшее – сообщества нижней и верхней частей склона.

Наиболее разнообразны сообщества этой стадии на высоте 1300 м – в центральной части пояса горных тундр. Здесь же сообщества имеют самое высокое проективное покрытие, достигающее в некоторых случаях 100%. Впрочем, достоверных различий в общем покрытии на разных высотах не обнаружено. Достоверные различия обнаружены лишь в покрытии листоватых лишайников (табл. 4.1.20). Значительно различается суммарное покрытие умбиликатных и рассеченнолопастных лишайников. Первые на этой стадии достигают максимального разнообразия и покрытия. Вторые активно проникают в сообщества.

В нижней части горно-тундрового пояса достоверно большее покрытие имеют такие доминантные виды как *Arctoparmelia centrifuga*, *Lecidea pantherina*, *Ophioparma ventosa*. Покрытие *Rhizocarpon geographicum*, *Porpidia flavicunda* и *Umbilicaria proboscidea* достоверно увеличивается с высотой. Один из доминантных видов - *Umbilicaria cylindrica* – максимальное покрытие имеет в центральной части склона. С высотой увеличивается роль видов, которые первыми поселяются на поверхности горных пород. Новые для этой стадии виды избегают верхней высотной ступени, а “уходящие” наиболее разнообразны именно здесь.

Таким образом, если в составе и структуре сообществ второй сукцессионной стадии различия в связи с изменением высоты над уровнем моря отсутствуют или незначительны, то в пятой стадии изменения касаются и видового состава, и ценотической роли видов, и структуры сообществ. Наиболее очевидная разница между стадиями – доля общих для всех высотных ступеней видов. Поэтому мы демонстрируем изменение доли общих для трех высотных ступеней видов на всех сукцессионных стадиях

(рис. 4.1.12). Неуклонное снижение числа общих видов от стадии к стадии говорит о том, что по мере выветривания породы и уменьшения ее лимитирующей роли все большее значение для формирования сообществ лишайников приобретают другие условия среды, прежде всего – гидротермический режим.

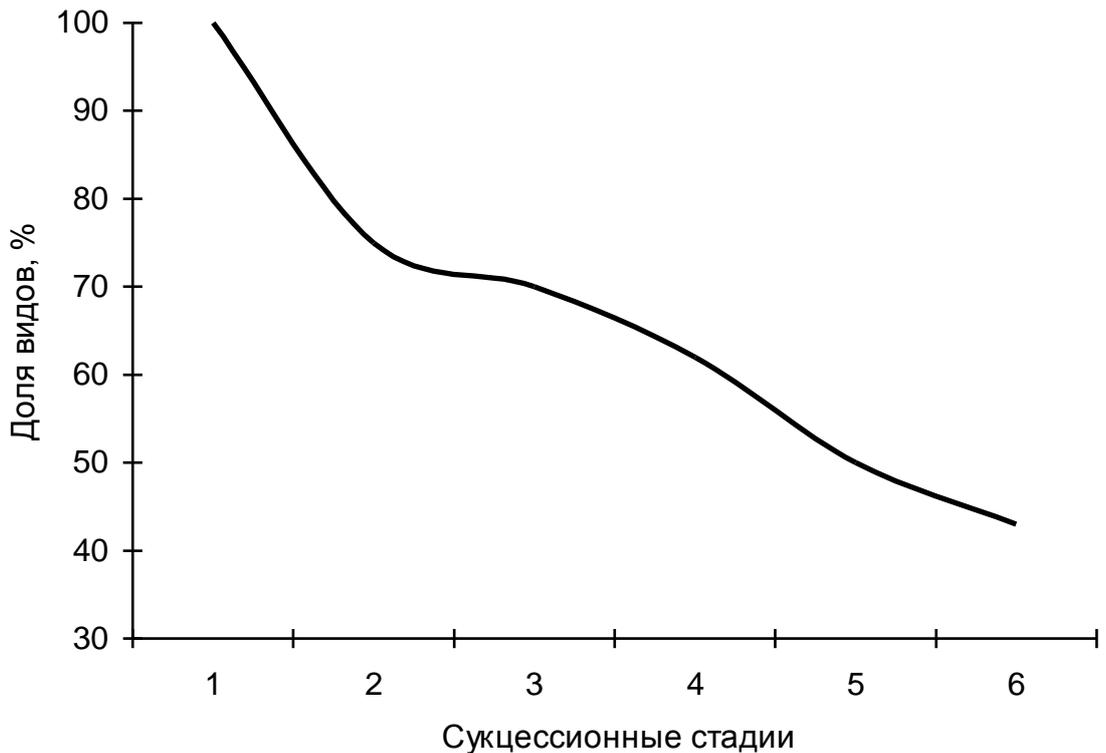


Рис. 4.1.12 Изменение доли общих для всех высотных ступеней видов в ходе сукцессий, %

Изменение размеров слоевищ

В эпилитных сообществах привершинной части склона накипные лишайники-инициаторы сукцессии отличаются большими размерами (табл. 4.1.21). *Umbilicaria cylindrica* и *U. proboscidea* - арктоальпийские криофиты – также имеют больший диаметр слоевищ на высоте 1500 м, тогда как слоевища *Lasallia pensylvanica* становятся несколько меньше. Достоверных различий в размере слоевищ на высоте 1100 и 1300 м не выявлено.

Изменение диаметра слоевищ некоторых видов лишайников на разных высотных ступенях, см

Виды	Высота над уровнем моря, м	
	1300	1500
<i>Rhizocarpon geographicum</i>	10.5±0.8	18.0±1.9
<i>Lecidea pantherina</i>	9.5±1.1	22.0±1.7
<i>Porpidia flavicunda</i>	9.5±0.7	14.0±1.2
<i>Tremolecia atrata</i>	2.1±0.2	4.0±0.3
<i>Lasallia pensylvanica</i>	2.7±0.3	2.0±0.2
<i>Umbilicaria cylindrica</i>	3.2±0.3	4.2±0.5
<i>Umbilicaria proboscidea</i>	3.4±0.3	4.5±0.5

Это может свидетельствовать о том, что в холодных гольцовых пустынях формирование и сукцессионная трансформация сообществ эпилитных лишайников происходят медленно.

Соотношение сообществ разных сукцессионных стадий

На пироксенитовых россыпях восточного склона Косьвинского Камня в лишайниковом покрове преобладают сообщества, соответствующие четвертой сукцессионной стадии - *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina* с участием *Porpidia flavicunda*, *Ophioparma ventosa*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. proboscidea*, *Lasallia pensylvanica*, *L. pustulata* (Магомедова, 1979, 1986). До высоты 1100 м часто встречаются также сообщества пятой (*Arctoparmelia centrifuga* - *Ophioparma ventosa* - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina* с участием *Lasallia pensylvanica*, *Melanelia hepatizon*, *Porpidia flavicunda*, *Protoparmelia badia*, *Ochrolechia lactea*) и шестой (*Arctoparmelia centrifuga* - *Lecidea pantherina* - *Ophioparma ventosa* с участием *Lasallia pensylvanica*, *Melanelia hepatizon*, *Umbilicaria proboscidea*, *Melanelia stygia*, *Sphaerophorus fragilis*, *Alectoria ochorleuca*) сукцессионных стадий. С увеличением высоты над уровнем моря происходит сокращение площадей более сукцессионно продвинутых сообществ эпилитных лишайников, увеличивается доля сообществ,

относящихся к начальным стадиям формирования лишайникового покрова (табл. 4.1.22, рис. 3.4.2).

Таблица 4.1.22

Изменение соотношения площади эпилитных сообществ, относящихся к разным сукцессионным стадиям в зависимости от высоты над уровнем моря (Северный Урал, Косьвинский Камень), %

Высота над ур.м.	Сукцессионные стадии					
	1	2	3	4	5	6
1500*	3	26	32	28	3	8
1300	6	20	21	23	13	14
1100	3	0	10	34	25	28

1500 м – холодные гольцовые пустыни, 1300 м – центральная часть пояса горных тундр, 1100 м – нижняя часть пояса горных тундр

Хотя с высотой увеличивается доля сообществ, относящихся к начальным стадиям формирования лишайникового покрова, но в привершинной части собственно инициальные группировки редки. Высокое покрытие и значительные размеры слоевищ лишайников свидетельствуют о том, что на стабильных поверхностях останцов сохраняются самые старые сообщества лишайников. Низкие температуры, неравномерность и недостаточность увлажнения, иссушающее и эродирующее действие ветра, нивация сдерживают проникновение новых видов.

Таким образом, с увеличением высоты над уровнем моря происходит уменьшение роли наиболее сукцессионно продвинутых сообществ и увеличение доли сообществ первых сукцессионных стадий.

Наиболее разнообразен видовой состав сообществ эпилитных лишайников на высоте 1300 м – в центральной части пояса горных тундр. Наибольшее число общих видов имеют сообщества центральной и верхней части склона, наименьшее – сообщества нижней и верхней частей склона.

Не выявлено влияния высоты над уровнем моря на состав и структуру сообществ первой и второй сукцессионных стадий, где лимитирующим

фактором среды является степень выветрелости породы. В сообществах последующих стадий влияние высоты проявляется все отчетливее.

4.1.5. Изменение сукцессионного процесса в широтном градиенте

Наличие широтных изменений в распространении лишайников, составе и структуре образуемых ими сообществ, требует анализа особенностей сукцессионного процесса в широтном градиенте. Для выявления широтных различий в составе и структуре сообществ сукцессионных стадий отобраны описания с одной высотной ступени – центральной части пояса горных тундр на разных широтных отрезках Уральского хребта.

Видовое разнообразие

В составе сообществ эпилитных лишайников на всех сукцессионных стадиях на Северном Урале зарегистрировано большее число видов, чем в сообществах, описанных на Полярном Урале (табл. 4.1.23). В сообществах первых трех стадий видовое разнообразие на Северном Урале больше, чем на Полярном на 14-15%, на четвертой – 16%, на пятой – 20%, на шестой – 23%. То есть, разница растет от стадии к стадии.

Наибольшие различия в числе накипных лишайников отмечены на второй и третьей стадии, листоватых и кустистых – на шестой (табл. 4.1. 23).

Наибольшая разница в числе видов между сообществами Северного и Полярного Урала характерна для листоватых форм (35% от общего числа), а не для кустистых (19%). Мы связываем это с тем, что все кустистые лишайники, встречающиеся в эпилитных сообществах, уже прошли жесткий отбор, большинство из них относятся к арктоальпийским криофитам. Для этой группы лишайников, очевидно, меньшее значение имеет ужесточение гидротермического режима. В пользу такого объяснения свидетельствует то обстоятельство, что на третьей стадии, когда на поверхности выветривающейся породы впервые появляются листоватые лишайники, различий в числе видов между Северным и Полярным Уралом нет – пионерные виды самые толерантные из всех листоватых. Различия в числе

видов листоватых лишайников формируются за счет рассеченнолопастных форм. Все умбиликатные оказываются более толерантными, практически не реагируя на широтные изменения.

Различия в разнообразии накипных лишайников максимальны на второй стадии. При этом число ареолированных видов, известных как пионерные, на Полярном Урале даже больше. Наибольшую чувствительность демонстрируют некоторые плотнокорковые виды, а также виды других жизненных форм, внедряющиеся в сообщества на этой стадии. То есть, для накипных также справедливо заключение, что пионерные виды, прошедшие жесткий отбор, в меньшей степени реагируют на гидротермический режим, чем виды, позже появляющиеся в составе сообществ.

Уменьшение числа видов в сообществах сукцессионных стадий происходит за счет исчезновения ряда видов. Еще один механизм снижения разнообразия – появление видов на более поздних стадиях. Всего переход на более поздние стадии зарегистрирован для 11 видов. В этом процессе имеют значение особенности горной породы – на «холодных» породах виды появляются позже. Например, *Aspicilia cinerea* становится постоянным компонентом эпилитных сообществ на дунитах на второй стадии на Северном Урале и на третьей на Полярном. На гранитах *Aspicilia cinerea* появляется на третьей стадии в качестве единично встречающегося вида (и не повышает ценотической роли). Виды, приуроченные к «теплым» породам острее реагируют на широтные изменения – приуроченные к дунитам *Xanthoria elegans* и *Candelariella vitellina* демонстрируют самую большую разницу в покрытии и встречаемости на Северном и Полярном Урале.

Таким образом, видовое разнообразие на всех сукцессионных стадиях на Северном Урале выше, чем на Полярном Урале. Различия нарастают в сукцессионном ряду, поскольку если на первых стадиях широтные различия в гидротермическом режиме не имели основания проявиться в группе пионерных видов, то на завершающих стадиях они ограничивают проникновение видов в сообщества на Полярном Урале.

Структура сообществ

Изменение структуры сообществ эпилитных лишайников в процессе их сукцессионных преобразований в зависимости от широты демонстрируется на примере сообществ, формирующихся на гранитах, сланцах и кварцитах.

Сравнили общее покрытие и роль лишайников разных морфологических типов в сообществах пятой сукцессионной стадии на гранитах и сланцах на Северном и Полярном Урале.

Достоверных различий в общем проективном покрытии лишайников не обнаружено (табл. 4.1.24). Различия в покрытии накипных форм на Северном и Полярном Урале на гранитах незначительны. Покрытие листоватых лишайников практически одинаково. Покрытие кустистых форм очень низкое, но на Северном Урале оно достоверно больше.

Различий в общем проективном покрытии лишайников в сообществах пятой сукцессионной стадии на сланцах на Северном и Полярном Урале не обнаружено. Покрытие накипных лишайников достоверно выше на Полярном Урале, покрытие листоватых лишайников достоверно больше на Северном Урале (табл. 4.1.24). Кустистые лишайники на Полярном Урале имеют крайне низкое покрытие, на Северном Урале их покрытие выше (4%).

Интерпретировать полученные результаты можно следующим образом. Легко выветривающиеся сланцы создают более благоприятные условия для лишайников, как на севере, так и на юге. В связи с этим на сланцах проявляется влияние тех различий, которые создаются разным географическим положением. Условия, создаваемые для выживания лишайников трудно выветривающимися гранитами таковы, что широтные различия условий среды не проявляются с достаточной отчетливостью в изменении структуры сообществ. Отметим, что не только на гранитах, но и на других изученных породах отмечается тенденция увеличения покрытия и доли более сукцессионно продвинутых групп лишайников к югу.

Таблица 4.1.23

Изменение видового разнообразия эпилитных лишайников в ходе сукцессий в высокогорьях Урала на Северном (С) и Полярном (П) Урале, число видов

Число видов	Сукцессионные стадии											
	С	П	С	П	С	П	С	П	С	П	С	П
Общее	14	12	30	25	52	45	50	42	64	51	84	64
Накипные	14	12	30	25	45	37	32	26	31	27	28	25
Ареолированные	8	8	14	15	20	19	12	10	11	7	9	7
Плотнокорковые	3	2	10	6	19	14	15	13	14	13	13	12
Листоватые	-	-	-	-	7	8	18	16	28	24	35	22
Умбиликатные	-	-	-	-	6	8	14	13	13	13	9	8
Рассеченнолопастные	-	-	-	-	1	-	4	3	14	11	18	13
Кустистые	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	21	17

Таблица 4.1.24

Покрытие лишайников в сообществах пятой сукцессионной стадии на разной широте, %

Показатели	Граниты		Сланцы		Кварциты	
	Северный Урал	Полярный Урал	Северный Урал	Полярный Урал	Южный Урал	Северный Урал
Общее покрытие	78±8	67±7	65±7	61±7	76±7	65±7
Накипные	51±6	45±5	39±4	51±6	61±7	56±6
Ареолированные	18±2	15±2	13±2	21±3	31±4	30±4
Плотнокорковые	23±3	18±2	13±1	29±3	29±3	26±3
Прочие	10±2	12±2	13±3	1±0.5	1±0.5	0
Листоватые	24±3	22±3	22±3	10±2	14±2	9±1
Умбиликатные	15±2	15±2	15±2	7±1	10±2	5±1
Рассеченнолопастные	9±1	7±1	7±1	3±0.5	4±0.5	4±0.5
Кустистые	3±0.5	0	4±1	0	1±0.5	0

На кварцитах – самой трудно выветривающейся и неблагоприятной для поселения лишайников породе – на Полярном и Северном Урале различий в составе и структуре сообществ эпилитных лишайников на разных сукцессионных стадиях не выявлено. Чтобы убедиться в том, что широтное изменение гидротермических условий имеет значение для лишайников на всех горных породах, сравнили сообщества эпилитных лишайников на кварцитах на Полярном и Южном Урале (гора Ирмель), то есть, расширив градиент изменения гидротермического режима. Большая разница гидротермических режимов (глава 1) определила существование достоверных различий в покрытии листоватых лишайников (табл. 4.1.24). Различия в покрытии листоватых форм создает группа умбиликатных лишайников. Покрытие накипных лишайников практически одинаково. При этом отмечена перестройка сообществ. Одно из самых заметных изменений – переход доминирования среди ареолированных лишайников от видов рода *Rhizocarpon* к видам рода *Aspicilia*. Отметим, что преобладание видов *Aspicilia* характерно для аридных районов (Голубкова, 1983а, 1984), а также для дунитов.

Соотношение сообществ разных сукцессионных стадий в лишайниковом покрове

На Северном Урале в центральной части пояса горных тундр наибольшую встречаемость имеют сообщества четвертой сукцессионной стадии (табл. 4.1.25). Они же преобладают по площади. Меньше всего сообществ первой сукцессионной стадии. На Приполярном Урале сообщества второй-пятой стадий встречаются одинаково часто, а инициальные группировки с той же частотой, что и завершающие стадии. На Полярном Урале равная встречаемость оказалась у сообществ второй и четвертой стадий. Сообщества шестой стадии имеют одинаковую встречаемость на Полярном и Приполярном Урале, на Северном Урале они встречаются чаще.

Встречаемость эпилитных сообществ, относящихся к разным сукцессионным стадиям, в лишайниковом покрове центральной части горно-тундрового пояса на Северном, Приполярном и Полярном Урале, %

Район	Сукцессионные стадии					
	1	2	3	4	5	6
Полярный Урал	10	25	20	25	10	10
Приполярный Урал	10	20	20	20	20	10
Северный Урал	6	20	21	23	13	14

Интерпретировать эти результаты можно следующим образом. Неравная представленность сообществ разных сукцессионных стадий может быть свидетельством неравномерности процесса формирования сообществ и неодинаковой продолжительности стадий. Высокую встречаемость могут иметь сообщества тех стадий, где происходит «задержка» развития – из предыдущих стадий переходит больше сообществ, чем «уходит» на следующую стадию. Таким образом, на Северном Урале сдерживается переход на пятую стадию, знаменующуюся массовым внедрением рассеченнолопастных форм. Это кажется логичным, поскольку эта группа видов является наиболее требовательной к свойствам субстрата и гидротермическим условиям. При этом инициальных группировок мало – они достаточно быстро трансформируются в сообщества второй стадии. На Полярном и Приполярном Урале переход на вторую стадию, вероятно, происходит медленнее. На Приполярном Урале, очевидно в силу климатических особенностей, трансформация сообществ происходит равномерно. На Полярном Урале задерживается сначала проникновение наиболее чувствительных к степени выветрелости породы накипных лишайников (*Ophioparma ventosa*, *Ochrolechia lactea*, *Protoparmelia badia*) и видов рода *Umbilicaria*, а затем комплекса рассеченнолопастных лишайников. Поскольку внедрение кустистых лишайников происходит тогда, когда выветрелость породы теряет определяющее значение, а способные

внедриться в эпилитные сообщества кустистые лишайники отличаются толерантностью к условиям увлажнения и температурному режиму, можно было ожидать одинаковой представленности сообществ шестой стадии на всех широтах. Тем не менее, на Северном Урале с более мягкими температурными условиями сообщества этой стадии имеют несколько большую встречаемость.

Увеличение встречаемости сообществ инициальных стадий к северу в наибольшей степени проявляется на дунитах. Лишайниковый покров дунитов на Полярном Урале похож на лишайниковый покров метадунитов на Северном Урале (Магомедова, 1980а). Метадуниты отличаются крайне неблагоприятными условиями для лишайников – это твердая, плотная, чрезвычайно трудно выветривающаяся порода. Очевидно, на Полярном Урале процессы освоения породы лишайниками тормозятся суровыми климатическими условиями. Интересно, что в привершинной части Косьвинского Камня специфика условий среды, как было отмечено выше, обусловила существование в крайне неблагоприятных условиях на пироксенитах относительно стабильных группировок большого возраста, а на дунитах такие группировки не образуются – нет достаточно толерантных видов.

Таким образом, в сообществах сукцессионных стадии при движении к северу отмечено снижение видового разнообразия в связи с исчезновением ряда видов и переходом некоторых видов на более поздние стадии формирования сообществ эпилитных лишайников.

Широтные особенности процесса формирования сообществ эпилитных лишайников заключаются также в уменьшении роли более сукцессионно продвинутых компонентов в сообществах, а также в увеличении доли сообществ первых сукцессионных стадий (Магомедова, 1998).

Здесь уместно еще раз обсудить, какие же признаки могут свидетельствовать о замедлении развития сообществ. Индикатором хода динамических процессов в сообществах литофильных лишайников является

сочетание видового состава и покрытия (Магомедова, 1979, 1980а). Соответственно индикатором хода сукцессионных процессов может быть соотношение покрытия и спектра жизненных форм. Замедление сукцессионного процесса может индицировать высокое покрытие видов инициальных стадий и сочетание относительно высокого покрытия с неполным набором жизненных форм или индикаторных видов.

Заключение

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.

В процессе выветривания порода 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, 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 и, соприкасаясь растущими краями слоевищ, образуют валики, выкрашиваются или просто прекращают рост. При достижении определенной степени покрытия на фоне снижающегося значения свойств горной породы появляется основа для формирования конкурентных отношений. Новые 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, поддерживаясь за счет микросукцессионных процессов.

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

Анализ сукцессионных процессов в сообществах эпилитных лишайников может быть использован для индикации геоморфологических процессов (определения степени динамичности россыпей), процессов выветривания (отношения разных пород к выветриванию, относительной скорости выветривания, степени выветрелости пород), характера сообществ (динамичное, стабильное).

Исходя из вышеизложенного, 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*, *Aspicilia caesiocinerea*, *Lecidea pantherina*; на всех других изученных породах - *Rhizocarpon geographicum* и *Lecanora polytropa*. Это виды, формирующие сообщества лишайников на первой стадии сукцессии, способные закрепиться и выжить на невыветрелой породе. В эту группу входят накипные лишайники нескольких жизненных форм, но преобладают виды, имеющие ареолированные слоевища. На следующем этапе растет видовое разнообразие сообществ в связи с проникновением на поверхность породы большой группы накипных лишайников. Третья стадия – стадия господства накипных лишайников, на этой стадии в сообществах появляются листоватые лишайники, прежде всего умбиликатные формы. Именно умбиликатные лишайники представляют собой характерный элемент сообществ лишайников на четвертой стадии. На

пятой стадии увеличивают разнообразие и покрытие, демонстрируют высокую конкурентную активность листоватые рассеченнолопастные лишайники. К шестой стадии они становятся значимым компонентом ценозов, но развитие сообществ на этой стадии индицируют кустистые лишайники. На седьмой стадии происходит разрушение эпилитных сообществ в результате раздробления породы или разрастания кустистых лишайников, сопровождающихся накоплением мелкозема – формируются каменистые тундры.

Увеличения массы накипных лишайников в ходе сукцессий не отмечается. Это может свидетельствовать о том, что прирост компенсируется утратой части слоевищ в результате выкрашивания или разрастания листоватых и кустистых форм, а также и о сокращении временных промежутков между стадиями. Это подтверждает и замедление темпов увеличения массы более быстро растущих листоватых лишайников.

4.2. ФОРМИРОВАНИЕ ЛИШАЙНИКОВЫХ ТУНДР

Процесс выветривания состоит, с одной стороны, из трансформации физико-химических свойств отдельностей – скальных выходов, обломков разной величины. С другой стороны, происходит разрушение этих отдельностей в результате морозного выветривания, прежде всего за счет образования трещин. В результате образуется обломочный материал и мелкозем. Некоторые породы разрушаются с образованием щебня. Деление пород по характеру выветривания на два типа - глыбово-обломочные и щебнистые – имеет для лишайников огромное значение. Именно этим определяется характер сукцессионных процессов в сообществах литофильных лишайников (Магомедова, 1979, 1980а).

На пироксенитах, где выветривание идет по глыбово-обломочному типу, не происходит разрушения породы до щебня. Развитие эпилитных лишайниковых сообществ происходит последовательно со сменой морфологических типов – переходом от накипных лишайников к

листоватым, а затем кустистым. Внедрение кустистых лишайников начинается на шестой сукцессионной стадии, а деструкция под их покровом ранее существовавших сообществ накипных и листоватых лишайников – на седьмой. Появление кустистых лишайников знаменует начало формирования каменистых, а затем лишайниковых тундр.

На дунитах последовательный процесс освоения эпилитными лишайниками поверхности породы прерывается в связи с разрушением породы до щебня. Хотя фрагменты эпилитных сообществ сохраняются, но образование лишайникового покрова на щебне является процессом новообразования в неизмеримо большей степени, чем процессом последовательного развития (Магомедова, 1979, 1980а).

Лишайниковые тундры, таким образом, могут формироваться на каменистом субстрате, когда в ходе последовательного развития эпилитных сообществ в них появляются и начинают разрастаться кустистые лишайники и литофильные мхи, аккумулирующие мелкозем и органический материал как основу будущей почвы. Формирование лишайниковых тундр происходит медленно. Иногда инициальные группировки разрушаются ветром, водой, снегом, отслоением верхнего слоя породы. Процесс может быть прерван и при изменении положения глыбы, на которой разрастаются кустистые лишайники в связи со склоновыми процессами.

Второй путь реализуется на породах, разрушающихся в ходе выветривания до щебня. На щебне (часто с сохранившимися фрагментами эпилитных лишайниковых сообществ) и скоплениях мелкозема между ним поселяются и разрастаются эпигейные лишайники. Разрастанию лишайников препятствует подвижность субстрата.

Наконец, существует третий способ – разрастание лишайников на скоплениях мелкозема. Скопления мелкоземистых продуктов выветривания в элювиальном или делювиальном залегании в трещинах, расщелинах, на поверхности глыб, у их основания служат субстратом для поселения лишайников и некоторых мхов. Разрастающиеся лишайники и мхи

формируют плотную дернину, хорошо удерживающую влагу и способствующую как интенсификации процессов выветривания подлежащей породы, так и концентрации мелкоземистых частиц, приносимых водой и ветром. Судьба таких скоплений бывает разной. Они могут разрушаться в результате движения россыпи, образования осыпи и проч., а могут служить очагом зарастания, давая начало сукцессионным изменениям, которые затем приводят к формированию почв и сообществ с доминированием сначала лишайников, а затем и цветковых растений.

Ниже рассматриваются три субсерии формирования лишайниковых тундр: на глыбах и скалах как этап последовательной трансформации сообществ эпилитных лишайников (скальная субсерия), на щебне (щебнистая субсерия) и на скоплениях мелкозема (мелкоземная субсерия).

4.2.1. Характеристика сукцессионных стадий

В этом разделе мы опишем ключевые события сукцессионного процесса, приводящего к формированию каменистых и лишайниковых тундр.

В скальной субсерии формированию каменистых тундр предшествует проникновение кустистых лишайников в эпилитные сообщества в шестой сукцессионной стадии. Эта стадия рассматривается как этап формирования лишайникового покрова в пределах первичных лабильных сообществ. На поверхности пород в стадии выветривания 4 (табл. 2.2.1) поселяется *Sphaerophorus fragilis* и *Racomitrium lanuginosum*. На мхе и лишайниках поселяется *Alectoria ochroleuca*. Разрастание кустистых лишайников часто происходит на слоевищах листоватых лишайников, в трещинах, заполненных мелкоземистым материалом и зарастающих листоватыми лишайниками. На этой стадии максимально реализуют способность к освоению каменистых субстратов *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Bryocaulon divergens*, *Bryoria chalybeiformis*, *B. nitidula*, *Cetraria odontella*, *Cladonia bellidiflora*, *C. turgida*, *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*, *Stereocaulon alpinum*, *Vulpicida tilesii*. Видовое разнообразие эпигейных лишайников на этой стадии

ограничивается не только способностью закрепления лишайников на поверхности пород, но и жестким гидротермическом режимом. Сложившихся ценотических отношений еще нет, доминирование не выражено – часто образуются моновидовые разрастания. С другой стороны, характерны прямые конкурентные отношения, не свойственные этим же видам в эпигейных сообществах. Например, между *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*, и *Alectoria ochroleuca*.

Таблица 4.2.1

Соответствие сукцессионных стадий и степени выветрелости горных пород

Сукцессионные субсерии						
Скальная		Щебнистая		Мелкоземная		
Стадия						
7-А	8-В	А	В	А	В	С
Степень выветрелости*						
4А	4В	5А, 6А	6В, 7В	4А, 7А	4В, 7В	8В, С

* обозначения см в таблице 2.2.1

Некоторые породы на этой стадии выветривания расчленяются и дробятся, образуются плитчатые структуры разного размера и щебень, а между ними - прожилки мелкозема (стадия выветривания 5А, 6А). Этот процесс формирует субстрат для инициации сукцессионной субсерии названной нами щебнистой.

Стадия А

Происходит поселение и/или разрастание эпигейных лишайников. Постепенно увеличивается покрытие и видовое разнообразие лишайников, складываются ценотические связи – проявляется доминирование. В динамической классификации горных тундр эта стадия соответствует каменистым тундрам.

В скальной серии на выветрелой породе разрастается лишайниковая или мохово-лишайниковая дернина, задерживающая мелкозем, но слой его еще не выражен, встречается пятнами, толщина его в среднем составляет 0.7

см. Стадия выветривания 4А (табл. 4.2.1). Среди кустистых лишайников господствует *Alectoria ochroleuca* (табл. 4.2.2). Эта стадия может рассматриваться как 7 стадия описанного выше процесса формирования эпилитного лишайникового покрова.

В щебнистой субсерии субстрат представляет собой щебень в сочетании с тонким слоем мелкозема – стадия выветривания 7А. Размещение лишайников агрегативное. Сообщества лишайников обычно полидоминантные, но встречаются и моновидовые. Появляются цветковые растения, куртинки мхов, но моховая дернина отсутствует.

В мелкоземной субсерии эта стадия не имеет предшествующих этапов. Тем не менее, сообщества на скоплениях мелкозема отличаются высоким видовым разнообразием, относительно равномерным распределением лишайников. Уже на этой стадии формируются экологически обусловленные разности лишайниковых тундр – цетрариевые, кладиновые (Магомедова, 1980а).

Стадия В

Эту стадию можно считать переходной от сообществ каменистых тундр к лишайниковым тундрам с выраженным доминированием немногих видов. Размещение лишайников в сообществах становится более равномерным, но горизонтальная структура, особенно в сообществах скальной и щебнистой субсерий остается сложной. Формирование почв, смягчение гидротермического режима приводит к массовому вторжению в сообщества новых видов. Доля участия разных видов в сложении сообществ в меньшей степени зависит от характера субстрата, в большей от гидротермического режима, что проявляется в появлении различий в составе и структуре сообществ в зависимости от ориентации и крутизны склонов. Экологически обусловленные разности лишайниковых тундр появляются во всех субсериях.

Таблица 4.2.2

Доминанты сообществ сукцессионных стадий

Стадии	Субсерии		
	Скальная	Мелкоземная	Щебнистая
А	<i>Alectoria ochroleuca, Stereocaulon alpinum, Sphaerophorus fragilis</i>	<i>Cetraria islandica, Cladina mitis, Flavocetraria cucullata, Cladonia uncialis</i>	<i>Alectoria ochroleuca, Cladina mitis, Flavocetraria cucullata, F. nivalis</i>
В	<i>Cetraria islandica, Cladina mitis, C. rangiferina, Flavocetraria cucullata, Stereocaulon paschale</i>		
	<i>Alectoria ochroleuca, Cladina arbuscula, Flavocetraria nivalis</i>	<i>Cetraria laevigata, Cetrariella delisei, Cladina arbuscula, C. stellaris</i>	<i>Cetraria laevigata, Cladonia uncialis</i>
С	<i>Cetraria islandica, C. laevigata, Cetrariella delisei, Cladina arbuscula, Cladina mitis, C. rangiferina, C. stellaris, Flavocetraria cucullata</i>		

В скальной субсерии на выветрелой породе в стадии 4В со слоем мелкозема более 2 см формируются тундры с доминированием *Cladina arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *Alectoria ochroleuca*.

На щебне с тонким слоем мелкозема (стадия выветривания 7В) формируется каменистая тундра с *Cladina mitis*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata*, *Flavocetraria cucullata* в качестве доминантов. Растет покрытие. Резко увеличивается видовое разнообразие.

В сообществах мелкоземной субсерии происходит значительное увеличение видового разнообразия, но видовая насыщенность падает. Это может свидетельствовать о формировании сообществ с выраженным доминированием. Увеличение видового разнообразия листоватых лишайников и покрытия накипных (эпигейных), на наш взгляд, связано с появлением субстратов, пригодных для их поселения - моховой дернины и обогащенной органикой почвы. Массовое внедрение мезофитных, преимущественно бореальных, видов свидетельствует о смягчении гидротермического режима.

Стадия С

Эта стадия, общая для всех субсерий, завершает цепь сукцессионных смен при зарастании горных пород, где господствующим компонентом растительного покрова являются лишайники. В ходе последующих сукцессионных изменений возрастает роль сосудистых растений, лишайники уступают место кустарничкам и травам.

Накопление мелкозема и органики, формирование обладающей плодородием почвы и мохово-лишайниковой дернины, способных аккумулировать и удерживать влагу, смягчение термического режима приводят к созданию благоприятных условий для появления цветковых растений и эпигейных мхов. Сдерживают их внедрение механическая изоляция почвенного слоя лишайниковым ковром, способность лишайников к сдерживанию прорастания семян (Чертовской и др., 1987; Кавалаяускане,

Брузгулис, 1989 и др.), антибиотическая их активность (Еленкин, 1901а; Neilmann, Sharp, 1963; Паринкина, Пийн, 1982, 1984; Равинская, Вайнштейн, 1976; Lawrey, 1977; Толпышева, 1979, 1980 и др.), поддержание высокой кислотности почв и почвенных растворов (Паринкина, Пийн, 1982, 1984; Толпышева, 1982; Пийн и др., 1984 и др.). Наиболее активно внедряются высшие растения в сообщества щебнистой серии. Причиной является несомкнутость лишайникового покрова, связанная, прежде всего, с подвижностью субстрата.

Во всех сукцессионных субсериях на этой стадии происходит стабилизация и унификация видового состава. Зачастую определить, в какой субсерии прошло формирование сообщества по ценотическим признакам, практически невозможно. Поэтому мы и считаем эту стадию общей для всех субсерий.

Видовое разнообразие падает в связи с выраженным доминированием немногих видов. Видовая насыщенность стабилизируется - она равна в среднем 6, но размах значений минимален (4-7). Покрытие в сообществах скальной и мелкоземной субсерии составляет в среднем 80%, в щебнистой - 65%, хотя во всех субсериях есть сообщества с покрытием 100%. Запас фитомассы падает в связи с уменьшением покрытия, но стандартный запас (на 1% покрытия) растет за счет увеличения высоты лишайников (Магомедова, 1979, 1980а).

Отчетливо выражены экологические варианты лишайниковых тундр. Так, цетрариевые тундры встречаются на крутых, хорошо увлажненных, но обдуваемых склонах. Алекториевые тундры менее распространены и встречаются в бесснежных обдуваемых местах на перегибах террас. Кладиновые тундры распространены широко, но предпочтительно в ветровой тени с достаточным увлажнением, наличием снежного покрова.

Появление в составе сообществ лишайников высших растений приводит к разрыву лишайниковой дернины. В связи с этим разнообразие лишайников несколько увеличивается. Новые виды приходят и с появлением

новых субстратов – мхов, стволов и ветвей. С другой стороны, конкуренция, ускорение процессов почвообразования, смена гидротермического режима ведут к утрате лишайниками ценотических позиций и снижению числа видов не только сопутствующих и редких, но и доминантных.

Интересно, что внедрение высших растений максимально затруднено в сообществах мелкоземной субсерии, но и ценотические позиции лишайники теряют быстрее. В наименьшей степени лишайники сдерживают внедрение цветковых растений на щебнистом субстрате, тем не менее, именно здесь лишайники максимально сохраняют ценотическую роль и разнообразие. В сообществах кустарничковых тундр, формирующихся на базе сообществ щебнистой субсерии, этому способствует неглубокая трансформация экотопа - сохраняется подвижность и каменистость субстрата, относительно мало накапливается мелкозема, незначительно изменяется гидротермический режим.

О том, какова роль лишайников в сообществах следующих этапов развития растительного покрова высокогорий речь пойдет в следующей главе.

4.2.2. Изменение состава и структуры эпигейных лишайниковых сообществ в ходе сукцессий

В этом разделе мы характеризуем формирование сообществ эпигейных лишайников в центральной части пояса горных тундр на Северном Урале.

Изменение видового разнообразия

Наибольшего разнообразия достигают сообщества, формирующиеся на щебне (табл. 4.2.3). Это может быть связано с более быстрым и эффективным накоплением мелкозема, обогащением субстрата за счет быстрого выветривания щебня. Напротив, неблагоприятные условия для накопления мелкозема в трещинах или на поверхности каменных глыб, медленное выветривание последних приводят к тому, что наименьшее видовое разнообразие характерно для скальной субсерии. Скопления мелкозема

создают максимально благоприятные условия для первоначального поселения лишайников, но внедрение новых видов задерживается, на наш взгляд, быстрой стабилизацией состава и структуры, что препятствует внедрению новых видов.

Таблица 4.2.3

Видовое разнообразие сукцессионных серий

Субсерия	Общее количество видов		Специфические виды		
	Число видов в серии	% от общего числа	Число видов	% от общего числа	% от числа видов в серии
Скальная	77	50	8	5	10
Мелкоземная	105	68	19	12	18
Щебнистая	122	79	27	18	22

Общими для всех серий являются 50 видов – лишь 32% от общего их числа. Наибольшим своеобразием отличается щебнистая субсерия, а наименьшим - скальная (табл. 4.2.3). Наибольшее число общих видов оказалось у мелкоземной и щебнистой субсерий (31 вид - 20%). Общие видов между скальной и щебнистой субсерией намного меньше – 14 (9%). Минимальным оказалось число видов, общих только для скальной и мелкоземной субсерий – 5 (3%). Вероятно, это может свидетельствовать о большой роли субстрата для эпигейных лишайников. Сообщества щебнистой субсерии формируются на субстрате, представляющем собой смесь щебня и мелкозема. Это создает основу для общности условий, как со скальной субсерией, так и с мелкоземной. Условия для поселения лишайников в сообществах скальной и мелкоземной субсерий оказываются полярными.

Видовое разнообразие эпигейных сообществ увеличивается во всех субсериях (табл. 4.2.4), особенно значительно – в щебнистой субсерии, но в сообществах завершающей, общей для всех субсерий стадии обнаружено лишь 62 вида (Приложение 4, табл. 4.7).

Изменение видового разнообразия эпигейных лишайников в ходе сукцессий

Количество видов	Субсерии						
	Скальная			Мелкоземная		Щебнистая	
	Стадии						
	6*	7-А	8-В	А	В	А	В
Всего	22	52	50	56	75	47	108
Только на данной стадии	-	7	1	7	11	5	20

* стадии 1-6 см. в разделе 4.1

Кластерный анализ показал максимальное сходство видового состава сообществ стадии «В» в щебнистой и мелкоземной субсерии, сообществ стадии «А» в щебнистой серии и сообществ 6 стадии скальной субсерии (рис. 4.2.1). С ними, в свою очередь, близки сообщества стадии «А» скальной и мелкоземной субсерий. Значительную общность видового состава с

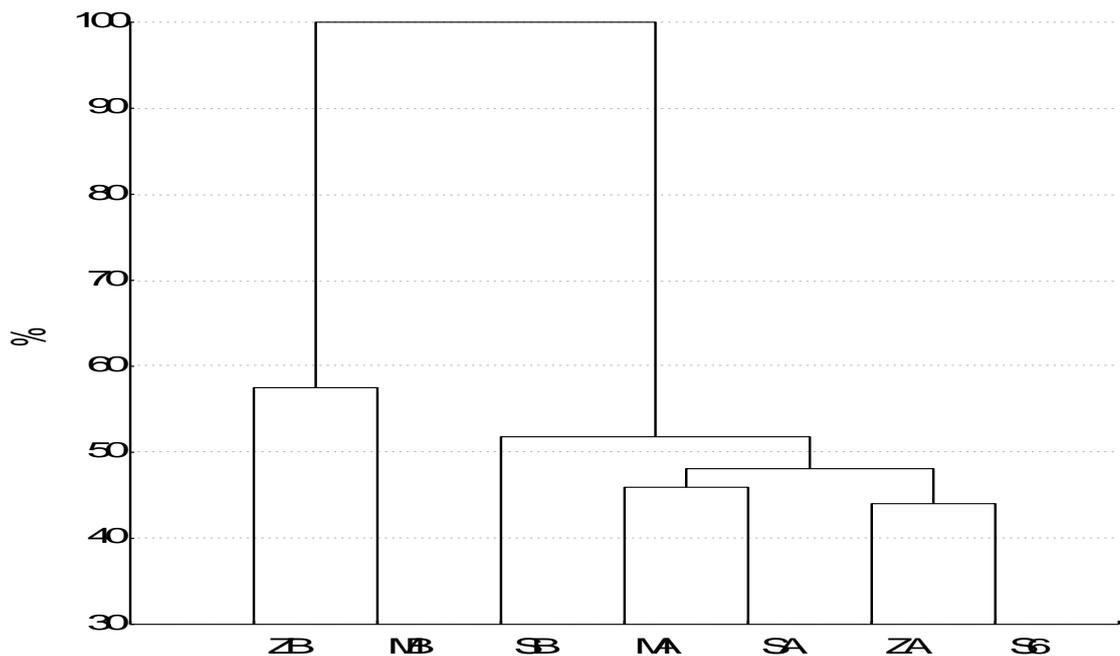


Рис. 4.2.1 Степень сходства видового состава сообществ сукцессионных стадий. Эпигейные сообщества (Евклидовы дистанции)

S – скальная субсерия, M – мелкоземная субсерия, Z – щебнистая субсерия, 6, A, B – сукцессионные стадии

сообществами первых стадий формирования эпигейных сообществ демонстрируют сообщества стадии «В» скальной субсерии.

Индивидуальная реакция лишайников на изменение условий среды

Анализ участия видов в сообществах выделенных сукцессионных субсерий и стадий демонстрирует наличие нескольких групп лишайников.

В первую группу можно отнести виды, встречающиеся на инициальных стадиях и тяготеющие к сообществам на каменистых субстратах. Группа эта неоднородна. Сюда входят *Peltigera malacea*, *P. scabrosa*, *Bryoria nitidula*, *Vulpicida tilesii*, встречающиеся в сообществах всех субсерий. В эту же группу входят как виды, избегающие скоплений мелкозема (*Cladonia bellidiflora*, *Peltigera didactyla*), так и виды, не встречающиеся в скальной субсерии - совсем (*Stereocaulon glareosum*) или встречающиеся в сообществах «В»-стадии (*Cladonia pyxidata*). *Cladonia rangiformis* и *C. turgida*, встречаются в сообществах скальной и мелкоземной субсерии. Отсутствие этого вида в щебнистой субсерии связано, очевидно, с ограниченным щебнеобразованием пород, на которых они встречаются. Тяготеют к сообществам, формирующихся на каменистом субстрате и не встречаются в завершающих стадиях в мелкоземной и/или щебнистой субсериях *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*, *Stereocaulon alpinum*.

В следующей группе объединены виды, которые встречаются в сообществах «В»-стадии, а также в «А» стадии мелкоземной субсерии: *Cladonia elongata*, *C. macroceras*, *Ochrolechia frigida*, *O. upsaliensis*, *Rinodina turfacea*.

Следующая группа включает виды, встречающиеся в сообществах «А» и «В» или «В» стадии, но только в каменистой и щебнистой субсерии. Это *Bryoria chalybeiformis*, *Cetraria ericetorum*, *Cladonia ochrochlora*, *Lecanora epibryon*, *Mycobilimbia hypnorum*, *Peltigera polydactylon*.

Во всех субсериях в сообществах «В» стадии встречаются *Cladonia cornuta*, *C. crispata*, *C. deformis*, *C. digitata*, *C. phyllophora*, *Asahinea chrysantha*.

Только в сообществах мелкоземной и щебнистой субсерии зарегистрировано 22 вида: *Cladonia chlorophaea*, *C. coccifera*, *C. cyanipes*, *C. decorticata*, *C. ectocyna*, *C. fimbriata*, *C. floerkeana*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. peziziformis*, *C. ramulosa*, *C. squamosa*, *C. subfurcata*, *Cetrariella fastigiata*, *Hypogymnia vittata*, *Nephroma arcticum*, *Ochrolechia androgyna*, *O. inaequatula*, *Pannaria pezizoides*, *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *P. leucophlebia*. Это, в основном, бореальные мезофиты требовательные к субстрату и условиям увлажнения.

Таким образом, описанные группы образуют некий экологический ряд, в котором происходит накопление мелкозема и улучшение условий увлажнения. Распределение видов по группам вполне отражает их экологические особенности.

Для видов, которые встречаются на всех или почти на всех стадиях во всех субсериях рассмотрим изменение ценотического статуса. Не выявлено различий у *Cetraria aculeata* и *C. muricata* – они встречаются изредка, но везде. Сохраняет статус *Alectoria nigricans*, но в мелкоземной субсерии на «В» стадии она отсутствует – можно предположить, что здесь определенную роль играют и высокий уровень конкуренции, и значительное увлажнение.

Cetraria islandica и *C. laevigata* самый высокий ценотический статус имеют в сообществах мелкоземной субсерии – очевидно, что для них имеют значения условия увлажнения.

Интересно и вполне закономерно меняет ценотический статус *Cladonia uncialis* – он самый высокий в «В» стадии скальной и щебнистой субсерии, а также в «А» стадии мелкоземной субсерии, что означает, что этот вид имеет определенные требования к субстрату и избегает переувлажнения. Сходным образом реагирует на изменение условий *Alectoria ochroleuca*, но ее способность к росту на скальном субстрате обусловила максимальное ее

присутствие в сообществах «А» и «В» стадии скальной субсерии, а минимальное – в сообществах «В» стадии мелкоземной субсерии. *Bryocaulon divergens* также демонстрирует наименьшую значимость в «В» стадии мелкоземной субсерии, но оптимум его находится в еще более жестких условиях – в «А» стадии на скальном и щебнистом субстрате.

Не во всех случаях статус вида можно объяснить. Скажем, то, что ценотическая роль *Cladina stellaris* минимальна в сообществах «А» стадии вполне резонно, но максимальным оказалось ее присутствие в сообществах «В» стадии на скальном субстрате. Вообще, относительно широко распространенных видов *Cladina* стоит отметить следующие различия. На всех стадиях всех субсерий представлена лишь *C. mitis* с самым высоким ценотическим статусом. Следующий по значимости вид - *C. rangiferina* – не уступает ей по значимости в «В» стадии всех серий. *C. arbuscula* имеет равную ценотическую значимость с *C. rangiferina* в сообществах мелкоземной субсерии, а в сообществах других субсерий она отходит на второй план.

Удивительно ровно распределена *Cladonia amaurocraea*. Во всех субсериях в «А» стадии она выступает как сопутствующий вид, а к «С» стадии становится видом константным.

Таким образом, распределение большинства достаточно широко распространенных видов демонстрируют вполне определенную связь с характером субстрата и условиями увлажнения. Прямого воздействия кустистых лишайников друг на друга выделить не удастся, но на счет существования конкурентных отношений можно отнести исключение некоторых видов из сообществ в завершающей «С» стадии.

Изменение соотношения лишайников разных морфологических типов и жизненных форм

Если сравнение изменения числа видов разных морфологических типов эпилитных лишайников демонстрирует последовательность освоения выветривающегося субстрата – сначала происходит внедрение накипных

лишайников, потом листоватых, а затем кустистых, то в процессе формирования эпигейных сообществ не выявлено последовательного внедрения и смены морфологических типов и жизненных форм.

Число накипных видов увеличивается в ходе сукцессий в скальной и щебнистой субсериях. Это, безусловно, связано с появлением новых субстратов – все накипные лишайники в эпигейных сообществах растут на органических субстратах (табл. 4.2.5).

Таблица 4.2.5

Изменение числа видов эпигейных лишайников разных морфологических типов и жизненных форм в ходе сукцессий

Морфологические типы и жизненные формы	Субсерии							
	Скальная			Мелкоземная		Щебнистая		
	Стадии							
	6*	7-А	8-В	А	В	А	В	С
Накипные	3	5	10	14	12	3	26	10
Листоватые	3	9	2	8	13	10	21	7
Кустистые	16	38	37	34	50	34	61	45
нитевидные	4	4	4	4	2	3	4	4
кустисто-лопастные	5	10	10	10	9	9	11	1
кустисто-разветвленные	5	10	8	9	9	10	8	4
шиловидно-сцифовидные	2	13	13	10	28	9	35	24
вздutosлоевищные	-	1	2	1	2	3	3	2

* стадии 1-6 см. в разделе 4.1

Разнообразие листоватых лишайников увеличивается в мелкоземной и щебнистой субсериях. Это происходит за счет появления эпигейных видов (из родов *Peltigera*, *Nephroma*, *Solorina*) и поселения некоторых эпилитных и эпифитных видов на мелкоземе и разрушающемся щебне. Отметим, что условия формирования лишайниковых тундр в скальной субсерии не способствуют появлению эпигейных листоватых видов.

Число видов кустистых лишайников увеличивается в мелкоземной и щебнистой субсериях. Интересно, что рост числа видов кустистых

лишайников обеспечивают шиловидно-сцифовидные виды. Число видов других жизненных форм остается практически неизменным.

В скальной субсерии оно увеличивается с шестой, эпилитной стадии, а в каменистых тундрах стабилизируется, как и общее число видов, о чем говорилось выше. Для пионерных видов эпилитных лишайников наибольшее значение имеет способность закрепиться на поверхности выветривающейся горной породы. Для эпигейных лишайников это актуально в скальной субсерии. Здесь максимально реализуется способность поселения на поверхности породы или на *Racomitrium lanuginosum* таких видов как *Alectoria ochroleuca* *A. nigricans*, *Bryocaulon divergens*, *Bryoria chalybeiformis*, *B. nitidula*, *Cetraria odontella*, *Cladonia bellidiflora*, *C. turgida*, *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*, *Stereocaulon alpinum*, *Vulpicida tilesii*. В этой серии перечисленные виды имеют самый высокий ценотический статус (Приложение 4, табл. 4.7).

Если отвлечься от серийных различий, то анализ разнообразия эпигейных лишайников разных морфологических типов и жизненных форм в сообществах сукцессионных стадий показывает, что число лишайников всех морфологических типов увеличивается в ходе сукцессий. При этом большая часть накипных лишайников встречается только на «В» стадии, где они находят субстрат. Листоватые встречаются на «А» и «В» стадиях в примерно равном количестве (и те же виды). Кустистые, встречающиеся только на восьмой стадии и общие для двух стадий, представлены примерно одинаковым числом видов. На обеих стадиях встречаются большая часть нитевидных, кустисто-лопастных и кустисто-разветвленных лишайников, а шиловидно-сцифовидные в значительно большем количестве встречаются в сообществах восьмой стадии. На заключительной - «С» - стадии остаются в основном кустистые, общие для предыдущих. Прежде всего - кустисто-лопастные и кустисто-разветвленные.

Таким образом, смены морфологических типов и жизненных форм в ходе формирования лишайниковых тундр не происходит, хотя некоторые

изменения в числе видов разных морфологических типов и жизненных форм удается зафиксировать.

Изменение соотношения зональных и экологических групп лишайников

В процессе трансформации субстрата и по мере развития лишайникового и мохово-лишайникового покрова изменяется и гидротермический режим.

Уменьшение доли аркто-альпийских видов в ходе сукцессий свидетельствует о смягчении условий среды (табл. 4.2.6), особенно заметном в мелкоземной и щебнистой субсериях, а также при сравнении эпилитных и эпигейных сообществ скальной субсерии. Увеличение количества видов связано с внедрением в сообщества накипных видов, а также некоторых листоватых (*Asahinea chrysantha*, *Nephroma arcticum*) и кустистых (*Cetrariella delisei*, *C. fastigiata*). Как отмечено выше, внедрение накипных связано с появлением органических субстратов, а перечисленных листоватых и кустистых - с улучшением условий увлажнения.

Таблица 4.2.6

Изменение доли аркто-альпийских видов в сообществах эпигейных лишайников в ходе сукцессий

Географический элемент	Субсерии						
	Скальная			Мелкоземная		Щебнистая	
	Стадии						
	6*	7-А	8-В	А	В	А	В
Аркто-альпийские							
число видов	13	25	25	33	24	24	38
%	59	48	50	59	32	51	36
Прочие							
число видов	9	27	25	23	51	23	70
%	41	52	50	41	68	49	64

О снижении жесткости гидротермического режима, улучшении условий увлажнения свидетельствует уменьшение числа видов и доли

криофитов (табл. 4.2.7). Наиболее значительной долей криофитов, в том числе и на завершающей стадии, отличается скальная субсерия.

Таблица 4.2.7

Изменение соотношения видов разных экологических групп в ходе сукцессий

Экологическая группа	Субсерии						
	Скальная			Мелкоземная		Щебнистая	
	Стадии						
	6*	7-А	8-В	А	В	А	В
Криофиты							
число видов	12	19	13	20	9	18	13
%	55	35	26	36	12	38	13
Психрофиты							
число видов	-	5	11	8	11	4	23
	-	10	22	14	15	9	21
Мезофиты							
число видов	9	20	20	21	49	16	61
%	41	38	40	37	65	34	56
Ксеромезофиты и ксерофиты							
число видов	1	7	6	6	4	8	8
%	4	12	12	11	5	17	7
Гигромезофиты							
число видов	-	1	-	1	2	1	3
%	-	5	-	2	3	2	3

Увеличение числа и доли психрофитов во всех субсериях свидетельствует, на наш взгляд, об улучшении условий увлажнения, но и об общей жесткости гидротермических режимов в высокогорьях.

Общее количество видов-мезофитов и их доля на «А» стадии оказались практически одинаковыми в сообществах скальной и мелкоземной субсерий. В сообществах щебнистой субсерии мезофитов несколько меньше, хотя доля почти такая же, как в других субсериях. Но если в мелкоземной и щебнистой субсериях на «В» стадии число мезофитов и их доля резко возрастают, то в скальной субсерии число видов не изменяется. Число видов в мелкоземной

субсерии увеличивается не столь значительно, как в щебнистой, но доля их здесь оказывается самой высокой.

Число ксерофитов и ксеромезофитов невелико. Тем не менее, доля ксерофитов и ксеромезофитов в скальной субсерии не изменяется, а в мелкоземной и щебнистой субсериях значительно уменьшается.

Анализ изменения доли аркто-альпийских видов и соотношения видов разных экологических групп в ходе сукцессий свидетельствует об изменении гидротермических режимов, определяющих формирование эпигейных лишайниковых сообществ и о различии условий для формирования сообществ лишайников на разном субстрате. В наиболее жестких условия формируются сообщества эпигейных лишайников на скальном субстрате. Наиболее разнообразны условия для формирования лишайников в щебнистой субсерии. Самые благоприятные условия увлажнения, очевидно, создаются на скоплениях мелкозема. При этом внедрение видов в эти сообщества ограничено, что дает основание предположить наиболее жесткий отбор видов за счет того, что в благоприятных условиях при однородности субстрата относительно быстро складывается структура сообществ. Поселение новых видов возможно только при нарушении этой структуры.

Степень определенности и постоянства видового состава

Определенность и постоянство видового состава зависит от количества внедряющихся и уходящих из сообществ видов и соотношения видов, встречающихся в составе сообществ на разном количестве стадий.

В процессе формирования эпилитных сообществ уменьшается доля видов, представленных на многих стадиях, и увеличивается доля видов, встречающихся на немногих. При формировании эпигейных сообществ сукцессионный ряд намного короче – три стадии. На всех стадиях всех серий представлено только семь видов: *Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria aculeata*, *C. islandica*, *C. muricata*, *Cladina mitis*, *Stereocaulon paschale*. Общими для «А» и «В» стадий всех субсерий являются шестнадцать видов – 10% от общего числа. Это *Alectoria ochroleuca*,

Bryocaulon divergens, *Cetraria aculeata*, *C. islandica*, *C. laevigata*, *C. muricata*, *Cladina arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia amaurocraea*, *C. uncialis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Stereocaulon paschale*, *Thamnozia vermicularis*. Общих для «В» стадии всех субсерий и «С»-стадии оказалось 29 видов.

В скальной субсерии доля общих видов для 6, «А» и «В» стадий составляет лишь 16%, но доля общих видов для «А» и «В» стадии здесь больше, чем в других субсериях (табл. 4.2.8). Наибольшее количество общих видов для стадий «А» и «В» отмечено в щебнистой субсерии.

Таблица 4.2.8

Изменение числа общих видов для стадий одной серии

Число видов	Субсерии			В-С
	Скальная	Мелкоземная	Щебнистая	
	Стадии			
	А-В	А-В	А-В	
Всего	29	26	32	29
Доля от числа видов в серии, %	38	25	26	-

Наиболее длинный сукцессионный ряд на скальном субстрате демонстрирует значительную перестройку видового состава сообществ. На «А» стадии происходит массовое внедрение видов, исчезает из сообществ не много видов (табл. 4.2.9). На «В» стадии солидным оказывается стабильное ядро (оставшиеся виды), количество новых и выпавших видов мало различается.

Сравнение соотношения вновь внедряющихся, исчезающих и сохраняющихся в составе сообществ при переходе от «А» к «В» стадии показывает, что ядро сообществ остается наиболее стабильным в скальной субсерии (табл. 4.2.9). При этом новых видов появляется мало, а доля исчезнувших видов в этой серии очень значительна. Доля сохраняющихся с предыдущей стадии видов в мелкоземной и щебнистой серии оказалась одинаковой. Очень велика доля вновь внедряющихся видов, особенно в

щебнистой серии. При этом в мелкоземной субсерии четверть видов исчезает, тогда как в сообществах щебнистой субсерии исчезающих видов сравнительно мало.

Таблица 4.2.9

Соотношение внедрившихся, перешедших с предыдущей сукцессионной стадии и исчезнувших из сообществ видов эпигейных лишайников

Число видов	Скальная		Мелкоземная	Щебнистая
	7*-А	8-В	В	В
Оставшиеся				
число видов	17	29	27	32
%	22	38	26	26
Новые				
число видов	35	21	45	76
%	45	27	43	62
Выпавшие				
число видов	5	23	26	15
%	7	30	25	12

стадии 1-6 см. в разделе 4.1

Таким образом, видовой состав сообществ «А» и «В» стадий наиболее стабилен в скальной субсерии, что может свидетельствовать о медленной трансформации условий среды в сравнении с другими субсериями.

Наибольшее число видов внедряется и наименьшее исчезает из сообществ в щебнистой субсерии. Это обеспечивается динамизмом субстрата, разнообразием условий для поселения лишайников.

Значительный «стартовый» набор видов в мелкоземной субсерии свидетельствует, что изначально условия для формирования эпигейных сообществ наиболее благоприятны – есть условия для относительно быстрой аккумуляции мелкозема и органических остатков, мелкозем и лишайниковая или мохово-лишайниковая дернина хорошо удерживают влагу. Но относительно быстрое формирование сообществ и однообразие условий среды ограничивает возможности для внедрения новых видов и способствует исключению значительной части видов из сообществ. Сохранение

стабильного ядра в сообществах «С»-стадии, отсутствие вновь появляющихся видов, продолжающийся «отсев» видов свидетельствуют, что общей закономерностью является снижение видового разнообразия сообществ эпигейных лишайников при стабилизации и улучшении условий среды. Это может также свидетельствовать о наличии конкурентных взаимоотношений между лишайниками того же порядка, как вытеснение всех иных видов *Cladina stellaris* в лесных сообществах (Магомедова, 1981, 1985б, 1994а, 1996, 2000; Магомедова, Морозова, 1994, 1998б).

Видовая насыщенность

Видовая насыщенность эпигейных сообществ низка и в ходе сукцессий изменяется мало (табл. 4.2.10).

Таблица 4.2.10

Изменение видовой насыщенности в эпигейных сообществах в ходе сукцессий, число видов/учетную площадку

Сукцессионные субсерии							
Скальная			Мелкоземная		Щебнистая		
Стадии							
6*	7-А	8-В	А	В	А	В	С
6±1 (1-6)	6±0.8 (4-10)	6±1.1 (4-12)	8±1.2 (2-12)	6±0.6 (4-10)	6±0.5 (2-10)	7±1.0 (4-12)	6±0.5 (3-8)

* стадии 1-6 см. в разделе 4.1

В скальной субсерии видовая насыщенность, выраженная средней величиной, не меняется, но минимальные и максимальные значения этого показателя последовательно увеличиваются и отражают увеличение видового разнообразия.

В мелкоземной серии можно отметить, как тенденцию, снижение видовой насыщенности. Возможно, в основе этого лежит более высокий уровень конкуренции.

В щебнистой субсерии изменение средней видовой насыщенности незначительно, но крайние значения показателя демонстрируют, с одной

стороны, рост видовой насыщенности, а с другой - его возможное сокращение за счет формирования моновидовых пятен и покровов. Здесь уместно заметить, что если в щебнистой субсерии формирование моновидовых пятен встречается часто, то в сообществах мелкоземной субсерии – редко.

Таким образом, при формировании сообществ эпигейных лишайников видовое разнообразие увеличивается. Это связано с изменением субстрата и гидротермического режима. Наибольшего разнообразия достигают сообщества, формирующиеся на щебне.

В процессе формирования эпигейных сообществ не выявлено последовательного внедрения в сообщества и смены морфологических типов и жизненных форм. Число лишайников всех морфологических типов увеличивается в ходе сукцессий.

Анализ изменения доли аркто-альпийских видов и соотношения видов, относящихся к разным экологическим группам, свидетельствует о том, что в наиболее жестких условия среды формируются сообщества эпигейных лишайников на скальном субстрате.

Наиболее разнообразные условия для формирования сообществ лишайников в щебнистой субсерии определяют высокий уровень их видового разнообразия. Сходство сообществ шестой стадии из скальной субсерии и стадии «А» из щебнистой за счет петрофильных лишайников.

Самые благоприятные условия для формирования сообществ эпигейных лишайников создаются на скоплениях мелкозема. При этом относительно быстрое формирование сообществ и однообразие условий среды ограничивает видовое разнообразие сообществ этой субсерии.

Кластерный анализ показал максимальное сходство видового состава сообществ стадии «В» в щебнистой и мелкоземной субсерии. Сообщества стадии «В» скальной субсерии демонстрируют значительную общность видового состава с сообществами первых стадий формирования эпигейных сообществ во всех субсериях.

Видовой состав сообществ завершающей сукцессионной стадии всех субсерий настолько единообразен, что дает основание для объединения сообществ в одну стадию (С). Значительное обеднение видового состава сообществ лишайниковых тундр на этой стадии связано как с «выравниванием» условий среды, так и с конкурентными отношениями между лишайниками.

Изменение покрытия

В сообществах эпигейных лишайников в ходе сукцессий происходит последовательный рост покрытия от стадии к стадии (табл. 4.2.11). Его рост определяется увеличением числа видов и особей. Нарушение в процесс увеличения покрытия вносят динамика субстрата, а также разрастание мхов и цветковых растений.

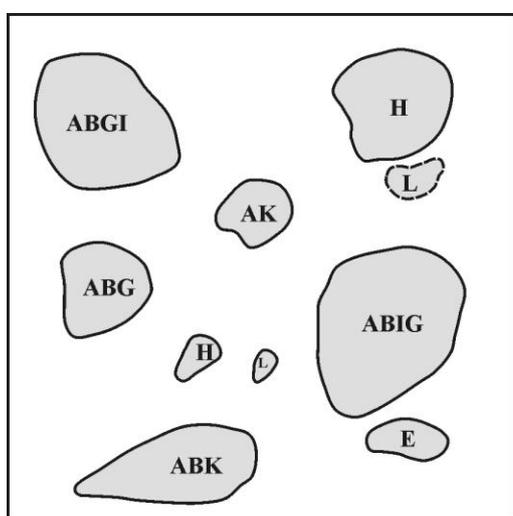
Таблица 4.2.11

Изменение покрытия эпигейных лишайников в ходе сукцессий, %

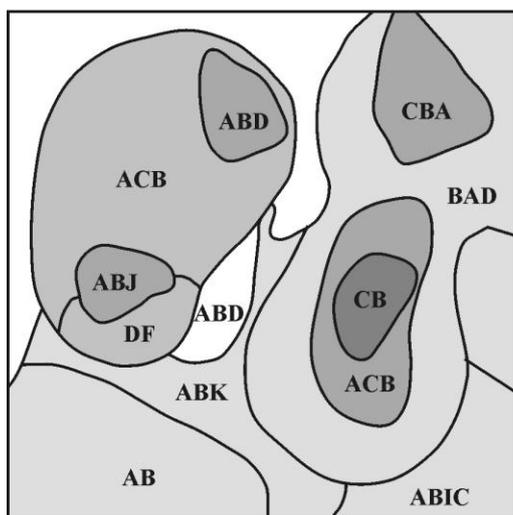
Морфологические типы и жизненные формы	Субсерии						
	Скальная			Мелкоземная		Щебнистая	
	Стадии						
	6*	7-А	8-В	А	В	А	В
Всего	30±4	40±7	80±9	60±6	90±10	30±4	75±10
Накипные	5	5	5	5	10	0	0
Листоватые	5	0	0	5	5	5	5
рассеченнолопастные	5	0	0	0	0	5	0
широколопастные	-	0	-	5	5	0	5
Кустистые	20±3	35±6	75±8	50±6	75±7	25±4	70±9
нитевидные	10	10	10	5	5	10	5
кустисто-лопастные	5	10	25	20	25	5	20
кустисто-разветвленные	3	10	30	20	35	10	30
шиловидно-сцифовидные	2	5	10	5	10	5	10
вздutosлоевидные	-	0	0	0	0	0	5

* стадии 1-6 см. в разделе 4.1

Наиболее быстро растет покрытие в сообществах щелнистой субсерии. Здесь обычно образуются множественные очаги зарастания. Постепенно формируется мозаика группировок с разным покрытием и доминантами. Смыкание пятен, перестройка внутри группировок в соответствии с меняющимися условиями (степенью подвижности субстрата, влажностью) приводит к формированию сплошного растительного покрова и постепенному уменьшению горизонтальной разнородности (рис. 4.2.2). В результате возникают сообщества, описанные нами выше как стадия «С», а ранее как девятая сукцессионная стадия (Магомедова, 1979, 1980а).



Сукцессионная стадия А



Сукцессионная стадия Б

- A** - *Cladina rangiferina*
- B** - *Cladina arbuscula*
- C** - *Cladina stellaris*
- D** - *Cetraria islandica*
- E** - *Cetraria laevigata*
- F** - *Stereocaulon paschale*
- G** - *Flavocetraria cucullata*
- H** - *Flavocetraria nivalis*
- I** - *Cladonia uncialis*
- J** - *Cladonia amaurocraea*
- K** - *Alectoria ochroleuca*
- L** - *Thamnolia vermicularis*

Рис. 4.2.2 Изменение горизонтальной структуры эпигейных сообществ щелнистой субсерии в ходе сукцессий

Накопление покрытия в скальной серии происходит чрезвычайно медленно на начальных стадиях б и А), затем лишайниковая и мохово-лишайниковая дернина разрастается относительно быстро, «наползая» по периферии на окружающие камни. В результате постепенно формируются сообщества с высоким покрытием, выраженным доминированием одного-двух видов в зависимости от условий местообитания. Иногда доминант определяется на начальных стадиях и не меняется, а во многих случаях происходит смена доминирования. Самый типичный случай – смена *Alectoria ochroleuca* в качестве доминанта на *Cladina mitis*, *C. rangiferina* и *C. arbuscula* (Магомедова, 1979, 1980а).

В сообществах мелкоземной субсерии скорость и характер разрастания зависит от условий отложения и накопления мелкозема. Общей и важнейшей чертой является то, что сообщества лишайников возникают в изначально благоприятных условиях – и в отношении субстрата, и в отношении увлажнения. Поэтому сразу появляются требовательные к условиям среды виды. Сообщества вначале обычно имеют один очаг разрастания, занимают очень небольшую площадь. Поэтому проникновение новых видов сразу лимитируется. В качестве доминантов обычно выступают те виды, которые доминируют и в сформированных сообществах. Увеличение площади происходит в результате разрастания лишайниковой или мохово-лишайниковой дернины по периферии. Сообщества, разросшиеся до границ, определенных локальными условиями, описаны выше как сообщества стадии «С», а ранее как сообщества девятой сукцессионной стадии (Магомедова, 1979, 1980а).

Покрытие сообществ всех сукцессионных стадий всех субсерий определяется покрытием кустистых лишайников (табл. 4.2.11).

В скальной субсерии в качестве инициатора сукцессии выступают нитевидные лишайники. Наибольший вклад в покрытие вносит *Alectoria ochroleuca*. Покрытие нитевидных лишайников в ходе сукцессий не изменяется не только в этой субсерии, но и в мелкоземной.

В сообществах щебнистой субсерии покрытие пионерных видов достаточно высокое, поскольку здесь сохраняются условия для их разрастания. С другой стороны, низкое общее покрытие на стадии «В» говорит о ее небольшом возрасте, а значит об относительно высокой скорости формирования сообществ лишайников на щебнистом субстрате.

Кустисто-лопастные лишайники увеличивают покрытие от стадии к стадии во всех субсериях, относительно большое покрытие имеют в стадии «В» скальной субсерии, где, очевидно, меньшее значение имеет конкуренция с видами *Cladina*. Более высокое покрытие лишайников этой группы на стадии «А» мелкоземной субсерии связано с благоприятностью условий для разрастания влаголюбивых *Cetrariella delisei* и *Cetraria islandica*, а также и *C. laevigata* и *Flavocetraria cucullata*.

Кустисто-разветвленные лишайники, прежде всего – представители рода *Cladina*, также последовательно увеличивают покрытие. Отметим, что покрытие их максимально в мелкоземной серии, что вполне соответствует их экологическим особенностям.

Шиловидно-сцифовидные виды, которые не создают большого покрытия, тем не менее, его последовательно увеличивают в сообществах всех субсерий. Безусловно, в сообществах разных стадий и субсерий разные виды и разное их количество вносят основной вклад в формирование покрытия (Приложение 4, табл. 4.7).

Вздutosлоевидные лишайники имеют значимое покрытие только в сообществах стадии «В», формирующихся на щебне (табл. 4.2.11).

Листоватые лишайники наименьшую роль в покрытии играют в сообществах скальной субсерии, являясь, практически, наследием эпилитных сообществ. Эпигейные листоватые лишайники не создают хоть сколько-нибудь значимого покрытия. В мелкоземной субсерии покрытие создают широколопастные формы, поселяющиеся исключительно на органических субстратах. В щебнистой субсерии на седьмой стадии наибольшее покрытие

имеют виды, которые растут на каменистом субстрате и мелкозем, а в восьмой – поселяющиеся на растительных остатках и почвах.

Покрытие накипных минимально в щебнистой субсерии в связи с подвижностью минерального субстрата и отсутствием органических субстратов, пригодных для заселения. Наибольшее покрытие зафиксировано в стадии «В» мелкоземной субсерии. Накипные лишайники осваивают органические субстраты, прежде всего – разрастающуюся моховую дернину. В скальной субсерии покрытие накипных лишайников не меняется, но происходит замещение литофильных видов на бриофильные. Увеличение видового разнообразия накипных лишайников на стадии «В» не сопровождается увеличением их покрытия. Это объясняется следующим образом. Рост разнообразия связан с увеличением разнообразия микроместообитаний и субстратов, смягчением гидротермического режима, но подвижность субстрата в щебнистой серии, отсутствие свободного места для разрастания в сообществах других серий ограничивают увеличение покрытия.

Тем не менее, общее покрытие от стадии «А» к стадии «В» достоверно увеличивается. При переходе к стадии «С» значимого увеличения покрытия не происходит. Этому мешает отсутствие доступного и подготовленного для заселения субстрата, динамичность субстрата, разрастание мхов и цветковых растений.

Изменение массы лишайников

Отмеченная тенденция к увеличению запасов массы от сообществ обнажений и россыпей до лишайниковых тундр (Магомедова, 1979, 1980а) в эпигейных сообществах реализуется следующим образом.

Наибольший запас массы лишайников отличает сообщества, формирующиеся на мелкозем (табл. 4.2.12). Минимальным запас оказался в сообществах стадии «А» скальной и щебнистой субсерии.

Изменение массы эпигейных лишайников в ходе сукцессий, г/м²

Сукцессионные субсерии						
Скальная			Мелкоземная		Щебнистая	
Стадии						
6	7-А	8-В	А	В	А	В
90±20	380±50	700±64	430±40	800±76	250±31	720±76

* стадии 1-6 см. в разделе 4.1

Наибольший вклад в формирование массы, безусловно, вносят кустистые лишайники. Изменение запасов массы широко распространенных видов показано на рисунке 4.2.3. Запас массы лишайников, составляющих основу сообществ, в ходе сукцессий увеличивается.

Мезофитные виды в сообществах щебнистой субсерии имеют меньшие запасы, чем в сообществах скальной. В ходе сукцессий разница увеличивается. В скальной субсерии они набирают массу быстрее. У ксероморфных *Alectoria ochroleuca* и *Flavocetraria cucullata* на стадии «В» разница невелика или отсутствует. Меньший прирост запаса массы пионерных видов в скальной субсерии мы связываем с быстрым увеличением ценотической роли видов *Cladina*.

Большой запас фитомассы *Alectoria ochroleuca* на стадии «А» на пироксенитах свидетельствует о длительности периода от момента поселения этого вида на поверхности породы до формирования лишайниковой тундры. Уменьшение запасов *A. ochroleuca* на стадии «В» происходит в связи с изменением структуры сообществ в ответ на изменение условий среды. Тем не менее, в стадии «В» в обеих субсериях вид играет значительную роль.

Таким образом, запас массы лишайников серийных сообществ растет от стадии к стадии. Структура запаса зависит от условий формирования сообществ и трансформируется в соответствии с трансформацией условий среды в соответствии с экологическими особенностями видов, прежде всего пионерных и доминантных.

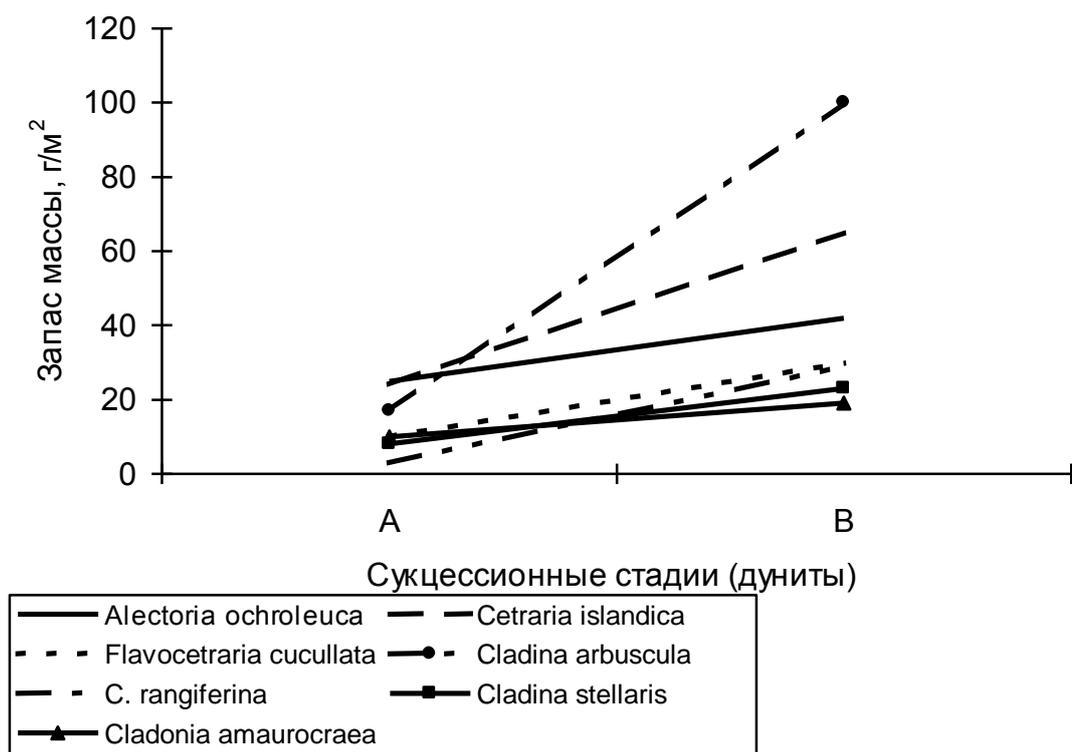
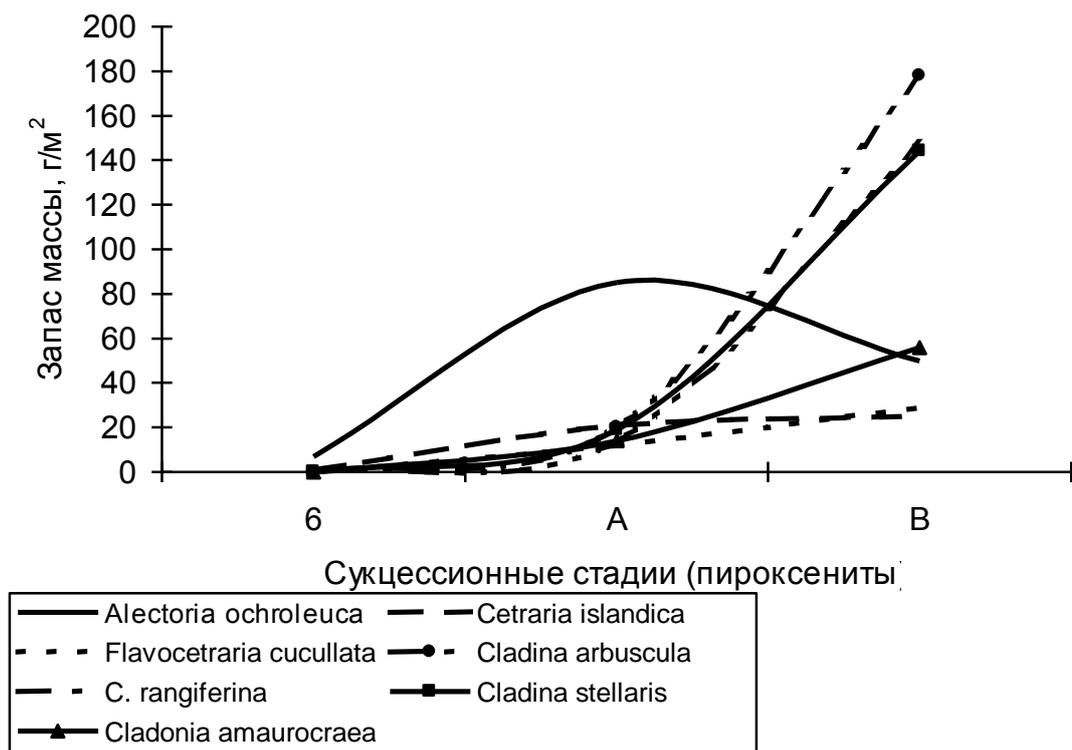


Рис. 4.2.3 Изменение запаса наиболее распространенных видов эпигейных лишайников в ходе сукцессий, г/м²

Изменение соотношения видов с разной ценотической ролью

Выделенные в соответствии с ценотической ролью доминанты и содоминанты представлены в рассматриваемых сукцессионных субсериях десятью видами (табл. 4.2.13). Напомним, что в эпилитных сообществах доминантную роль играли одиннадцать видов.

Таблица 4.2.13

Изменение числа видов эпигейных лишайников с разной ценотической ролью в ходе сукцессий

Ценотические группы	Субсерии						
	Скальная			Мелкоземная		Щебнистая	
	Стадии						
	6*	7-А	8-В	А	В	А	В
Доминанты и содоминанты	-	1	7	5	7	3	6
Константные	3	7	6	7	4	9	8
Сопутствующие	5	10	10	9	8	8	11
Редко встречающиеся	14	34	27	35	56	27	83

* стадии 1-6 см. в разделе 4.1

Количество доминантных видов растет от стадии к стадии во всех субсериях. Большая часть доминантов предыдущих стадий сохраняют доминирование в последующих. Примеры утраты доминирующей роли - *Alectoria ochroleuca* в щебнистой серии и *Cladonia uncialis* в мелкоземной. В наибольшей степени на стадии «А» выражено доминирование в субсерии сообществ, формирующихся на мелкоземе. Удельный вес доминантов растет только в скальной субсерии – с 2 до 14%. В мелкоземной и щебнистой субсериях он не меняется, составляя, соответственно, 9% и 6%.

Виды со статусом «константных» максимально представлены в щебнистой субсерии. Доля константных видов уменьшается от стадии к стадии, особенно в щебнистой субсерии (с 19 до 7%).

Набор доминантных и константных видов, определяющих структуру сообществ во всех субсериях практически одинаков, но количество их

различно. В стадии «А» скальной субсерии их меньше, чем в других субсериях (8). К восьмой стадии количество их возрастает до 13. В мелкоземной субсерии общее число доминантных и константных видов не увеличивается.

Сопутствующие виды (средняя встречаемость, низкое покрытие) максимальным количеством видов представлены на стадии «В» в щебнистой субсерии, а также на стадиях «А» и «В» в скальной субсерии. Меньше всего видов этой категории в мелкоземной субсерии, где сочетаются максимально благоприятные условия экотопа с выраженным с начала формирования сообществ доминированием лишайников рода *Cladina*.

Если в сообществах эпилитных лишайников численно преобладали сопутствующие виды, то в эпигейных сообществах видовое разнообразие серийных сообществ определяют редко встречающиеся виды (табл. 4.2.13). В эпилитных сообществах виды этой категории наибольшим числом представлены на шестой стадии, где субстрат практически утрачивает лимитирующее значение. В эпигейных сообществах максимальное количество редких видов представлено на стадии «В» на щебне. Очевидно, здесь имеют значение наличие свободной территории для заселения, растущая стабильность субстрата и его относительная подвижность, затрудняющая окончательную стабилизацию сообществ, разнообразие и постепенное улучшение условий увлажнения. В стадии «А» редко встречающихся видов немного. Это свидетельствует о значительном изменении условий среды при переходе от стадии к стадии в этой субсерии, а также о том, что именно в сообществах щебнистой субсерии создаются благоприятные условия для максимального числа видов.

Много редко встречающихся видов присутствует и в сообществах мелкоземной субсерии. Доля редких видов на стадии «В» составляет 75%, что лишь на 2% меньше, чем в щебнистой субсерии. Но разница в числе редко встречающихся видов между стадиями в этой субсерии не столь значительна.

Еще меньше редко встречающихся видов в сообществах скальной субсерии. Число их увеличивается при переходе от шестой стадии к стадии «А». Но при переходе от стадии «А» к стадии «В» число видов с очень низкой встречаемостью уменьшается. Очевидно, что на шестой стадии происходят значимые изменения – совершается переход от эпилитных сообществ к эпигейным. Затем изменения в условиях среды и в сообществах происходят медленно, а складывающиеся ценотические отношения и проявление доминирования препятствуют проникновению новых видов.

Для эпилитных лишайников показана связь числа сукцессионных стадий, на которых представлен вид с его ценотическим статусом. Эпигейные лишайники подтверждают эту тенденцию во всех трех сукцессионных субсериях (табл. 4.2.14). Немногочисленные доминантные и почти все константные виды встречаются в сообществах трех стадий. Сопутствующие виды, встречающиеся в сообществе одной и двух стадий, в скальной серии делятся поровну. Чуть больше таких видов встречаются на одной стадии в мелкоземной субсерии, а в щебнистой стадии таких видов большинство. Большая часть редко встречающихся видов всех субсерий зарегистрирована в сообществах на одной стадии.

Таблица 4.2.14

Количество стадий, на которых представлены эпигейные лишайники разного ценотического статуса

Ценотические группы	Субсерии					
	Скальная		Мелкоземная		Щебнистая	
	Количество стадий					
	1	2	1	2	1	2
Доминанты и содоминанты	-	7	-	9	-	8
Константные	-	8	1	5	1	9
Сопутствующие	5	5	6	4	9	1
Редко встречающиеся	38	10	70	10	70	24

* стадии А и В, без б и С

Поскольку доминантные и константные виды являются общими для всех субсерий и всех стадий, специфику стадий и субсерий характеризуют прежде всего многочисленные и дифференцированные по стадиям редко встречающиеся виды.

То, что в сообществах щебнистой субсерии встречающихся на двух стадиях видов больше, чем в других субсериях может свидетельствовать о менее глубокой трансформации среды в ходе сукцессий в этой субсерии.

Минимальное количество видов, представленных в сообществах двух стадий мелкоземной субсерии могут свидетельствовать об их разобщенности. Природа этой разобщенности – изменение в условиях увлажнения и образование обогащенного органикой и органического субстрата.

Небольшое количество редко встречающихся видов в скальной субсерии может свидетельствовать о том, что условия для роста многих видов неблагоприятны. Большое число редко встречающихся видов на стадии «А» говорит о том, что большая часть встречающихся на одной стадии видов – это те, что связаны со скальным субстратом. В следующих стадиях они исчезают.

Таким образом, если большое количество редко встречающихся видов в мелкоземной и щебнистой субсериях связано с прогрессивным изменением условий среды, то в скальной субсерии эти виды представляют собой некий «реликтовый» компонент. Это еще раз подчеркивает медленную трансформацию среды в скальной субсерии. Редко встречающиеся виды обращают сообщества мелкоземной и щебнистой субсерий в будущее, а скальной – в прошлое.

Вышеизложенное позволяет предположить, что на скальном субстрате сукцессионные изменения происходят медленно, на мелкоземе - быстрее и с резким изменением условий среды, а на щебне условия среды наиболее разнообразны, изменения их наименее глубоки и сукцессионные изменения происходят быстро.

4.2.3. Различия сукцессионного процесса на разных горных породах

Наиболее важными свойствами горных пород для формирования лишайникового покрова являются скорость выветривания и характер продуктов выветривания.

Щебнистая субсерия. Дуниты и сланцы

Относительно быстрое разрушение монолитной породы до щебня характерно для дунитов и сланцев. На этих породах процесс формирования эпилитных сообществ прерывается разрушением породы. Формирование лишайниковых тундр на щебне, как отмечалось выше, является новообразованием. Относительно быстрое разрушение щебня и накопление мелкозема создают условия для формирования почвы. Процессы заселения растительностью задерживаются подвижностью субстрата и зависят от условий увлажнения. Отличие этой субсерии, как отмечалось выше, состоит в том, что условия среды наиболее разнообразны, изменения их наименее глубоки и сукцессионные изменения происходят быстро.

Продукты выветривания дунита отличаются токсичностью и высокой водопроницаемостью (Горчаковский, 1975). Щебень разрушается относительно медленно, поэтому и стабилизация субстрата происходит медленно. Это ограничивает набор видов и замедляет процессы почвообразования.

Щебень сланцев разрушается очень быстро, продукты его разрушения отличаются очень высокой влагоемкостью. Стабилизация субстрата на этой породе происходит быстрее.

Различия в скорости и характере выветривания, в обеспеченности влагой сказываются, прежде всего, на видовом разнообразии сообществ сукцессионных стадий.

На дунитах в стадии «А» зарегистрировано 22 вида, в восьмой – 36. 53% видов являются общими для двух стадий. При переходе от стадии «А» к стадии «В» исчезает 2 вида, появляется вновь 16. Увеличение числа видов составило 14 видов или 37% от общего их числа на этой породе.

На сланцах в стадии «А» зарегистрировано 44 вида, в восьмой – 103. 27% видов являются общими для двух стадий. При от стадии «А» к стадии «В» исчезает 13 видов, появляется вновь 72. Увеличение числа видов составило 59 видов или 51% от общего их числа на этой породе.

Небольшое количество видов, которые исчезают из сообществ, формирующихся на дунитах при переходе к сукцессионной стадии «В», значительная общность видового состава стадий «А» и «В» и относительно низкий прирост числа видов свидетельствуют о том, что условия среды изменились мало. Очевидно, на сланцах трансформация структуры сообществ происходит на фоне более значительных изменений среды.

Таблица 4.2.15

Сравнение ценотических показателей сообществ сукцессионных стадий щебнистой субсерии на дунитах и сланцах

Ценотические показатели	Дуниты		Сланцы	
	А	В	А	В
Видовая насыщенность	4±0.5 (3-6)	7±1 (1-9)	6±0.7 (3-8)	8±0.8 (5-12)
Покрытие, %	12±2	53±6	40±5	80±7
Масса, г/м ^{2*}	70±15	250±40	200±30	600±80
Доминанты	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>	<i>Alectoria ochroleuca</i> <i>Cetraria laevigata</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>	<i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>	<i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>

Низкое проективное покрытие и масса лишайников в сообществах стадии «А» на дунитах может свидетельствовать о менее благоприятных условиях формирования, а значительно большее «накопление» покрытия лишайников к стадии «В» о большей длительности переходного периода (табл. 4.2.15). Набор доминантов говорит об ограниченном увлажнении, а

также о каменистости и подвижности субстрата. Низкое покрытие на стадии «В» в значительной степени является следствием сохранения подвижности субстрата.

Сообщества лишайниковых тундр на сланцах формируются в более благоприятных условиях. Состав доминантов и наличие в сообществах стадии «В» множества бореальных мезофитов свидетельствуют о хорошем увлажнении, высокое покрытие – о быстрой стабилизации субстрата.

Амфиболит, кварцит, пироксенит, гранит, габбро

Медленное выветривание таких пород как кварцит, гранит, габбро, пироксенит, амфиболит приводит к тому, что на их поверхности, как было показано выше, в течение долгого времени формируются сообщества эпилитных лишайников. Развитие этих сообществ связано с трансформацией горной породы, но лимитирующая роль субстрата в ходе сукцессий ослабляется, на поверхности пород появляются кустистые лишайники и литофильные мхи, инициирующие постепенное формирование лишайниковой тундры. Скопления мелкоземистых продуктов выветривания этих пород служат субстратом для поселения лишайников и мхов, разрастание которых также приводит к формированию лишайниковых тундр.

Рассмотрим различия в процессах формирования лишайниковых тундр на поверхности камней и на скоплениях мелкозема на пироксенитах, габбро, гранитах, амфиболитах и кварцитах.

Скальная субсерия

В скальной субсерии наибольшим видовым разнообразием отличаются пироксениты (табл. 4.2.16). Значительная доля общих для двух стадий видов, очевидно, может свидетельствовать о значительной общности условий. При этом изменения в видовом разнообразии на пироксенитах «равновесны» - равное количество видов исчезает и появляется при переходе от стадии «А» к стадии «В». Для всех других пород характерно увеличение видового разнообразия, особенно значительное для сообществ, формирующихся на

кварцитах. Наименьшая доля общих для двух сукцессионных стадий видов оказалась на кварцитах и габбро. Различия в наборе видов говорят о различиях в условиях и о значительном их преобразовании от стадии к стадии. При этом на габбро и кварцитах потери видов не происходит. Это подтверждает значимую трансформацию условий среды, делающую возможным расширение набора видов. Интересно, что в скальной субсерии наименьшая доля видов от зарегистрированных на породе оказалась на пироксенитах и амфиболитах, тогда как для отличающихся ограниченным набором видов кварцитов и габбро эта доля намного выше.

Таблица 4.2.16

Изменение видового разнообразия эпигейных лишайниковых сообществ в ходе сукцессий в скальной субсерии на пяти горных породах

Показатели разнообразия	Горные породы				
	Пироксенит	Габбро	Гранит	Амфиболит	Кварцит
Всего видов	63(63)*	29(73)	43(64)	48(64)	35(71)
на стадии А	45	23	31	31	21
на стадии В	45	29	37	39	35
Общих для стадий, %	27	23	25	24	21
исчезают	18	0	6	7	0
появляются	18	6	12	15	14
Изменение числа видов	0	6(21)**	6(14)	8(17)	14(40)

* в скобках – в % от числа видов на породе

** в скобках – в % от числа видов на породе в субсерии

Видовая насыщенность растет в сообществах на всех породах. Самый значительный рост отмечен на амфиболитах (табл. 4.2.17).

Покрытие видов от стадии «А» к стадии «В» значительно увеличивается на всех породах. Самое высокое покрытие в стадии «А» отмечено на пироксенитах и амфиболитах. Но увеличение покрытия от стадии «А» к стадии «В» на этих породах (30%) ниже, чем на трех остальных – габбро, гранитах и кварцитах (40%).

Таблица 4.2.17

Сравнение ценотических показателей сообществ сукцессионных стадий скальной субсерии на пяти горных породах

Ценотические показатели	Пироксениты		Габбро		Граниты		Амфиболиты		Кварциты	
	Стадии									
	А	В	А	В	А	В	А	В	А	В
Видовая насыщенность	6±0.8 (4-10)	8±1 (4-12)	4±0.5 (2-5)	6±0.7 (3-8)	4±0.5 (2-6)	7±0.8 (4-10)	3±0.4 (1-5)	7±0.6 (5-10)	4±0.4 (2-5)	6±0.7 (3-8)
Покрытие	45±5	80±10	30±4	70±9	35±5	75±9	40±5	75±9	25±4	65±7
Масса	125±20	700±80	90±10	400±50	112±15	550±65	175±20	650±70	75±9	300±45
Доминанты	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria laevigata</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>C. laevigata</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>C. laevigata</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>	
	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria laevigata</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>C. laevigata</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>	
	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria laevigata</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria laevigata</i> , <i>Stereocaulon alpinum</i>	
	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria laevigata</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria laevigata</i> , <i>Stereocaulon alpinum</i>	
	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria laevigata</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria laevigata</i> , <i>Stereocaulon alpinum</i>	

Наибольшую массу на стадии «А» имеют сообщества, формирующиеся на амфиболитах, на восьмой стадии – на пироксенитах. Наибольшее увеличение массы лишайников в ходе сукцессии происходит на пироксенитах. Наименьший запас массы лишайников в этой субсерии создается на кварцитах (табл. 4.2.17).

Набор доминантов свидетельствует, что наиболее благоприятные условия в стадии «А» имеют сообщества лишайников на пироксенитах и амфиболитах. Значительное расширение группы доминантных видов на стадии «В» свидетельствует о значительном смягчении условий среды на всех породах. Тем не менее, по составу доминантов можно отметить, что на кварцитах остаются неблагоприятными условия увлажнения. Интересно, что в стадии «В» на амфиболитах и габбро исчезает пионерный вид *Alectoria ochroleuca*. На амфиболитах он утрачивает доминирующую роль на фоне увеличивающегося разнообразия доминантных видов, а на габбро, очевидно, в связи с ослаблением его пионерной роли и формированием мохово-лишайниковой дернины. Отметим, что именно для габбро, а также для пироксенитов характерно формирование плотного мохово-лишайникового покрова. Доминирующим видом среди мхов является *Racomitrium lanuginosum*.

Таким образом, можно предположить, что различия в условиях формирования сообществ эпигейных лишайников на поверхности горных пород связаны с твердостью породы и условиями увлажнения. Недостаточное увлажнение, очевидно, характерно для пироксенита и кварцита. Более мягкий режим увлажнения имеют габбро и граниты. Большая твердость породы ограничивает развитие сообществ на кварцитах и габбро. Твердость породы, очевидно, имеет значение для инициации сукцессии – возможности закрепления лишайников на поверхности породы. Другая сторона – твердые породы выветриваются медленно, медленно увеличивается определяющая водоудерживающую способность породы

пористость, скорость образования и объем мелкозема на этих породах меньше.

Мелкоземная субсерия

Сообщества сукцессионных стадий мелкоземной субсерии отличаются от сообществ скальной субсерии более высоким видовым разнообразием (табл. 4.2.18, 4.2.19). На габбро все виды, зарегистрированные на этой породе, отмечены в сообществах мелкоземной серии, более 90% всех видов отмечены в этой субсерии на кварцитах. Наименьшее число видов, из зарегистрированных на породах, представлено на пироксенитах и гранитах, но и в этом случае процент предпочитающих мелкозем видов выше, чем видов, отмеченных в скальной субсерии.

Таблица 4.2.18

Изменение видового разнообразия эпигейных лишайниковых сообществ в ходе сукцессий в мелкоземной субсерии на пяти горных породах

Показатели разнообразия	Горные породы				
	Пироксенит	Габбро	Гранит	Амфиболит	Кварцит
Всего видов	74(74)*	41(100)	49(73)	66(88)	46(94)
на стадии А	50	28	37	44	32
на стадии В	49	33	49	43	35
Общих для стадий, %	34	49	49	32	46
исчезают	25	8	13	23	11
появляются	24	13	25	22	14
Изменение числа видов	-1	5(12)**	12(24)	-1	3(7)

* в скобках – в % от числа видов на породе

** в скобках – в % от числа видов на породе в субсерии

Наибольшее видовое разнообразие, наименьшая доля общих для двух стадий видов, тенденция к уменьшению общего числа видов отмечены на пироксенитах и амфиболитах. Очевидно, условия формирования сообществ лишайников здесь благоприятны и быстро изменяются. Наибольшее увеличение числа видов зафиксировано на гранитах. Это может означать, что

условия для формирования сообществ лишайников на скоплениях мелкозема на этой породе значительно и относительно быстро меняются. Соответственно, то, что меньше всего новых видов появляется на кварцитах, свидетельствует о том, что условия здесь неблагоприятны. Вероятно потому, что здесь образуется очень мало мелкозема. Видовая насыщенность самая высокая в сообществах как седьмой, так и восьмой стадии на пироксенитах; самая низкая – на габбро и кварцитах. В сравнении с сообществами скальной серии видовая насыщенность выше в мелкоземной серии на пироксенитах и амфиболитах.

Самые высокое покрытие имеют сообщества на пироксенитах и гранитах – и на «А», и на «В» стадии. Самое низкое покрытие имеют сообщества на кварцитах. Прирост покрытия составляет 35-40% (наибольший - на гранитах).

Сообщества мелкоземной субсерии на обеих стадиях на всех породах имеют несколько большее покрытие, чем сообщества скальной субсерии. Статистически достоверные отличия установлены в покрытии сообществ в двух субсериях на «А» стадии на габбро, гранитах и кварцитах (табл. 4.2.19).

На всех породах в ходе сукцессий происходит накопление массы лишайников. Как и в скальной субсерии, наиболее значительным запасом отличаются сообщества, формирующиеся на пироксенитах. Здесь же самое значительное накопление массы. Наименьший запас массы лишайников также создается на кварцитах.

Сообщества мелкоземной серии на обеих стадиях на всех породах имеют больший запас массы лишайников, чем сообщества скальной субсерии. Статистически достоверные отличия установлены в запасе массы лишайников в двух субсериях на седьмой стадии на всех породах и в сообществах восьмой стадии на кварцитах. Это означает, что сукцессионные изменения увеличивают сходство сообществ эпигейных лишайников и подтверждает корректность выделения общей стадии «С», когда различия в экологических режимах становятся более важными, нежели свойства пород.

Таблица 4.2.19

Сравнение ценотических показателей сообществ сукцессионных стадий пяти горных породах (мелкоземная субсерия)

Ценотические показатели	Пироксениты		Габбро		Граниты		Амфиболиты		Кварциты	
	Стадии									
	А	В	А	В	А	В	А	В	А	В
Видовая насыщенность	6±0.8 (4-10)	9±1 (6-12)	4±0.3 (3-5)	6±0.5 (4-8)	4±0.6 (2-7)	8±0.9 (6-11)	3±0.4 (1-5)	7±0.6 (5-10)	4±0.4 (2-6)	6±0.5 (4-8)
Покрытие	50±6	85±10	40±4	80±10	50±6	85±10	45±5	80±9	40±5	75±8
Масса	325±40	850±90	120±15	500±60	200±25	600±70	250±20	700±70	100±11	400±50
Доминанты	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria laevigata</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>	
	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>	
	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>	
	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>		<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Cladina mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>	

Число доминантов во всех сообществах в ходе сукцессий увеличивается, особенно на габбро и гранитах, где на стадии «А» в качестве доминантов фигурировали лишь *Alectoria ochroleuca* и *Cetraria islandica*. На стадии «В» на всех породах доминирование переходит к лишайникам рода *Cladina*. В числе доминантов появляется *C. stellaris*. Состав доминантов в сообществах мелкоземной субсерии более разнообразен, чем в сообществах скальной субсерии. Это, безусловно, является следствием менее жестких условий формирования сообществ на мелкоземе. Подтверждением этого можно считать и появление в качестве доминанта уже на стадии «А» в мелкоземной субсерии на амфиболитах *C. rangiferina*.

Таким образом, характер выветривания горной породы определяет характер сукцессионного процесса, ведущего к формированию лишайниковых тундр. В ходе сукцессий во всех сукцессионных субсериях на всех породах происходит увеличение видового разнообразия, покрытия и запаса массы лишайников.

Скорость процесса формирования сообществ эпигейных лишайников на первых стадиях определяется скоростью выветривания пород и накопления продуктов выветривания.

По мере трансформации субстрата и развития лишайниковых сообществ все большее значение приобретает режим увлажнения (см. также: Kershaw, Larsen, 1974). Режим увлажнения оказывается более благоприятным на тех породах, где больше скопления мелкозема и хорошо развита моховая дернина, аккумулирующая влагу (в нашем случае – на пироксенитах). Установлено, что в ясную погоду вечером влажность «моховой массы» в высокогорьях Северного Урала составляет 186-220%, а влажность мелкозема – 7-18% по отношению к сухому весу (Матвеев, 1966). На породах, где продукты выветривания обладают высокой водопроницаемостью, мелкозема значительно меньше, моховая дернина отсутствует, худшее увлажнение препятствует развитию сообществ эпигейных лишайников (дуниты, кварциты).

Состав и структура сообществ на одной и той же породе в разных субсериях значительно сближается в ходе сукцессий. Это свидетельствует о том, что способ формирования лишайниковых тундр отходит на второй план. На заключительной стадии следует закономерное нивелирование различий, связанных с особенностями горных пород.

4.2.4. Высотные особенности сукцессионного процесса

Исходя из описанных в главе 3 различий в распространении видов с высотой, отражающих изменения гидротермического режима, следует предположить, что и формирование сообществ эпигейных лишайников на разной высоте над уровнем моря будет иметь некоторые различия.

Для выявления высотных особенностей сукцессионного процесса сравнивали состав и структуру сообществ, относящихся к разным сукцессионным стадиям и субсериям, а также соотношение сообществ разных сукцессионных стадий на высотных профилях.

Видовое разнообразие

Видовое разнообразие эпигейных лишайников с высотой снижается (табл. 3.4.11). Соответственно, значительно снижается с высотой число видов в серийных сообществах, особенно в сообществах стадии «А» скальной субсерии, где условия среды наиболее жестко ограничивают набор видов (табл. 4.2.20). В сообществах мелкоземной субсерии наиболее разнообразны сообщества стадии «В» в нижней части пояса горных тундр. Высоким разнообразием отличаются сообщества в центральной части горно-тундрового пояса.

С высотой уменьшается количество общих для двух субсерий видов, особенно в сообществах стадии «А» (табл. 4.2.20). Наибольшее число общих для двух субсерий видов сосредоточено на первых двух высотных ступенях.

Изменение видового разнообразия эпигейных лишайников в сукцессионных стадиях скальной и мелкоземной субсерий с высотой

Субсерия	Всего в серии	Высотные ступени					
		1100		1300		1500	
		Сукцессионные стадии					
		А	В	А	В	А	В
Скальная	71	39(55)*	31(44)	29(41)	26(37)	7(10)	17(24)
Мелкоземная	103	31(30)	49(48)	36(35)	31(30)	19(18)	24(23)
Число общих видов для двух серий	51	21	17	18	14	4	14

* в скобках - доля от числа видов в субсерии, %

Выделено десять вариантов изменения положения видов в системе «стадия - субсерия - высотная ступень». Значительное количество видов может быть встречено на всех высотах, но немногие виды встречаются на всех высотных ступенях в сообществах всех стадий. В скальной субсерии такой вид один - *Cetraria islandica*, в мелкоземной – четыре (*Cetraria islandica*, *Cladina mitis*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria cucullata*).

С высотой снижается количество общих для стадий «А» и «В» видов в скальной субсерии (табл. 4.2.21). Наименьшую общность демонстрируют сообщества нижней и верхней высотных ступеней. В сообществах мелкоземной субсерии, где условия много мягче, снижения числа общих видов не происходит.

Выделено десять вариантов изменения положения видов в системе «стадия - субсерия - высотная ступень». Значительное количество видов может быть встречено на всех высотах, но немногие виды встречаются на всех высотных ступенях в сообществах всех стадий. В скальной субсерии такой вид один - *Cetraria islandica*, в мелкоземной – четыре (*Cetraria islandica*, *Cladina mitis*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria cucullata*).

С высотой снижается количество общих для стадий «А» и «В» видов в скальной субсерии (табл. 4.2.21). Наименьшую общность демонстрируют

сообщества нижней и верхней высотных ступеней. В сообществах мелкоземной субсерии, где условия много мягче, снижения числа общих видов не происходит.

Таблица 4.2.21

Изменение количества общих для сукцессионных стадий А и В видов с высотой

Субсерия	Высотная ступень		
	1100	1300	1500
Скальная	16	13	5
Мелкоземная	13	14	13

Значительное количество видов встречается только в сообществах одной из сукцессионных стадий в одном высотном поясе. Максимальное число таких видов сосредоточено в нижней части горно-тундрового пояса – в скальной субсерии на седьмой стадии, а в мелкоземной – на восьмой. В мелкоземной субсерии это связано с присутствием большого количества бореальных мезофитов из лесного пояса. В скальной субсерии относительно благоприятный гидротермический режим позволяет многим видам проникнуть в сообщества с неустановившимися ценотическими отношениями.

Основной тенденцией является переход с увеличением высоты над уровнем моря из сообществ стадии «А» в сообщества стадии «В». В скальной субсерии такой переход зарегистрирован для двадцати видов, в мелкоземной – для пятнадцати. Многие виды с увеличением высоты над уровнем моря исчезают из сообществ скальной субсерии, появляясь в сообществах мелкоземной серии, чаще на стадии «А».

Видовая насыщенности достоверно меньше в сообществах стадии «А» обеих субсерий и в сообществах стадии «В» скальной субсерии в холодных гольцовых пустынях (табл. 4.2.22).

Таким образом, с увеличением высоты над уровнем моря происходит значительное обеднение видового разнообразия сообществ всех стадий как скальной, так и мелкоземной субсерии. Поскольку эпигейные сообщества скальной субсерии формируются в более жестких условиях среды, увеличение высоты над уровнем моря вызывает более значительные изменения в их видовом составе.

Таблица 4.2.22

Изменение с высотой над уровнем моря видовой насыщенности и покрытия в сообществах эпигейных лишайников на сукцессионных стадиях А и В в скальной и мелкоземной субсериях

Субсерия	Высотные ступени					
	1100		1300		1500	
	Сукцессионные стадии					
	А	В	А	В	А	В
Видовое разнообразие						
Скальная	6±0.5	8±1.0	6±0.8	6±0.5	2±0.5	3±0.4
Мелкоземная	8±0.9	9±1.1	8±0.9	6±0.5	4±0.8	6±0.5
Покрытие						
Скальная	55±6	90±10	45±5	80±9	30±4	70±7
Мелкоземная	65±5	90±8	50±6	85±8	40±4	80±7

Покрытие

Выявлено достоверное снижение покрытия в сообществах стадии «А»: в скальной субсерии в поясе холодных гольцовых пустынь, а в мелкоземной субсерии - в центральной части пояса горных тундр (в сравнении с нижней его частью) (табл. 4.2.22).

Мы связываем снижение покрытия в сообществах скальной субсерии с резким уменьшением видового разнообразия и замедлением сукцессионного процесса в жестких условиях среды на больших высотах. На стадии «В» эти изменения, очевидно, компенсируются. Уменьшение видового разнообразия – выпадение многих бореальных видов, заходящих горные тундры из нижележащих поясов, а также менее благоприятный гидротермический

режим имеют следствием снижение разнообразия и покрытия лишайников в мелкоземной субсерии.

Доминирование

В сообществах скальной субсерии в стадии «А» на верхней высотной ступени выраженное доминирование имеет только *Cetraria islandica*. В сообществах мелкоземной субсерии к ней присоединяется *Alectoria ochroleuca*. В сообществах стадии «В» в скальной субсерии на верхней высотной ступени доминируют *Cetraria islandica*, *Alectoria ochroleuca*, иногда встречаются пятна *Cetrariella delisei* и *Flavocetraria cucullata*. В мелкоземной субсерии набор доминантов более разнообразен – к *Cetraria islandica*, *Alectoria ochroleuca* и *Flavocetraria cucullata* присоединяется *Cetraria laevigata*. Пятнами в моховой дернине встречаются *Flavocetraria nivalis* и *Cladonia uncialis*.

В центральной и нижней части пояса горных тундр набор доминантов расширяется на всех стадиях в обеих субсериях. В сообществах стадии «В» повсюду доминируют лишайники рода *Cladina* (*C. arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*). В сообществах стадии «А» их доминирование менее выражено – в качестве доминантов могут выступать *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, а иногда - *Cladonia uncialis*, *Stereocaulon paschale* и даже *S. alpinum* (в сообществах скальной субсерии).

Таким образом, состав доминантов разнообразен в сообществах всех стадий в обеих субсериях в пределах пояса горных тундр. В поясе холодных гольцовых пустынь набор доминантов ограничен, особенно в сообществах сукцессионной стадии «А». Несколько большим разнообразием отличаются сообщества сукцессионной стадии «В» в мелкоземной субсерии.

Таким образом, высота над уровнем моря оказывает значительное воздействие на формирование лишайниковых тундр.

С увеличением высоты над уровнем моря происходит уменьшение видового разнообразия сообществ сукцессионных субсерий. Наибольшие

изменения в видовом составе, наборе видов-доминантов, покрытии характерны для сообществ скальной субсерии.

Более острая реакция на изменение высоты над уровнем моря всех ценологических показателей, «переход» многих видов из сообществ скальной субсерии в сообщества мелкоземной субсерии подтверждает, что эпигейные сообщества скальной субсерии формируются в более жестких условиях среды, чем сообщества на скоплениях мелкозема, и демонстрирует правомерность выделения двух сукцессионных субсерий.

4.2.5. Изменение сукцессионного процесса в широтном градиенте

Известно, что в экстремальных условиях (климатических или на экстремальных субстратах) меняется количество стадий и время их прохождения. Например, на архипелаге «Земля Франца Иосифа» в местах долгого лежания снега растительность представлена группировкой из единичных слоевищ трех видов лишайников (Александрова, 1964), а на морене ледника ИГАН на Полярном Урале в возрасте 500 лет описана синузия из двух видов пионерных лишайников без признаков изменения (Мартин, 1987). Поэтому мы обратили внимание на широтные особенности сукцессионного процесса.

Проанализировали особенности формирования лишайниковых тундр на Северном, Приполярном и Полярном Урале в центральной части пояса горных тундр.

Видовое разнообразие во всех субсериях в сообществах обеих стадий снижается с юга на север (табл. 4.2.23). Минимальной оказалась разница в числе видов в сообществах стадии «В» щебнистой субсерии. Значительные различия в числе видов характерны для скальной субсерии, особенно первых ее стадий.

Самой важной закономерностью широтных изменений в сообществах эпигейных лишайников оказалось снижение ценологической роли лишайников

рода *Cladina* в арктических высокогорьях и повышение обилия и покрытия целого ряда видов в ответ.

Таблица 4.2.23

Изменение видового разнообразия эпигейных лишайников в ходе сукцессий на разных широтных отрезках Уральского хребта (в числителе – количество видов, в знаменателе – доля от числа видов в стадии, %)

Широтный отрезок Уральского хребта	Субсерии						
	Скальная			Мелкоземная		Щебнистая	
	Стадии						
	6*	7-А	8-В	А	В	А	В
Северный Урал	22/100	50/96	50/10 0	53/95	70/93	43/91	92/85
Приполярный Урал	19/86	46/88	47/94	43/77	61/81	41/87	85/79
Полярный Урал	13/59	32/62	40/80	40/71	65/87	34/72	86/80

* стадии 1-6 см. в разделе 4.1

В Приложении 4, таблице 4.8 показано изменение обилия некоторых широко распространенных видов эпигейных лишайников в сообществах сукцессионных стадий в бореальных и арктических высокогорьях. Анализ показывает, что лишайники рода *Cladina* (*C. arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*) снижают обилие: особенно резко *C. stellaris*, слегка и только в мелкоземной серии *C. rangiferina*.

В арктических высокогорьях явно снижается также обилие *Alectoria ochroleuca*. Особенно отчетливо это видно в скальной субсерии. Интересно, что в мелкоземной субсерии относительно высокое обилие этот вид имеет в стадии «А» мелкоземной субсерии, где условия мягче, чем в скальной субсерии, а уровень конкурентных отношений, а также увлажнения ниже, чем в сообществах стадии «В». Это еще раз подчеркивает неслучайный характер снижения ценотической роли этого вида в сообществах холодных гольцовых пустынь и арктических тундр (Магомедова, 1991; 2002б; Магомедова и др., 1993).

Снижает обилие в арктических высокогорьях *Cetraria islandica*. Максимум распространения этого вида приходится на Приполярный Урал, где она формирует монолитные покровы с высоким запасом массы (Магомедова и др., 1997).

Остальные двадцать видов увеличивают обилие в арктических высокогорьях. В обеих субсериях увеличивают обилие *Alectoria nigricans*, *Cetrariella delisei*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia cornuta*, *C. coniocraea*, *C. macroceras*, *C. uncialis*, *Stereocaulon alpinum*, *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*, *Asahinea chrysantha*. Особенно резко увеличивают обилие в скальной субсерии *Cladonia cornuta*, *C. coniocraea*, *Thamnolia vermicularis*, а в мелкоземной - *Cladonia uncialis*. Только в мелкоземной субсерии увеличивают обилие *Cladonia coccifera*, *Sphaerophorus fragilis*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphthosa* и *Ochrolechia grimmiae*.

Не изменяют обилия и ценотического статуса широко распространенные *Flavocetraria cucullata* и *Cladonia amaurocraea*.

Широтные 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*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon paschale*, *S. alpinum*, *Cladonia uncialis*.

Значительно меняется характер проявления доминирования. В бореальных высокогорьях чаще образуются моновидовые покровы и сообщества с выраженным доминированием одного-двух видов. В Арктике чаще встречаются полидоминантные сообщества.

Таким образом, в сообществах всех сукцессионных субсерий при движении к северу отмечено снижение видового разнообразия. 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 индикатором стадии развития сообщества может служить ценотическая роль пионерных видов, а наиболее надежным критерием сукцессионной продвинутойности сообществ - совокупная доля лишайников рода *Cladina*. В сообществах холодных гольцовых пустынь бореальных высокогорий, а также в арктических высокогорьях использование этих критериев оказывается затруднительным. Важнейшим ценотическим признаком, индицирующим стадию и характеризующим динамическое состояние, очевидно, может быть видовое разнообразие.

Заключение

Формирование сообществ эпигейных лишайников тесно связано с характером субстрата и его изменениями. Формирование лишайниковых тундр идет вслед за преобразованием субстрата – выветриванием и разрушением горных пород, накоплением мелкозема.

Формирование лишайниковых тундр происходит тремя способами:

в результате разрастания кустистых лишайников в эпилитных сообществах,

при раздроблении породы, достигшей определенной степени выветрелости, до щебня,

на скоплениях мелкозема на каменных глыбах и между ними.

В соответствии с этим выделены три сукцессионные субсерии: скальная, щебнистая, мелкоземная. Сообщества этих субсерий значительно отличаются по количеству и набору видов, соотношению видов разных морфологических типов и жизненных форм, географических элементов и экологических групп.

Сообщества этих субсерий значительно отличаются по количеству и набору видов, соотношению видов разных морфологических типов и жизненных форм, географических элементов и экологических групп.

Общим для всех субсерий оказалось следующее:

На первых этапах формирования сообществ видовое разнообразие увеличивается. Это связано как с уменьшением лимитирующей роли субстрата, так и с изменением гидротермического режима.

В процессе формирования эпигейных сообществ не выявлено последовательного внедрения и смены морфологических типов и жизненных форм.

Общее покрытие и запас массы лишайников растут от стадии к стадии во всех субсериях.

В наиболее жестких условия 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, изменения их наименее глубоки. В соответствии с этим и сообщества, формирующиеся на щебне, достигают наибольшего разнообразия. Тем не менее, во всех сукцессионных субсериях постепенно происходит стабилизация и унификация видового состава, нивелируются различия, связанные с особенностями горных пород. В завершающей стадии формирования лишайниковых тундр определить, в какой сукцессионной субсерии прошло формирование сообщества по ценотическим признакам зачастую невозможно.

С увеличением высоты над уровнем моря и широты происходит уменьшение видового разнообразия сообществ сукцессионных субсерий. Наибольшие изменения в видовом составе, наборе видов-доминантов, покрытии характерны для сообществ скальной субсерии, поскольку они, как отмечено выше, формируются в более жестких условиях среды.

Накопление мелкозема и органики, формирование почвы, обладающей плодородием и способной вместе с мохово-лишайниковой дерниной аккумулировать и удерживать влагу, смягчение термического режима приводит к созданию благоприятных условий для появления цветковых растений и эпигейных мхов. В ходе последующих сукцессионных изменений

растительности лишайники уступают место кустарничкам и травам. Внедрение высших растений максимально затруднено в сообществах мелкоземной субсерии, но и ценотические позиции лишайники теряют быстрее. В наименьшей степени лишайники сдерживают внедрение цветковых растений на щебнистом субстрате, тем не менее, именно здесь лишайники максимально сохраняют ценотическую роль и разнообразие. В сообществах кустарничковых тундр, формирующихся на основе лишайниковых сообществ щебнистой субсерии, этому способствует неглубокая трансформация экотопа - сохраняется подвижность и каменистость субстрата, относительно мало накапливается мелкозема, незначительно меняется гидротермический режим.

Пользуясь схемой уровня ценотической сформированности растительного покрова Б.Н. Норина (1982, 1986), можно охарактеризовать пионерные эпигейные группировки на россыпях как агрегации; каменистые тундры – как семиагрегации, куртинные или пятнистые тундры; лишайниковые тундры – как куртинные тундры или тундры с сомкнутым растительным покровом. В эпилитных сообществах можно выделить те же стадии. Со всей определенностью к лишайниковым тундрам можно отнести сообщества сукцессионной стадии «С». Сообщества стадии «А» мы относим к каменистым тундрам. Среди сообществ на стадии «В» во всех субсериях в зависимости от условий формирования могут оказаться как каменистые, так и лишайниковые тундры – это зависит от соотношения площади, занятой эпигейным сообществом и каменистым субстратом.

Таким образом, трансформация горных пород в процессе выветривания сопровождается формированием эпилитных, а затем эпигейных сообществ лишайников. Отличительными признаками динамических процессов в лишайниковом покрове Ю.Л. Мартин (1987) считает их однонаправленность, отсутствие сезонных изменений и чрезвычайно слабое проявление многолетних изменений, отсутствие обратимых процессов. Поэтому

динамику лихеносинузий, по его мнению, можно рассматривать как упрощенную модель необратимых изменений растительных сообществ, которые имеют глубокий характер в связи с изменением типа обмена веществом и энергией в системе фитоценоз - экотоп.

Нами показано, что несмотря на необратимость и направленность сукцессионного процесса в связи с определяющей ролью процессов выветривания, для сообществ эпилитных лишайников характерно наличие циклических процессов, поддерживающих разнообразие и долговременное существование сообществ на поверхности горных пород в процессе их чрезвычайно медленной трансформации в ходе выветривания.

Главная тенденция сукцессий, заключающаяся в смягчении стрессовых условий среды (Pickett, 1976), справедлива и в отношении лишайников.

Считается, что 50-60% состава конкретных флор сосредоточено в короткоживущих ранних сукцессионных стадиях (Тишков, 1992). В сообществах эпилитных лишайников этот процент значительно ниже - составляет 10% от общего числа лишайников и 23% от числа обитателей скальных поверхностей, поскольку видовое разнообразие видов-пионеров лимитировано чрезвычайной жесткостью условий среды.

Длительнопроизводные стадии имеют большую продолжительность и значительный набор промежуточных состояний. Поэтому здесь сосредоточено значительное количество редких и исчезающих видов (ор. cit.). Редко встречающиеся виды в сообществах литофильных лишайников многочисленны. Их количество растет в ходе сукцессий и достигает максимума на шестой стадии.

Близкие к климаксу состояния формируются ограниченным составом биоты (10-30% видового состава флоры) (ор. cit.). В сообществах эпилитных лишайников в ходе сукцессий видовое разнообразие увеличивается вплоть до стадий, завершающих формирование лишайникового покрова в пределах этапа первичных лабильных сообществ. Зато в эпигейных сообществах, собственно завершающих литосерию, видовое разнообразие сокращается.

В ходе сукцессий во всех сукцессионных субсериях на всех горных породах происходит увеличение покрытия. Отмечено увеличение запасов массы лишайников от первичных лабильных сообществ обнажений и россыпей до лишайниковых тундр. Если на начальных этапах их величина выражается несколькими граммами, то в лишайниковых тундрах она достигает 900 г/м^2 .

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 фитоценоитичности» и формирования сообществ от сообитания (co-occurrence) до сосуществования (coexistence) (Миркин, Наумова, 1998).

Связь состава и структуры сообществ лишайников со степенью выветрелости горных пород и возможность выделения в процессе формирования сообществ неких стационарных состояний (стадий) позволяет использовать как виды, так и сообщества для индикации интенсивности процессов выветривания по соотношению сообществ разной сукцессионной продвинутости.

Роль лишайников на всех этапах формирования растительного покрова высокогорий обсуждается в следующей главе.

Глава 5. ЛИШАЙНИКИ В ЭКОСИСТЕМАХ АРКТИЧЕСКИХ И БОРЕАЛЬНЫХ ВЫСОКОГОРИЙ

Лишайники считают важным компонентом растительного покрова Севера и высокогорий (Еленкин, 1904; Городков, 1926б, 1929, 1938, 1956; Игошина, 1931, 1964; Андреев, 1950; Горчаковский, 1950, 1955, 1957, 1966а, 1966б, 1975; Куваев, 1956; 1959, 1961, 1985; Сочава, 1956; Трасс, 1965; Станюкович, 1973; Bliss, 1981, 1997; Perez-Llano, 1994 и др.). Однако, данных, позволяющих оценить роль лишайников в структуре растительных сообществ и сообществ с доминированием лишайников в структуре растительного покрова чрезвычайно мало. Это произошло потому, что общее геоботаническое обследование не позволяет получить достаточно детальной информации о лишайниках, а лишенологи, концентрируя внимание на видовом разнообразии и общих закономерностях распространения лишайников, редко используют геоботанические методы в объеме, необходимом для получения данных для такой оценки. В лишенологической литературе преобладают описания конкретных сообществ или районов (Hanson, 1951, 1953; Рябкова, 1965а, 1965б; Wistrand, 1965; Мартин, 1970б, 1970г; Нрапко, LaRoi, 1978; Андреев, 1979; Седельникова, Седельников, 1979; Седельникова, 1981, 1985; See, Bliss, 1980; Cooper, 1986; Магомедова, 1991, 1996, 2002б; Котлов, 1993 и др.).

В этом ряду выделяются некоторые работы Н.В. Седельниковой (Седельникова, Седельников, 1979; Седельникова, 1981, 1985, 1987), которые содержат данные о видовом богатстве, видовой насыщенности, доминантах лишеносинузий, покрытии, запасе массы лишайников в некоторых растительных сообществах высокогорий Южной Сибири, а также анализ сопряженности между лишайниками и высшими растениями.

Подробную ценоотическую характеристику дал синузиям лишайников на разновозрастных моренах Полярноуральских ледников Ю.Л. Мартин (1967б, 1970б, 1970г). Он показал изменение видового состава, покрытия,

массы лишайников, соотношения массы лишайников и высших растений, формирование конкурентных отношений, адаптировав геоботанические методы к задачам изучения и особенностям лихеносинузий, а также предложил ряд специальных методов (коэффициент агрессивности, лихеноценометрия).

Перед нами стояла задача дать анализ роли лишайников в структуре растительных сообществ, показать роль сообществ с доминированием лишайников в структуре растительного покрова бореальных и арктических высокогорий.

5.1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ СТАТУС ЛИШАЙНИКОВ В БОРЕАЛЬНЫХ И АРКТИЧЕСКИХ ВЫСОКОГОРЬЯХ

Основу растительного покрова склонов Северного, Приполярного и Полярного Урала составляют горные леса, подгольцовые редколесья, горные тундры и холодные гольцовые пустыни. Постоянными, но менее значимыми компонентами являются горные луга, болота, заросли кустарников (Горчаковский, 1966а, 1968, 1975).

В тундровой зоне – на склонах Заполярного Урала к подножьям гор подходят кустарниковые тундры. В долинах встречаются леса, заросли кустарников, луга и болота (Городков, 1926а, 1926б, 1926в, 1936; Игошина, 1935, 1964; Горчаковский, 1954, 1968, 1975; Морозова, 2002б). В нижней части склонов распространены горные тундры, а в верхней части склонов и на вершинах господствуют холодные гольцовые пустыни.

В лесотундре на высотном профиле горные редколесья предваряют горные тундры. В долинах обычны леса, встречаются заросли кустарников, луга и болота. Холодные гольцовые пустыни приурочены к вершинам гор и хребтов.

В таежной зоне нижние части склонов покрывают горные леса, а на их верхней границе распространены подгольцовые редколесья. Горные тундры на Полярном и Приполярном Урале тянутся сплошной полосой. На Северном

Урале они встречаются в тех частях гор, что поднимаются выше верхней границы леса. Пояс холодных гольцовых пустынь здесь распадается на ряд островов, связанных с вершинами самых крупных гор (Горчаковский, 1966а, 1975; Горчаковский и др., 1977).

Ниже мы рассмотрим роль лишайников во всех типах растительных сообществ - в первичных лабильных сообществах на россыпях, в горных тундрах, редколесьях, лесах, зарослях кустарников, болотах и лугах. Основное внимание, безусловно, будет уделено характеристике роли лишайников в сообществах пояса горных тундр как основного элемента растительности бореальных и арктических высокогорий.

5.1.1. Эпилитные сообщества

Первичные лабильные сообщества на каменных россыпях начинают цепь сукцессионных изменений растительности (Горчаковский, 1975). Вследствие неустойчивости и подвижности каменистого субстрата растительные сообщества также отличаются неустойчивостью. Процесс морозного выветривания горных пород постоянно приводит к формированию новых поверхностей для освоения растительностью. Относительно стабильными оказываются сообщества литофильных лишайников, особенно на поверхности останцов (Магомедова, 1979, 1980а, 1991).

Каменные россыпи занимают значительную площадь во всех высотных поясах. Площадь россыпей зависит от крутизны склонов и увеличивается с высотой (Магомедова, 1984, 1986б, 1991; Белорусова, 1986 и др.). Обычно в горных тундрах на долю россыпей приходится 30-80% территории. В горах Путорана «ценотически оформленный» растительный покров в гольцовом поясе занимает не более 20% площади (Куваев, 1985; Чернядьева, 1986). В холодных гольцовых пустынях россыпи имеют подавляющее господство. Сосудистые растения образуют здесь лишь агрегации, характеризующиеся случайностью набора видов и отсутствием ценотических связей, а иногда - куртинные тундры.

Лишайниковый покров россыпей богат и чрезвычайно мозаичен. На Севере и в высокогорьях, где малейшее изменение мезо- и микрорельефа приводит к сильному изменению режимов среды (гидротермического, ветрового, снегового), вслед за этим изменяется структура и состав растительности - структурная сложность растительного покрова в экстремальных условиях физической среды является фундаментальным его свойством (Городков, 1938, 1956; Александрова, 1958а, 1971; Горчаковский, 1955, 1975; Куваев, 1956, 1959, 1962, 1985; Седельникова, Седельников, 1979; Мартин, 1987; Чернядьева, 1986; Bliss et al., 1994; Матвеева, 1998, Андряшкина, Пешкова, 1999 и др.). На россыпях и поверхностях каменных глыб эти изменения оказываются максимально резкими. Лишайники и формируемые ими сообщества, как было показано в главе 3, 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 гидротермического режима неизбежно приводят к существованию сообществ лишайников небольшого размера, к расчлененности и пестроте лишайникового покрова. Тем не менее, для того, чтобы показать разнообразие и место сообществ лишайников в системе растительных сообществ арктических и бореальных высокогорий, мы характеризуем сообщества эпилитных лишайников, опираясь на выделение доминантов (табл. 5.1.1). Избранный доминантный подход к выделению сообществ совсем не означает избавления от необходимости выявления и анализа видového разнообразия, в то же время, позволяет охарактеризовать структуру сообществ. При выделении формаций и групп ассоциаций учитывали такие особенности сообществ лишайников, как выраженность доминирования в связи с долговременным накоплением прироста и низкое видовое разнообразие. В пределах группы ассоциаций есть возможность выделения ассоциаций учетом видов с менее выраженным доминированием.

Классификация эпилитных сообществ

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 polytropha</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>
Умбиликариевая	<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>

Формация аспицилиевая

Сообщества с доминированием *Aspicilia caesiocinerea* характерны для дунитов и метадунитов.

Сообщества группы ассоциаций ***Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea*** включают десять видов лишайников. Низкое число видов

связано с тем, что такие сообщества распространены на слабо выветрелой породе. Помимо доминирующих *Aspicilia caesiocinerea* и *Lecidea pantherina* в сообществах постоянно присутствуют *Rhizocarpon eupetraeum* и *Placynthium nigrum* (Приложение 5, табл. 5.1). Другие виды имеют низкую встречаемость. Видовая насыщенность равна 3. Покрытие колеблется от 5 до 46%, в среднем составляя 16%. Низкое покрытие в сочетании с небольшим размером слоевищ (2-3 см) свидетельствует о пионерном характере сообщества. Значительное покрытие и размер слоевищ характерен для сообществ значительного возраста на породе с низкой пористостью (4) и низким коэффициентом выветрелости (20%), а также в поясе холодных гольцовых пустынь. Широко распространена на дунитах Заполярного Урала.

Группа ассоциаций ***Aspicilia caesiocinerea* - *Xanthoria elegans*** характеризуются большим, чем предыдущая, видовым разнообразием (18 видов). Постоянным компонентом сообществ являются доминирующие *Aspicilia caesiocinerea*, *Lecidea pantherina*, *Placynthium nigrum*, *Xanthoria elegans*, а также *Lecanora polytropa*, *Aspicilia cinerea*, *Caloplaca vitellinula*, *Tremolecia atrata* (Приложение 5, табл. 5.1). Видовая насыщенность составляет 5-8. Покрытие достигает 30-50%. Отмечаются различия в структуре сообществ на поверхностях разной ориентации. В поясе холодных гольцовых пустынь сообщества этой группы ассоциаций не описаны. Сообщества группы ассоциаций ***Xanthoria elegans* - *Aspicilia caesiocinerea*** с доминированием *Xanthoria elegans* не встречаются на Полярном Урале.

Сообщества группы ассоциаций ***Physcia caesia* - *Aspicilia caesiocinerea*** характерны для выветрелого дунита на стадии, предваряющей его дезинтеграцию до щебня и на свежем щебне. 32 вида встречаются в сообществах этой группы. Видовая насыщенность 6. Покрытие 10-40%. Наибольшее покрытие имеют *Aspicilia caesiocinerea*, *Lecidea pantherina*, *Ochrolechia lactea*, *Xanthoria elegans*, *Physcia caesia*. В сообществе этой группы разнообразны листоватые лишайники (*Physcia dubia*, *Ph. sciastra*, *Xanthoparmelia conspersa*), есть кустистые (*Vulpicida tilesii*, *Ramalina*

pollinaria). Таким образом, в сообществах этой группы представлены виды всех морфологических типов. Высокое покрытие, наличие сильных конкурентов обусловило наличие разнообразных взаимоотношений между видами. Сообщества этой группы ассоциация являются типичными для пятой сукцессионной стадии.

Формация ризокарпоновая

Сообщества с доминированием *Rhizocarpon geographicum* широко распространены на поверхности большинства горных пород.

Сообщества группы ассоциаций **Rhizocarpon geographicum - Lecanora polytropa** отличаются низким видовым разнообразием (9), низкой видовой насыщенностью (2), поскольку встречаются на горных породах в начальной стадии выветривания – на свежих обнажениях или в условиях, где процессы выветривания замедлены (Магомедова, 1979, 1980а, 1991, 1996, 2002а). Покрытие может быть разным - от 5% в первом случае до 60% во втором. Запас массы колеблется от 10 до 40 г/м².

Сообщества группы **Rhizocarpon geographicum - Lecidea pantherina** отличаются от сообществ предыдущей группы выраженным доминированием *Lecidea pantherina*, значительно большим видовым разнообразием (24), более высокой видовой насыщенностью (6). Покрытие на разных горных породах колеблется от 10 до 50%, запас массы от 30 до 60 г/м². Сообщества этой группы ассоциаций соответствуют второй сукцессионной стадии.

Сообщества группы ассоциаций **Rhizocarpon geographicum - Porpidia flavicunda** еще более разнообразны по видовому составу (Приложение 5, табл. 5.1). В сообществах этой группы зафиксировано около 46 видов лишайников. Видовая насыщенность составляет в среднем 6 видов на учетную площадку. Покрытие изменяется от 20 до 60%. Запас массы в среднем составляет 86 г/м². Сообщества этой группы имеют две важные особенности. Первая состоит в наличии значительного количества сильных конкурентов и наличии ценогических связей между видами. Вторая – в

существовании различий в составе и структуре сообществ в зависимости от ориентации и крутизны поверхности каменных глыб. В холодных гольцовых пустынях сообщества этой группы ассоциаций не встречаются.

В сообществах группы ассоциаций **Rhizocarpon geographicum - Umbilicaria proboscidea** зарегистрировано 43 вида, видовая насыщенность 6-7 видов на учетную площадку, покрытие в среднем равно 60% (Приложение 5, табл. 5.1). Важную ценоотическую роль играют *Rhizocarpon geographicum* и другие накипные лишайники, но в разряд доминантов попадают и умбиликатные лишайники, прежде всего *Umbilicaria proboscidea*. Совокупное покрытие листоватых форм составляет 10-15%. Сообщества этой группы ассоциаций относятся к четвертой сукцессионной стадии.

Сообщества группы ассоциаций **Rhizocarpon geographicum - Arctoparmelia centrifuga** в составе доминантов кроме *Rhizocarpon geographicum* и *Arctoparmelia centrifuga* имеют *Lecidea pantherina*, *Ophioparma ventosa*, умбиликатные лишайники. Сообщества отличаются разнообразием не только умбиликатных, но и расеченнолопастных лишайников. Число видов, зарегистрированное в сообществах этой группы – 40, видовая насыщенность – 6-8. Покрытие - 65-80%. Разница в покрытии сообществ на разных горных породах значительно уменьшается. Соотношение покрытия накипных и листоватых лишайников составляет 3:1, соотношение покрытия умбиликатных и расеченнолопастных лишайников – 4:1. В сообществах этой группы представлены кустистые лишайники: *Sphaerophorus fragilis*, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria islandica*, *Stereocaulon alpinum*, реже *Alectoria ochroleuca*. Непосредственно на камнях, как это замечено в Гренландии (Hansen, 1971) и в Хибинах (Домбровская, 1963а, 1963б, 1970) на Урале *A. ochroleuca* не встречается (Магомедова, 1980а, 1991, 2002а). Сообщества этой группы ассоциаций относятся к пятой сукцессионной стадии.

Формация лецидеевая

Сообщества с доминированием *Lecidea pantherina* отличаются важной ролью листоватых лишайников, высоким покрытием, большим количеством видов - активных конкурентов. В этих сообществах представлены виды всех морфологических типов, выражено вертикальное расслоение.

Сообщества группы ассоциаций **Lecidea pantherina - Umbilicaria proboscidea** отличаются значительной ценотической ролью умбиликатных лишайников. Виды этой жизненной формы проявляют себя как активные конкуренты. От ориентации и крутизны в значительной степени зависит структура сообществ этой группы (прежде всего - покрытие листоватых лишайников). В сообществах этой группы зарегистрировано 40 видов лишайников. Видовая насыщенность составляет 8-12 видов. Среднее покрытие на всех горных породах кроме кварцитов достигает 60-70%. На кварцитах среднее покрытие равно 36%. Соотношение покрытия накипных и листоватых лишайников составляет 3:1. Запас массы в среднем равен 145 г/м². Масса листоватых составляет менее 10%. Сообщества этой группы ассоциаций относятся к четвертой сукцессионной стадии.

Сообщества группы ассоциаций **Lecidea pantherina - Arctoparmelia centrifuga** в составе доминантов кроме *Lecidea pantherina* и *Arctoparmelia centrifuga* имеют *Rhizocarpon geographicum*, *Ophioparma ventosa*, умбиликатные лишайники (Приложение 5, табл. 5.1). Сообщества отличаются разнообразием не только умбиликатных, но и расеченнолопастных лишайников. Число видов, зарегистрированное в сообществах этой группы – 42, видовая насыщенность - 8-10. Покрытие - 65-80%. Разница в покрытии сообществ на разных горных породах значительно уменьшается. Соотношение покрытия накипных и листоватых лишайников составляет 2:1, соотношение покрытия умбиликатных и расеченнолопастных лишайников – 4:1. В сообществах этой группы представлены виды всех морфологических типов. Кустистые лишайники представляет *Sphaerophorus fragilis*. На слоевищах листоватых лишайников и

на дернинках *Racomitrium lanuginosum* встречается *Alectoria ochroleuca*. Сообщества этой группы ассоциаций чрезвычайно близки к сообществам группы ассоциаций *Arctoparmelia centrifuga* - *Rhizocarpon geographicum*. Относятся к одной сукцессионной стадии, но последние чаще встречаются в верхней части пояса горных тундр и холодных гольцовых пустынях, а также на кварцитах. Сообщества этой группы ассоциаций относятся к шестой сукцессионной стадии.

Сообщества группы ассоциаций ***Lecidea pantherina* - *Melanelia hepaticum*** представлены в верхней части пояса горных тундр и холодных гольцовых пустынях. В группу часто встречающихся видов с высоким покрытием входит *Rhizocarpon geographicum*, *Lecidea confluens*, умбиликатные лишайники (Приложение 5, табл. 5.1). Среди расеченнолопастных преобладают лишайники рода *Melanelia*. Число видов, зарегистрированное в сообществах этой группы – 34, видовая насыщенность – 6-8. Покрытие - 65-80%. Соотношение покрытия накипных и листоватых лишайников составляет 3:1, соотношение покрытия умбиликатных и расеченнолопастных лишайников – 5:1. В сообществах этой группы представлены виды всех морфологических типов. Кустистые лишайники представляют *Sphaerophorus fragilis*, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria islandica*, *Stereocaulon alpinum*. Несмотря на разнообразие кустистых лишайников их встречаемость и покрытие ниже, чем в сообществах группы ассоциаций *Arctoparmelia centrifuga* - *Lecidea pantherina*.

Формация умбиликарная

Сообщества группы ассоциаций ***Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum*** очень близки к сообществам группы ассоциаций *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum*. В сообществах этой группы зарегистрировано 41 вид, средняя видовая насыщенность 7 видов на учетную площадку, покрытие в среднем равно 60%. Важную ценоотическую роль сохраняют *Rhizocarpon geographicum* и другие накипные лишайники, но выражено доминирование *Umbilicaria proboscidea*.

Сообщества группы ассоциаций **Umbilicaria proboscidea - Lecidea pantherina** очень близки к сообществам группы ассоциаций *Umbilicaria proboscidea - Lecidea pantherina* и отличаются значительной ценотической ролью умбиликатных лишайников. В сообществах этой группы зарегистрировано 43 вида лишайников. Видовая насыщенность составляет 10 видов. Покрытие достигает 70%. Среднее покрытие равно 60%, листоватых 15-20%.

Сообщества группы ассоциаций **Umbilicaria proboscidea** формируются на породах с относительно высокой степенью выветрелости – на перевернутых глыбах, которые не подвергались ранее заселению, но выветрены под действием воды и снега в глубине россыпи. Иногда формируются моновидовые сообщества или сообщества, состоящие только из умбиликатных лишайников, чаще присутствуют мелкие слоевища *Rhizocarpon geographicum*, реже *Lecidea pantherina* и *Lecanora polytropa*.

Сообщества этой формации относятся к четвертой сукцессионной стадии.

Формация ласаллиевая

Сообщества группы ассоциаций **Lasallia pensylvanica - Rhizocarpon geographicum** близки к сообществам группы ассоциаций *Rhizocarpon geographicum - Umbilicaria proboscidea*. В сообществах этой группы зарегистрировано 38 видов, средняя видовая насыщенность 8 видов на учетную площадку, покрытие в среднем равно 60%. Важную ценотическую роль играют накипные лишайники, но вместо *Umbilicaria proboscidea* доминирует *Lasallia pensylvanica*.

Сообщества группы ассоциаций **Lasallia pensylvanica - Lecidea pantherina** очень близки к сообществам группы ассоциаций *Umbilicaria proboscidea - Lecidea pantherina*. В сообществах этой группы зарегистрировано 34 вида лишайников. Видовая насыщенность составляет 7 видов. Покрытие достигает 70%. Среднее покрытие равно 55%, покрытие листоватых лишайников - 15-30%.

Сообщества этой формации относятся к четвертой сукцессионной стадии.

Формация офиопармовая

Сообщества группы ассоциаций **Ophioparma ventosa - Arctoparmelia centrifuga** характеризуются очень значительным видовым разнообразием (48 видов), высокой видовой насыщенностью (8-11). Покрытие колеблется от 65 до 85%. Значительное покрытие имеют *Lecidea pantherina* и *Rhizocarpon geographicum*, многие виды рода *Umbilicaria* и *Lasallia pensylvanica*, а также *Melanelia commixta*, *M. stygia*, *Parmelia saxatilis*. Соотношение покрытия накипных и листоватых лишайников 1:1, соотношение покрытия умбиликатных и рассеченнолопастных лишайников – 2:1. Запас массы лишайников составляет в среднем 170 г/м², доля массы листоватых – 25%. Высокое покрытие, наличие сильных конкурентов предопределяет разнообразие взаимоотношений между лишайниками. Стадия выветривания пятая.

Формация арктопармелиевая

Сообщества группы ассоциаций **Ophioparma ventosa - Arctoparmelia centrifuga** и сообщества группы ассоциаций *Arctoparmelia centrifuga* демонстрируют смену доминирования (Приложение 5, табл. 5.1). Сообщества этих групп имеют одинаковую видовую насыщенность, мало отличаются по видовому составу и видовому разнообразию, а также по покрытию. В сообществах обеих групп важную ценогическую роль играет *Arctoparmelia centrifuga*, но, зачастую, *Ophioparma ventosa* отсутствует или имеет низкое покрытие.

Сообщества группы ассоциаций **Arctoparmelia centrifuga** отличаются высоким видовым разнообразием (52 вида). Покрытие составляет 65-85%. Наименьшее покрытие сообщества этой группы имеют на сланцах. Соотношение покрытия накипных и листоватых лишайников составляет 1:1.5, соотношение покрытия умбиликатных и рассеченнолопастных лишайников – 1:2. В сообществах этой группы присутствуют *Sphaerophorus*

fragilis и *Alectoria ochroleuca*. Встречаются *Alectoria nigricans*, *Bryocaulon divergens*, *Bryoria nitidula*, *Cetraria muricata*, *C. odontella*, *Cladonia bellidiflora*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. macroceras*, *C. subfurcata*, *C. sufurcata*, *C. pleurota*, *C. rangiformis*, *C. turgida*, *Sphaerophorus globosus* (Приложение 5, табл. 5.1). Покрытие кустистых лишайников достигает 10%. Запас массы кустистых лишайников в среднем равен 10 г/м², листоватых – 45 г/м², а накипных – 120 г/м². Сообщества этой группы ассоциаций относятся к шестой сукцессионной стадии.

Сообщества лишайников всех описанных выше групп ассоциаций 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 вплоть до острой конкуренции. На этом основании мы считаем, что сообщества эпилитных лишайников по своей организации являются образованиями того же характера, что и сообщества высших растений и могут быть включены в общую систему классификации.

Н.В. Седельникова (1985) в качестве доводов для обоснования отнесения сообществ эпилитных лишайников к рангу фитоценозов рассматривает высокое покрытие, наличие доминантов, наличие постоянных видов со встречаемостью не ниже 60%, взаимовлияние лишайников и повторяемость сообществ. В силу особенностей морфологии и медленного роста лишайники формируют значительное покрытие крайне медленно. В некоторых случаях, например при формировании сообществ вдоль трещин, взаимоотношения между видами возникают на первых стадиях формирования, в других они складываются при достижении значительного покрытия и/или с поселением некоторых видов на слоевищах пионерных лишайников. Поэтому высокое покрытие и наличие взаимоотношений нельзя считать определяющим критерием для отнесения сообществ лишайников к

фитоценотическим образованиям. Важна общность условий и тенденции развития. Заметим, что многие исследователи растительности Севера не отказывают в статусе фитоценозов инициальным группировкам цветковых растений, учитывая условия их формирования (Матвеева, 1998).

5.1.2. Горные тундры

Каменистые тундры

На обследованных горных массивах занимают около 10% общей площади тундровых участков. В их составе отмечено 80 видов лишайников (Приложение 5, табл. 5.2). Лишайники покрывают в среднем 20% поверхности субстрата. Запас массы лишайников колеблется от 10 до 120 г/м².

Эта группа включает каменистые моховые (ракомитриевые) тундры, каменистые лишайниковые (алекториевые) тундры, каменистые кустарничковые тундры - дриадовые, луазелеуриевые (кустарничково-лишайниковые), вороничные (Андреев и др., 1935; Игошина, 1964; Горчаковский, 1975; Магомедова, 1991, 2002б).

Каменистые ракомитриевые тундры формируются на крупноглыбовых россыпях. Основу сообществ составляет разрастающаяся дернина *Racomitrium lanuginosum*. Среди лишайников в качестве доминантов выступают *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria islandica*, *Cladina mitis*, *Flavocetraria nivalis*, *Stereocaulon alpinum*, *Sphaerophorus fragilis*. С увеличением высоты над уровнем моря и широты снижается роль *Alectoria ochroleuca*.

Ценотический статус лишайников – содоминанты яруса, составляющего основу сообществ.

Каменистые алекториевые тундры различаются в зависимости от способа формирования.

Каменистые лишайниковые тундры, которые формируются на щебне, отличаются низким покрытием (зачастую менее 10%, иногда до 60%). Трансформацию таких сообществ в лишайниковые и кустарничковые тундры

ограничивает подвижность субстрата. Наиболее типичны *Alectoria ochroleuca*, *Cladina mitis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*. В арктическом варианте этих тундр значительное покрытие имеет *Bryocaulon divergens*, чаще встречаются некоторые виды рода *Cladonia* (*C. coccifera*, *C. cornuta*, *C. fimbriata*), особенно часто – их первичные слоевища, а также *Asahinea chrysantha*. Ценотический статус лишайников – доминант яруса, составляющего основу сообществ.

Лишайниковая каменистая тундра может сформироваться и на крупноглыбовых относительно стабилизированных россыпях за счет разрастания закрепившихся лишайников на каменной поверхности, в трещинах и на скоплениях мелкозема без участия *Racomitrium lanuginosum* и других мхов. Лишайники представлены значительным количеством видов. Наиболее типичны *Alectoria ochroleuca*, *Cladonia uncialis*, *C. amaurocraea*, *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Sphaerophorus fragilis*, *Stereocaulon alpinum*, *Cladina mitis*, *Flavocetraria cucullata*. Покрытие лишайников достигает 80-90%, однако, площадь, занимаемая этими сообществами, в пределах россыпи невелика. Ценотический статус лишайников – доминант яруса, составляющего основу сообществ, эдификатор.

Каменистые дриадовые тундры широко распространены по плоским вершинам, склонам и гребням перевалов. Снег с этих мест сдувается, каменистость почвы обеспечивает дренаж. В связи с этим тундра имеет ксероморфный облик. Лишайники в этих тундрах являются доминантами мохово-лишайникового яруса.

Каменистая дриадово-цетрариевая тундра формируется на щебне на вершинах и склонах перевалов, отрогов. Каменистость поверхности 50%. Растительный покров несомкнутый (общее проективное покрытие до 50%), очень легко повреждается, при повреждениях активизируется динамика субстрата, возвращающая сообщество на более раннюю стадию развития. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Drias octopetala*. Среди мхов доминирует *Racomitrium lanuginosum*. Покрытие лишайников 20%.

Доминирует *Flavocetraria nivalis*. Пятнами разрастается *Stereocaulon paschale*. Ценотический статус лишайников – доминанты яруса, составляющего основу сообществ.

Каменистая дриадово-кладониевая тундра встречается на плоских вершинах горных перевалов. От предыдущей тундры отличается преобладанием *Cladonia uncialis*.

П.Л. Горчаковский (1975) описывает также каменистую дриадовую тундру на вершинах Восточной Предуральской гряды Северного Урала: в травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Drias octopetala*, лишайники и мхи покрывают не более 10% поверхности субстрата. Среди лишайников обычны *sp. Cladina stellaris*, *Stereocaulon alpinum*, *Stereocaulon paschale*, *Alectoria ochroleuca*, *Asahinea chrysantha*. Ценотический статус лишайников в этом сообществе относительно невысок – константный сопутствующий компонент.

Каменистая луазелеуриевая тундра описана на щебне по гребням перевалов на выходах сланцев. Каменистость 30-50%. Характерно наличие солифлюкционных процессов. В травяно-кустарничковом ярусе с покрытием 20-40% доминирует *Loiseleuria procumbens*, среди мхов - *Racomitrium lanuginosum*. Покрытие лишайников 25-30%. Доминируют *Flavocetraria nivalis*, *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria laevigata*. Высота лишайников до 2 см. Ценотический статус лишайников – доминанты яруса, в сообществе – содоминанты.

Каменистые вороничные тундры встречаются на склонах перевалов. Они приурочены к обдуваемым участкам - либо бесснежным, либо с невысоким снежным покровом. Напочвенный покров сформирован лишайниками и кустарничками. Среди высших растений кроме вороники (*Empetrum hermaphroditum*) встречаются *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca supina*, *Dryas octopetala* и др. Мхи имеют низкое покрытие, наиболее обилён *Racomitrium lanuginosum*. Лишайниковый покров неравномерный – пятна лишайников чередуются с пятнами кустарничков и щебнистыми участками.

В качестве доминанта выступают *Alectoria ochroleuca* или *Cladonia uncialis*. Обилен *Bryocaulon divergens*.

Можно выделить участки с каменистой воронично-кладониевой и воронично-алекториевой тундрой. Лишайники являются доминантами яруса и содоминантами в сообществе.

Лишайниковые тундры

Занимают около 8% площади тундр. В тундрах этого типа зарегистрировано 39 видов лишайников (Приложение 5, табл. 5.2). Видовая насыщенность - семь видов на учетную площадку. Лишайники покрывают в среднем 60% площади тундровых участков. Запас массы лишайников составляет, в среднем, 551 г/м².

Лишайниковые тундры занимают небольшие участки на выровненных площадках нагорных террас, на стабилизированных россыпях, на вершинах и склонах перевалов. Лишайниковые тундры сочетаются с кустарничковыми и каменистыми. В соответствии с условиями формирования можно выделить собственно лишайниковые тундры и мохово-лишайниковые (с *Racomitrium lanuginosum*). Первые формируются на щебне или мелкозем, вторые – на скальном субстрате (см. раздел 4.2) Травяно-моховой ярус лишайниковых тундр чрезвычайно беден по видовому составу.

В зависимости от структуры выделяются несколько формаций: лишайниковых тундр: с доминированием кустисто-разветвленных лишайников – кладиновые и стереокаулоновые тундры, с доминированием шиловидно-сцифовидных лишайников – кладониевые тундры, с доминированием кустисто-лопастных лишайников - цетрариевые тундры. Во всех сообществах лишайниковых тундр ценотический статус лишайников – доминант яруса, составляющего основу сообществ.

Лишайниковые алекториевые тундры встречаются в верхней части пояса горных тундр. Доминантом является *Alectoria ochroleuca*. Встречаются практически моновидовые покровы, а также многовидовые, в состав которых обычно входят *A. nigricans*, *Bryocaulon divergens*, *Cladonia uncialis*, *Cetraria*

nigricans, *C. ericetorum*, *Sphaerophorus fragilis*, *Cladina mitis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Asahinea chrysantha*, а также *Cladina rangiferina* и даже *C. stellaris*. Мхи представлены *Polytrichum alpinum*, *P. hyperboreum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Dicranum congestum*, *D. elongatum* с низким обилием. Цветковые единичны (*Carex arctisibirica*, *Luzula confusa*, *Hierochloe alpina*, *Novosiversia glacialis* и др.).

К.Н. Игошина (1964) отмечает, что *Alectoria ochroleuca* может заглушить другие лишайники и мхи, что в лишайниковом покрове алекториевых тундр часто встречаются «заглушенные» мхи. Таким образом, лишайники являются доминантом и эдификатором, формирующим среду и способным оказывать воздействие на другие компоненты сообщества.

Лишайниковые цетрариевые тундры свойственны выпуклым поверхностям террас и склонов, где не задерживаются влага и снег, крутым участкам стабилизированных россыпей. В наиболее благоприятных условиях увлажнения доминирует *Cetraria islandica*. На крутых, обдуваемых склонах с большим количеством осадков формируются моновидовые покровы из *C. laevigata*. В условиях ограниченного увлажнения на хорошо дренируемых субстратах характерно доминирование *Flavocetraria cucullata*. Множество поливидовых вариантов цетрариевых тундр описано нами на всех широтных отрезках Урала. Наибольшие площади занимают цетрариевые тундры на Приполярном Урале, что, очевидно, связано с максимальным количеством выпадающих там осадков. Подтверждением этого служит широкое распространение тундр с доминированием *Cetraria islandica* – ярко выраженного мезофита (Магомедова и др., 1997).

Постоянным компонентом цетрариевых тундр являются эрикоидные кустарнички. Бруснично-лишайниковые цетрариевые тундры описал С.В. Баландин (Баландин, Ладыгин, 2002) на хребте Басеги (западный склон Среднего Урала). Описаны две ассоциации – с доминированием *Cetraria islandica* и *Flavocetraria cucullata*. В обеих ассоциациях покрытие травяно-кустарничкового яруса равно 40%.

В ассоциации с доминированием *Cetraria islandica* покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 70%. Кроме доминирующего вида обильны *Flavocetraria cucullata*, *Cladina stellaris*, встречаются *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*.

В ассоциации с доминированием *Flavocetraria cucullata* покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 60%. Кроме доминирующего вида обильны *Cetraria islandica*, *Cladonia cornuta*, единично встречаются *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia amaurocraea*, *C. cariosa*, *C. deformis*, *C. gracilis*, *C. pleurota*.

Арктический вариант цетрариевых тундр отличается значительной ролью *Flavocetraria nivalis* и *F. cucullata*. На Полярном Урале эти тундры располагаются на щебнистых субстратах на выпуклых увалах с хорошим дренажом.

Лишайниковые кладониновые тундры формируются на относительно стабилизированных участках россыпей в местах, где есть условия для аккумуляции мелкозема. Наиболее широко распространенный тип лишайниковых тундр.

Лишайники формируют мощный покров толщиной 4-6 см, иногда 10-15 см. Покрытие лишайников меняется от 60 до 100%. В качестве доминантов выступают *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. mitis*, *C. stellaris*. *Постоянны* *Cladonia amaurocraea*, *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Stereocaulon paschale*, *Bryocaulon divergens* и др. Моновидовые покровы обычно создаются лишь *Cladina stellaris*.

Покрытие мхов в таких сообществах не превышает 20%. Доминируют *Polytrichum alpinum* и *Hylocomium splendens*. Покрытие травяно-кустарничкового яруса менее 10%. Слагают его гипоарктические кустарнички, *Carex arctisibirica*, *Luzula confusa*, *Hierochloe alpina*, *Festuca supina*.

Широко распространенный вариант кладониновых тундр – кустарничково-кладониевые. Встречаются эти тундры на суглинисто-

щербнистых субстратах в местах с невысоким снежным покровом. К.Н. Игошина (1964) характеризует существование кустарничков в этих условиях как «прозябание».

Особое место занимают травяно-лишайниковые тундры, описанные на горном массиве Денежкин Камень М.М. Сторожевой (1967). К нижней границе горно-тундрового пояса приурочены травяно-мохово лишайниковая и пушицево-осоково-лишайниковая тундры, которые можно считать кладиновыми. Первая встречается в местах значительного скопления мелкозема. В то же время, 20% площади покрыто камнями. Сообщество характеризуется доминированием в травяно-моховом ярусе *Festuca supina* и *Carex hyperborea*. Значительно обилие *Vaccinium uliginosum*. Среди мхов наиболее обильны *Rhizidium rugosum*, *Dicranum congestum*. Покрытие мхов – 10%. Покрытие лишайников - 20%. Приводятся такие виды как *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia elongata*, *Flavocetraria nivalis*.

Пушицево-осоково-лишайниковая (кладиновая) тундра описана на слабо покатых участках перевалов и террас. В травяно-кустарничковом ярусе высокое обилие имеют *Carex hyperborea*, *C. fuscidula*, *C. vaginata*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Empetrum hermaphroditum*. Покрытие яруса - 30%. Как наиболее обильные в мохово-лишайниковом ярусе приводятся *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare*. Покрытие мхов – 10%. Покрытие лишайников – 60%. Доминирует *Cladina stellaris*, присутствуют *Cladina rangiferina*, *Cladonia elongata*, *Cetraria laevigata*, *Flavocetraria cucullata*. Лишайники, таким образом, выступают в качестве доминанта не только соответствующего яруса, но и сообщества в целом. *Cladina stellaris* в качестве доминанта всегда выступает как мощный эдификатор (Магомедова, 1985а, 1985б, 1985в, 1991, 1994а; Магомедова, Морозова, 1994, 1998б).

Мохово-осочково-лишайниковая кладиновая тундра описана на каменистых плато перевалов. В травяно-моховом ярусе сочетаются осоки и гипоарктические кустарнички, доминирует *Carex hyperborea*. В моховом покрове, имеющем покрытие до 10% преобладают *Polytrichum alpinum* и Р.

juniperinum. Покрытие лишайников – 60%. Доминанты: *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*. Лишайники являются в этом сообществе доминантами и эдификаторами.

Арктический вариант кладиновых тундр характеризуется менее выраженным доминированием кладин, значительным участием более ксерофитных *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Stereocaulon paschale*, и даже *Bryocaulon divergens*, *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*, *Thamnia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, а также листоватых – видов рода *Nephroma* и *Peltigera*. Это, безусловно, связано с выпасом оленей. Роль выпаса в сокращении площади распространения этого типа тундр, изменении видового состава, мощности лишайникового покрова и запасов массы лишайников отмечалась с 30-х годов 20 века (Андреев, 1935; Андреев и др., 1935; Игошина, 1935а). К.Н. Игошина (1964) рассматривает кустарничковые тундры со стелющимися кустарниками как результат пастбищной деградации кустарничково-лишайниковых тундр. В следующей главе мы специально обсудим воздействие выпаса оленей на лишайники.

В настоящее время в недоступных для оленей местах среди каменных россыпей встречаются фрагменты лишайниковых тундр. Кратко опишем два варианта. Первый - сообщество с общим проективным покрытием 90% и покрытием лишайников 80%. Толщина мохово-лишайниковой дернины составляет 7 см. Доминантами являются *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cetraria laevigata*, *Stereocaulon paschale*. Во втором сообществе лишайники имеют покрытие 90%. Толщина дернины 4 см. Наиболее обильны *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Alectoria nigricans*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia uncialis*. Выходы камней покрывает *Nephroma arcticum*. Среди кустарничково-лишайниковых тундр в арктических высокогорьях Полярного Урала преобладают багульниковые.

Лишайниковые сферофорусовые тундры (с доминированием *Sphaerophorus fragilis*) приурочены к вершинам невысоких горных хребтов и их склонам. Почвы горные малоразвитые, каменисто-щебнистые. Обильны

выходы горных пород (10-30%). Общее проективное покрытие 70-90%, в том числе: цветковых 30-50%, мхов 40-70%, лишайников 60-80%. Средняя высота трав 7-10 см, кустарничков 2-5 см, лишайников 1 см. *Betula nana* стелющейся формы высотой 5-7 см встречается рассеянно и небольшими куртинками. Из кустарничков обильны *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*, *Salix nummularia*. Видовой состав травянистых растений очень беден. Обильны *Festuca supina*, *Hierachloe alpina*, *Calamagrostis holmii*, *C. lapponica*, *Luzula spicata* *Carex arctisibirica*. Моховой ярус сложен зелеными ксерофитными мхами, преобладают *Racomitrium lanuginosum* и политриховые мхи.

Доминирующий *Sphaerophorus fragilis* придает тундрам рыжеватый оттенок. Обильны также *Thamnia vermicularis*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Alectoria nigricans* (придающая тем участкам, где она наиболее обильна, черный оттенок), а также накипные виды на мертвых и отмирающих мхах. Кладины встречаются нередко, но с низким обилием и чрезвычайно низкой жизненностью. Эти тундры образовались в связи с интенсивным пастбищным использованием территории и широко распространены на Полярном Урале.

Кустарничковые тундры

Кустарничковые тундры - самый широко распространенный тип тундр. Занимают около 30% от площади тундр. В тундрах этого типа зарегистрировано 68 видов лишайников (Приложение 5, табл. 5.2). Видовая насыщенность - семь видов на учетную площадку. Участие лишайников в сложении растительного покрова составляет в среднем 30%. Запас массы лишайников равен в среднем 306 г/м².

Кустарничковые тундры отличаются разнообразием. Ценотический статус лишайников в тундровых сообществах этого типа оказывается очень разным. Лишайники сопутствуют кустарничкам, но иногда выходят на роль содоминанта (Игошина, 1964).

Этот тип тундр представляет собой звено, где происходит становление сообществ с доминированием цветковых растений, хотя и здесь гидротермический, снеговой и ветровой режимы, а также подвижность субстрата задерживают стабилизацию состава и структуры сообществ. Анализ структуры этих сообществ позволяет проанализировать взаимоотношения лишайников с цветковыми растениями. Поэтому нельзя согласиться с мнением А.В Домбровской (1970), что кустарничковые тундры не интересны для лишайнолога.

В зависимости от соотношения компонентов выделяется множество разновидностей тундр этого типа. Иногда они имеют выраженное двухъярусное сложение: выделяются мохово-лишайниковый ярус и травяно-кустарничковый (Горчаковский, 1975), иногда, особенно в арктических высокогорьях, ярусная структура нарушается, и компоненты ярусов становятся элементами горизонтальной структуры - территориально разобщаются, формируя пятна.

Лишайники являются важным компонентом в следующих сообществах:

Дриадовые тундры обычны на щебнистом, обогащенном мелкоземом субстрате в местах с маломощным снежным покровом. К.Н. Игошина (1964) отмечает их приуроченность к основным горным породам, карбонатным моренам, известнякам.

Дриадово-лишайниково-моховые (ракомитриевые) тундры приурочены к мелкокаменистым сухим участкам на поверхности горных террас (Горчаковский, 1975). В травяно-моховом ярусе выражено доминирование *Dryas octopetala*. Среди мхов доминирует *Racomitrium lanuginosum*. Покровие лишайников 30%. Встречаются они пятнами, которые образуют *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и *Cetraria islandica* при незначительном участии других видов.

Дриадово-моховые тундры часто формируются на склонах, для которых характерно сплывание грунта (Горчаковский, 1975). К

солифлюкционным поверхностям приурочены *Solorina crocea*, *Thamnolia vermicularis*, *Sphaerophorus globosus*, *Cladina mitis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cetraria ericetorum*. По краю пятен вместе с травянистыми растениями и кустарничками растут *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Flavocetraria nivalis*.

В дриадово-воронично-ракомитриевой тундре на слабо покатых склонах седловин травяно-кустарничковый ярус имеет покрытие 50-60%, доминантами являются *Dryas octopetala* и *Empetrum hermaphroditum*. В моховом покрове доминирует *Racomitrium lanuginosum*. Лишайники (*Cladonia amaurocraea*, *Cladina rangiferina*, *Alectoria ochroleuca*, *Stereocaulon paschale* и др.) играют роль константного сопутствующего компонента.

Дриадово-лишайниковые тундры встречаются по щебнистым слегка выпуклым участкам. Каменистость до 40 %. Лишайники занимают 50 % площади, травяно-кустарничковая растительность - 40 %. Доминируют те же виды - *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и *Cetraria islandica*, но набор сопутствующих видов разнообразен. Лишайники являются доминантом яруса и сообщества.

В арктическом варианте дриадовых тундр напочвенный покров разрежен, характерны выходы камней, а также пятна грунта, морозобойные трещины и бугорковатость, связанные с криогенными процессами (Андреев, 1935; Андреев и др., 1935; Игошина, 1935, 1964; Горчаковский, 1975).

В пятнистых травяно-кустарничковых тундрах общее проективное покрытие составляет 60-70% (цветковые – 70%, мхи – 30%, лишайники – 10-15%). Растительность сосредоточена между пятнами, и здесь покрытие достигает 95-100%. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают кустарнички (*Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*, *Salix nummularia*). Обильны *Festuca supina*, *Poa arctica*, из мхов - *Racomitrium lanuginosum*. Лишайники представлены 12 видами, наиболее обильна *Thamnolia vermicularis*, высокой встречаемостью отличаются *Flavocetraria cucullata*, *Cladina arbuscula*, *Stereocaulon paschale*.

Свежие пятна грунта зарастают *Dryas octopetala* с участием гвоздичных. Среди пионеров - вышеперечисленные лишайники, а также *Cetraria islandica*, *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *Alectoria ochroleuca*. Парадоксальное сочетание мезофитных и ксерофитных лишайников подчеркивает экологическую разнородность условий.

В бугристых тундрах доминирует *Dryas octopetala*, менее обильны *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca supina* и разнотравье. Лишайники приурочены к буграм, занимают 30-70% их площади, отличаются как видовым, так и ценоотическим разнообразием. Наиболее обильны *Cladonia uncialis*, *C. coccifera*, *Peltigera aphthosa*, *Flavocetraria cucullata*, *Ochrolechia grimmiae*. Набор наиболее обильных видов заставляет предположить воздействие выпаса оленей.

Все проявления динамики субстратов и нарушение целостности напочвенного покрова увеличивают обилие и разнообразие лишайников, их ценоотическую роль, как и в равнинных тундрах (Магомедова, 1981, 1985б, 1985в, 1986а, 1994, 1996, 2000, 2002б, 2003б; Магомедова и др., 1991, 1993; Магомедова, Морозова, 1994, 1997а, 1997б, 1998б).

Арктоусовые тундры. Арктоусово-лишайниковые тундры встречаются на пологих склонах перевалов разной ориентации фрагментарно среди других типов кустарничковых тундр, а также на россыпях по склонам террас. В травяно-кустарничковом ярусе господствует *Arctous alpina*. Среди мхов доминирует *Politrichum juniperinum*. Доля лишайников в сложении растительного покрова составляет 50-70%. Состав доминантов зависит от условий увлажнения. Если в условиях умеренного увлажнения доминируют *Cladina arbuscula* (40%) и *C. stellaris* (30%), то на хорошо обдуваемых, малоснежных участках доминирование переходит к *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria laevigata*, а в микропонижениях и здесь преобладают виды рода *Cladina*. В этом случае покрытие толокнянки альпийской составляет 30%, а лишайников - 70%. Другие компоненты в сообществах практически

отсутствуют. Лишайники являются доминантом яруса и содоминантом сообщества.

Вороничные тундры.

Воронично-лишайниковые тундры встречаются часто, занимая вершины и склоны перевалов, крутые участки нагорных террас. Они приурочены к обдуваемым участкам - либо бесснежным, либо с невысоким снежным покровом. Напочвенный покров в основном сформирован лишайниками и кустарничками. Среди высших растений кроме вороники (*Empetrum hermaphroditum*) встречаются *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca supina*, *Dryas octopetala* и др. Мхи имеют низкое покрытие, наиболее обильны *Racomitrium lanuginosum*, обычен *Dicranum congestum*. Лишайниковый покров неравномерный, чаще доминируют лишайники рода *Cetraria*, но в ряде случаев в качестве доминанта выступают *Cladina*. М.М. Сторожева (1967) в качестве доминанта в этих тундрах на склонах горного массива Денежкин Камень отмечает *Cladina stellaris*. Таким образом, среди воронично-лишайниковых тундр можно выделить кладиновую и цетрариевую. Лишайники играют важную ценоотическую роль, являясь доминантом яруса и содоминантом сообществ.

На Заполярном Урале – в зоне тундр - вороничные тундры приурочены к выпуклым элементам мезорельефа. Общее проективное покрытие 60-90%, неравномерное. В сравнении с доминантным видом значительно менее обильны (Sol.) *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens*; единично встречаются *Betula nana* и *Dryas octopetala*. Из травянистых присутствуют *Hierachloe alpina*, *Festuca supina* и др. Мхи не образуют сплошного покрова, покрытие их не превышает 30 %. Лишайники менее разнообразны, чем в дриадовых тундрах. Обилие максимально у *Cladonia uncialis*, *C. cornuta*, *Cladina rangiferina*, *Stereocaulon paschale*. Обычны *Thamnolia vermicularis*, *Cladina arbuscula*, *Sphaerophorus fragilis*. Много первичных слоевищ кладоний.

На дне неглубоких ложбинок и понижений, где общее проективное покрытие достигает 100% (цветковые – 80%, мхи – 70%, лишайники – 1%), повышается обилие *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens* и стелющегося ерника, лишайники сокращают разнообразие и имеют еще более низкое обилие.

Ивковые тундры широко распространены в нижней части пояса горных тундр Заполярного Урала и в равнинных приуральских тундрах. Приурочены к моренным холмам, конусам выноса, выпуклым частям рельефа, мелкощепнистым и каменистым склонам. К.Н. Игошина (1964) различает ивнячковые тундры с *Salix nummularia* и ползучекустарничковые с *S. arctica* и *S. reticulata*.

Общее проективное покрытие в этих тундрах колеблется от 30 до 80%. Также очень изменчиво покрытие мхов (5-60%) и лишайников (5-40%). Покрытие цветковых - 30-70%. Средняя высота трав 5-7 см, кустарничков - 2-5 см.

Betula nana стланиковой формы имеет покрытие до 10%, высота кустов 5-8 см, растет единично и небольшими куртинками. Кроме доминантных кустарничковых ив обильны *Ledum decumbens*. Менее обильны *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*. Из травянистых видов преобладают *Luzula spicata*, *Carex arctisibirica*, местами - *Festuca supina*, *Calamagrostis holmii*, *C. lapponica*. Изредка рассеянно и единично встречаются *Astragalus subpolaris*, *Campanula rotundifolia*, *Hedysarum arcticum*. Очень редки угнетенные особи *Rhodiola quadrifida*. Моховой ярус разрежен, толщина живого слоя - 0.7 см. Наиболее обильны политриховые мхи.

Среди лишайников наиболее обильны накипные формы (*Ochrolechia*, *Pertusaria*), создающие большее покрытие, чем кустистые, представленные *Thamnolia vermicularis*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata* и др. Общая толщина дернины лишайников не превышает 0.7 см. Состав и структура сообщества, безусловно, определены выпасом оленей. Лишайники – постоянный

компонент сообществ, ценотическая значимость которого снижена и изменена в результате выпаса.

Багульниковые (багульниково-ерниковые) тундры приурочены к пониженным, защищенным от ветра элементам рельефа. Отличаются заметным преобладанием багульника и ерника стелющейся формы высотой до 8 см.

В сообществе, описанном Л.М. Морозовой (2002б) общее проективное покрытие составляет 80-95 %. Высота *Ledum decumbens* 5-10см, покрытие до 30%. Постоянный компонент сообществ - *Betula nana* стланиковой формы 8-15 см высотой, в некоторых сообществах покрывает до 30% площади, образуя низкий разреженный ярус. Травы имеют высоту до 20 см, кустарнички – 4-10 см. Обильны *Vaccinium uliginosum*, *Andromeda polifolia*, *Dryas octopetala*, *Carex bigelowii ssp. ensifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Calamagrostis spp.* Рассеяно и одиночно встречаются *Bistorta major*, *Rubus chamaemorus*, *Equisetum arvense* и др. Из мхов наиболее обилен *Racomitrium lanuginosum*. Лишайники обычно встречаются на бугорках. Представлены *Thamnia vermicularis*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladina arbuscula*, *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *Cetraria islandica*, *Stereocaulon paschale*. В наших описаниях отмечены также *Flavocetraria nivalis*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Nephroma arcticum*.

Лишайники нарушены выпасом, ценотический статус снижен - покрытие их в среднем составляет 10%, что не позволяет считать их ведущим структурным компонентом. К.Н. Игошина (1964) описывала на Полярном Урале багульниково-кладиновые (с *Cladina stellaris*) тундры и подчеркивала, что они сильно выбиты и имеют тенденцию к трансформации в кустарничковые. В настоящее время лишайниковые разности багульниковых тундр не встречаются, а *C. stellaris* обнаруживается крайне редко.

Голубичные тундры занимают значительные площади и приурочены к выровненным поверхностям и склонам террас, встречаются на склонах плато, перевалах, тяготея к нижней части пояса горных тундр, защищенным

от ветра местообитаниям, покрываемым зимой снегом. В разных условиях увлажнения формируются разности с разным участием мхов и травянистых растений. Общее проективное покрытие составляет 95-100%. Среди высших растений преобладает голубика (*Vaccinium uliginosum*). Встречаются *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*, *Carex hyperborea*, *Festuca supina*. Моховой покров сложен политриховыми мхами. Лишайники занимают на разных участках от 30 до 65% площади ценоза. Высота лишайников около 4 см. Доминируют виды родов *Cladina* или *Cetraria* в зависимости от высоты над уровнем моря, микрорельефа, крутизны. Можно выделить мохово-голубично-лишайниковые кладиновые и мохово-голубично-лишайниковые цетрариевые тундры. В тундрах на поверхности террас широкое распространение имеют кладины (20-35%), *Cladonia amaurocraea* (10%) и *Flavocetraria cucullata* (10%), а на пологих склонах доминируют лишайники рода *Cladina* (20%) и *Cetraria islandica* (15%). В понижениях *C. islandica* выходит на позицию доминанта с покрытием 30% и более.

Лишайники в голубичных тундрах часто являются доминантом соответствующего яруса и сообщества в целом, реагируя на изменение условий увлажнения в связи с особенностями мезо и микрорельефа, на изменение высоты над уровнем моря. Характер и динамика субстрата теряют лимитирующее значение. Условия увлажнения обеспечивают разнообразие и доминирование мезофитных лишайников. Именно в голубичных тундрах лишайники создают максимальный запас массы на 1% покрытия (стандартный запас) – 11 г.

П.Л. Горчаковским (1975) описана голубично-вороничная пятнистая тундра с участием лишайников. Тундра встречается на водораздельных плато и пологих склонах седловин. Зарастанию пятен препятствует сплывание грунта в период переувлажнения. Доминируют *Vaccinium uliginosum* и *Empetrum hermaphroditum*. Мхи доминируют в мохово-лишайниковом ярусе. Среди мхов наиболее обильны *Hylocomium pyrenacium*, *H. splendens*,

Rhizidium rugosum. Среди лишайников как наиболее обильный вид выделяется *Cladina rangiferina*. Упомянуты также *Cladina stellaris* и *Cetraria islandica*. Это свидетельствует о значительном увлажнении местообитаний. Лишайники в этом сообществе являются постоянным сопутствующим компонентом.

Арктические голубичные тундры приурочены к выходам мелких камней на выпуклых элементах рельефа и поэтому отличаются высоким обилием не только *Vaccinium uliginosum*, но и *Dryas octopetala*. Менее обильны *Arctous alpina*, *Salix nummularia*. Общее проективное покрытие составляет 90-100%. Средняя высота кустарничков 4-5 см, злаков – до 30 см. Из травянистых растений обильны осоки и *Festuca supina*. Лишайники занимают пятна голого грунта, распространены неравномерно. Ярус не сформирован. Покрытие невысокое - 5-7%. Однако, видовой состав богат. Преобладают *Sphaerophorus fragilis*, *Cladonia uncialis*, *C. macroceras*, *Alectoria nigricans*, *Cetrariella delisei*. Менее обильны, но постоянно присутствуют *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Stereocaulon paschale*, *Cladina arbuscula*, многие кладонии. Камни покрывают накипные и листоватые лишайники. Набор видов и преобладание *Sphaerophorus fragilis* свидетельствует о том, что тундры находятся под воздействием выпаса.

Брусничные горные тундры встречаются на Северном Урале.

Мохово-бруснично-лишайниковая кладиновая тундра описана на крутом восточном склоне горы Халат-Сяхл в центральной части пояса горных тундр. Крутизна склона обусловила существование здесь очень узкой полосы кустарниковых тундр на границе с подгольцовым поясом, а выше по склону место голубичной тундры заняла брусничная.

Покрытие почвы растительностью до 90-100 %. Кустарников нет. Среди высших растений преобладает *Vaccinium vitis-idaea*. Встречаются единично *Anemonastrum biarmiense*, *Arctous alpina*, *Carex hyperborea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca supina*. Травяно-кустарниковый ярус имеет покрытие 50%.

Лишайниково-моховой покров имеет проективное покрытие 70%. В моховом покрове доминируют *Polytrichum strictum*, *P. commune*, *Dicranum congestum*, *Rhizidium rugosum*. Лишайники занимают до 50% площади ценоза. Высота лишайников 4 см. Доминируют *Cladina rangiferina*, *C. mitis*. Встречаются: sp. – *Cetraria laevigata*, *Cladonia amaurocraea*, *Flavocetraria cucullata*; sol. - *Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Bryoria nitidula*, *Cetraria ericetorum*, *Cladina stellaris*, *Cladonia deformis*.

Таким образом, лишайники можно рассматривать как постоянный и очень динамичный компонент сообществ кустарничковых тундр, очень часто являющийся доминантом яруса, микрогруппировок или сообществ.

Кустарниковые тундры

Занимают около 10% территории. Распространены в нижней части пояса горных тундр. В их составе отмечено 78 видов лишайников (Приложение 5, табл. 5.2). Участие лишайников в сложении растительного покрова составляет 15%. Запас массы лишайников колеблется от 20 до 970 г/м², составляя в среднем 359 г/м².

Ерниковые (с *Betula nana*) тундры представлены несколькими группами ассоциаций.

Ерниково-лишайниковая кладиновая (арбускулевая) - тундра занимает понижения рельефа со значительным слоем мелкозема в нижней, переходной к подгольцовому поясу, полосе, на довольно крутых склонах. Задерненность почвы до 100%. Покрытие высших растений 60%. В кустарниковом ярусе доминирует *Betula nana*. В травяно-кустарничковом ярусе обычны *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *V. myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca supina*, *Bistorta major*, *Polygonum viviparum*, *Pachypleurum alpinum* и ряд других. Покрытие лишайников достигает 80%. Преобладают *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria islandica*. Лишайники доминируют в мохово-лишайниковом ярусе и могут в сообществе в целом рассматриваться как содоминант.

Ернково-голубично-лишайниковая кладиновая (рангифериновая) тундра приурочена к повышениям микрорельефа в нижней части пояса горных тундр - к местам с усиленным дренажом. Каменистость в пределах тундровых участков 5-10%. Доминируют *Betula nana* в кустарниковом ярусе и *Vaccinium uliginosum* в кустарничковом. Довольно много *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*. Покрытие лишайников достигает 50%. Наиболее обильны *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, много *Flavocetraria cucullata*, *Stereocaulon paschale*. Высота лишайников 4 см и более. Лишайники являются доминантами мохово-лишайникового яруса и содоминантами в сообществе.

Ерниково-гилокомиевая тундра описана П.Л. Горчаковским (1975) на плоских поверхностях нагорных террас и уступов, на слабо покатых склонах на нижней границе пояса горных тундр. Здесь встречаются единичные деревца *Larix sukaczewii* и *Betula tortuosa*, стланик *Pinus sibirica*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*. Покрытие кустарникового яруса равно 70%, травяно-кустарничкового яруса – 40-50%. В кустарниковом ярусе доминирует *Betula nana*, а в травяно-кустарничковом - *Vaccinium uliginosum* и *Empetrum hermaphroditum*. В лишайниково-моховом ярусе, имеющем покрытие 70-90%, доминируют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. Лишайники с обилием sp. - *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea* не являются ценотически значимым компонентом сообществ.

В арктических высокогорьях ерниковые тундры характерны для дренируемых участков на приозерных понижениях и для пологих склонов в подзоне кустарниковых (южных) субарктических тундр. Общее проективное покрытие составляет 100 % (цветковые – 90%, мхи – 100%, лишайники – 20%). Высота кустов ерника – 30-40 см. Ярус кустарников местами разрежен. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают злаки и осоки, встречается разнотравье.

Лишайники приурочены к бугоркам, сочетаясь с пятнами *Vaccinium uliginosum* и куртинами *Betula nana*. Видовое разнообразие лишайников

высокое (22 вида). Мы связываем это с тем, что лишайники защищены от воздействия выпаса оленей ерником и мощной моховой дерниной. Об этом же свидетельствует присутствие среди доминантов чувствительных к выпасу *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*. К.Н. Игошина (1964) связывает значительные колебания в покрытии лишайников (5-30%) с интенсивностью пастбищного использования.

Вблизи южной границы тундровой зоны на восточном склоне Урала распространены также багульниково-ерниковые моховые кочкарные тундры (Игошина, 1964). Покрытие лишайников и здесь достигает 10%, общее число видов – 13, видовая насыщенность – 5. Наиболее обильны *Thamnia vermicularis*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladina arbuscula*, *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *Cetraria islandica*.

Ивово-мохово-осоковая тундра описана в нижней части пояса горных тундр в понижениях рельефа на склонах Центрального водораздельного хребта на Северном Урале и на склоне горы Косьвинский Камень. Общее проективное покрытие достигает 100%, покрытие цветковых растений - 80%. В кустарниковом ярусе доминирует *Salix glauca*. Покрытие лишайников достигает 30%. Наиболее обильны *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *Cetraria islandica*, местами - *Cetrariella delisei*. Лишайники можно рассматривать как постоянный, значимый компонент, не определяющий, однако, структуру этого сообщества.

В целом в сообществах кустарниковых тундр лишайники выступают в качестве постоянного компонента мохово-лишайникового яруса. Ценотическая значимость лишайников может быть разной, но сообщества с доминированием лишайников в напочвенном покрове занимают небольшую площадь. Чаще в мохово-лишайниковом ярусе господствуют зеленые мхи, а лишайники распределены в моховом покрове или образуют микрогруппировки на возвышениях микро- и нанорельефа.

Травяно-моховые тундры

В сообществах сырых травяно-моховых тундр лишайники, как правило, встречаются изредка. В травяно-моховых сообществах, разбросанных между каменными россыпями и занимающих привершинные террасы, лишайники разрастаются между куртинами трав (злаков, осок и пушиц) и занимают до 10-25% площади. Небольшие пятна образуют кладонии и цетрарии. В таких сообществах на поверхностях нагорных террас, плоских седловинах и перевалах лишайники, безусловно, не являются ценотически высоко значимым компонентом, но могут быть разнообразны и довольно обильны. Запас массы лишайников колеблется от 14 до 56 г/м².

П.Л. Горчаковским (1975) на Северном Урале описаны дриадово-копеечниково-ритидиевая, осоково-ракомитриево-гилокомиевая пятнистая и осоково-пушициево-аулакомниевая тундры.

В **дриадово-копеечниково-ритидиевой** тундре в кустарниковом ярусе, имеющем покрытие 10-20% доминирует *Salix glauca*. Травяно-кустарничковый ярус мощный (покрытие 60-70%). Покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 50%. Преобладают *Rhytidium rugosum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Hylocomium splendens*. Лишайники присутствуют с низким обилием (sol.): *Cladina rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *Flavocetraria nivalis*, *Hypogymnia vittata*.

В **осоково-ракомитриево-гилокомиевой пятнистой** тундре в кустарниковом ярусе, имеющем покрытие менее 10%, наиболее обильны *Salix lanata* и *Betula nana*. Травяно-кустарничковый ярус прерывается пятнами и оголенными каменистыми участками. Покрытие 30-50%. Покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 30-70%. Преобладают *Racomitrium lanuginosum*, *Hylocomium splendens*. Лишайники рассматриваются как примесь с обилием sp. - *Cladonia amaurocraea*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladina stellaris*, *Alectoria ochroleuca*, *Thamnolia vermicularis* или sol. - *Cetraria islandica*, *Cladina rangiferina*.

В **осоково-пушицево-аулакомниевой** тундре, встречающейся на плоских заболоченных поверхностях перевалов и седловин кустарниковый ярус с покрытием около 10% образует *Betula nana*. Травяно-кустарничковый ярус сложен болотными и горно-тундровыми видами, покрытие 50%. Покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 30%. Преобладает *Aulacomnium turgidum*. Лишайники встречаются на вершинах кочек с невысоким обилием (sol.): *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Alectoria ochroleuca*, *Stereocaulon tomentosum* и др. (Горчаковский, 1975).

Ветреницево-моховые и **ветреницево-горлецово-моховые** тундры описаны С.В. Баландиным (Баландин, Ладыгин, 2002) на хребте Басеги. Травяно-кустарничковый ярус этих тундр имеет покрытие 40-60%. Доминирует *Anemonastrum biarmiense*, а также *Bistorta major*. Покрытие мохово-лишайникового яруса – 85-90%. Доминируют *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Cetraria islandica*. Присутствуют sol. – *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia uncialis*, *C. cornuta*, *C. crispata*, *Flavocetraria cucullata*, *Peltigera aphthosa*. На камнях обнаружены *Cladonia bellidiflora*, *C. deformis*, *C. pleurota*.

Несмотря на то, что лишайники оказались доминантом мохово-лишайникового яруса одного из сообществ этого типа тундр и нередкое присутствие их в сообществах травяно-моховых тундр, очевидно, что в травяно-моховых тундрах они выступают как сопутствующий компонент.

5.1.3. Горные луга

В лугах горно-тундрового пояса лишайники отмечены на **криофильных лужайках** - *Peltigera aphthosa*, *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *C. fastigiata*, *Cladina arbuscula*, *Cladonia amaurocraea*, *C. verticillata*, *C. phyllophora*. П.Л. Горчаковский (1975) приводит также *Dermatocarpon aquaticum* и *Nephroma isidiosum*; С.В. Баландин (Баландин, Ладыгин, 2002) – *Cladina rangiferina*, *Cetraria islandica*. Значимой ценотической роли лишайники в этих сообществах не играют - встречаются редко, с очень низким обилием (un.-sol.).

Горные **мезофильные луга** являются значимым компонентом подгольцового пояса. Лишайники в сообществах мелкоразнотравных лугов встречаются редко, малообильны. В сообществах щучковых лугов с обилием sol. отмечены следующие виды: *Cetraria islandica*, *Cladina arbuscula*, *Cladonia cornuta*, *C. deformis*, *C. pleurota*, *Peltigera canina*, на выходах камней - *Cladina arbuscula*, *C. stellaris*, *Cladonia gracilis*, *C. phyllophora* (Баландин, Ладыгин, 2002).

В лесном поясе в сообществах **мелкоразнотравных лугов** обнаружены *Cladina arbuscula* и *Peltigera canina* (Баландин, Ладыгин, 2002).

5.1.4. Горные болота

Болота не являются характерным компонентом высокогорной растительности, но в горных долинах Полярного Урала, особенно в среднем течении рек, обычны (Андреев и др., 1935; Игошина, 1935, 1964).

На верховых **сфагновых болотах**, располагающихся на дне межгорных ложбин на менее обводненных участках в зарослях ерника, среди кустиков голубики встречаются лишайники *Cladina rangiferina*, *C. portentosa*, *Cladonia amaurocraea*, *Stereocaulon paschale*, *Cetrariella delisei*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphthosa*, *Asahinea chrysantha*.

В сообществах **травяно-моховых** низинных болот, располагающихся в долинах, на широких террасах пологих склонов лишайники практически отсутствуют. *Cetrariella delisei*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphthosa* встречаются очень редко, на повышениях микрорельефа. На редких сфагновых буграх покрытие лишайников достигает 40% и более.

Таким образом, в сообществах горных лугов и болот лишайники встречаются нечасто. Несколько более разнообразны и обильны лишайники только там, где мощный травяно-моховой покров прерывается выходами горных пород, перепадами в рельефе, сменой режима увлажнения.

5.1.5. Заросли кустарников

Заросли кустарников на границе горно-тундрового и подгольцового пояса в бореальных высокогорьях являются прибежищем следующих видов лишайников: sp. - *Cladina stellaris*, sol.-sp. – *C. rangiferina*, sol. – *Cetraria islandica*, *Cladonia furcata*, *C. squamosa*, *Flavocetraria cucullata*, *Stereocaulon paschale*. При этом в зарослях кустарниковых ив лишайники не обнаружены (Горчаковский, 1975; Баландин, Ладыгин, 2002), в зарослях *Juniperus sibirica* покрытие лишайников не превышает 1%, а в зарослях *Alnus fruticosa* – достигает иногда 5%. Безусловно, лишайники нельзя назвать значимым компонентом этих сообществ.

В горах тундровой зоны Л.М. Морозовой (2002б) описан ряд кустарниковых сообществ (на высоте 189-240 м). Лишайники обнаружены в напочвенном покрове следующих из них.

В широко распространенных на выровненных участках склонов **ерниках** ценотическое положение лишайников оказывается очень разным. Покрытие колеблется от 5 до 50%.

В ерниках травяно-моховых лишайники присутствуют в качестве постоянного, но не имеющего высокой ценотической значимости компонента. Покрытие цветковых растений в этих сообществах составляет 60-70%, мхов – 95%. Основу напочвенного покрова составляют зеленые мхи, злаки и осоки. Лишайники встречаются небольшими скоплениями под кустами ерника с покрытием не более 5%.

В ерниках травяно-лишайниково-моховых обычны *Cladina arbuscula*, *Cladonia uncialis*, *Cetraria islandica*, *Nephroma arcticum*, *Stereocaulon paschale*, *Peltigera aphthosa*. Значительное покрытие иногда создают первичные слоевища *Cladonia* и накипные лишайники (прежде всего - *Ochrolechia androgina*) на мхах, нарушенных оленями.

Ивняки приурочены к ложбинам, долинам, берегам озер. В долинных ивняках вениково-моховых долинных лишайники очень редки. Здесь можно встретить *Peltigera aphthosa*, *Cetraria islandica*. В прибрежных ивняках

разнотравно-вейниковых лишайники крайне редки (*Peltigera aphthosa*, *Cetrariella delisei*). В ивняках крупнотравных лишайники отсутствуют.

Заросли *Alnus fruticosa* (ольховые криволеся) распространены в нижней части склонов. Они тянутся сплошной полосой, языками поднимаясь вверх по ложбинам, или разорваны на отдельные куртины, чередующиеся с участками, покрытыми тундровой или кустарниковой растительностью. Участие лишайников в структуре напочвенного покрова минимальное, они подавлены травами. Покрытие лишайников обычно менее 1%.

В ольховнике травяно-зеленомошном с ерником отмечено восемь видов лишайников (*Cladonia bellidiflora*, *C. cornuta*, *C. fimbriata*, *C. macroceras*, *C. macrophylla*, *C. ochrochlora*, *C. squamosa*, *Cetrariella delisei*), семь из которых относятся к роду *Cladonia*. В густых зарослях *Alnus fruticosa* *Cladonia uncialis*, *Cladina rangiferina*, *Stereocaulon paschale* обнаружены на прогалине с густым сомкнутым ярусом *Betula nana* и *Vaccinium uliginosum* в напочвенном покрове.

В ольховнике вейниковом напочвенный покров несколько разрежен, в результате выпаса оленей образовались тропы и сбионы. На месте сбоев изредка встречаются *Peltigera aphthosa*, *Nephroma arcticum*, *Ochrolechia androgyna*.

Ольховник разнотравно-моховой прибрежный также имеет разреженный напочвенный покров. Моховой ярус образуют зеленые мхи, их покрытие составляет 70-80%. Лишайники встречаются редко (*Peltigera aphthosa*, *Cetrariella delisei*, *Nephroma arcticum*, виды *Cladonia*).

На крутых склонах у границы леса нами описан ольховник лишайниковый. В напочвенном покрове пятнами встречаются покровы из *Cladina mitis*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*, с участием *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cladonia macroceras*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*, *Asahinea chrysantha* и др.

Таким образом, лишайники не являются постоянным и ценотически значимым компонентом кустарниковых зарослей, тем не менее, в

арктических районах встречаются сообщества кустарников, где лишайники обильны и относительно разнообразны.

5.1.6. Горные леса

В горно-таежном поясе лишайники встречаются в напочвенном покрове, на стволах деревьев и мертвой древесине, а также на выходах горных пород.

Эпифитные лишайники – постоянный компонент лесных фитоценозов, зависящий от состава древостоя, а также его возраста, жизненности, полноты (Трасс, 1965; Бязров, 2002). Эпифитная лишайнобиота горно-таежных лесов Урала довольно богата. Особенно разнообразен видовой состав лишайников на *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Betula pubescens* (Рябкова, 1965а, 1965б; Магомедова, 1991). Запас фитомассы эпифитов максимален в сосновых лесах (Магомедова, 1991, 1996; Магомедова и др., 1991).

На стволах упавших деревьев и пнях также формируются сообщества мхов и лишайников, и чем дальше заходит процесс разрушения древесины, тем ближе эти сообщества по видовому составу к напочвенному покрову. Группа эпиксильных лишайников также постоянно присутствует в лесных сообществах, не играя значимой ценотической роли.

Лишайники на выходах горных пород в горно-лесном поясе представлены относительно небольшим числом видов. Здесь листоватые лишайники семейства *Parmeliaceae* значительно более обильны, чем на россыпях горно-тундрового пояса. Каменные россыпи затягиваются мохово-лишайниковым ковром с участием многих кустистых мезофитов (Магомедова, 1991). На россыпях лишайники имеют высокий ценотический статус, являясь содоминантами и доминантами. Однако, ведущую роль на россыпях в этом поясе играют мхи.

Значимую ценотическую роль могут играть напочвенные лишайники, поэтому ниже мы рассмотрим участие лишайников в сложении напочвенного покрова горных лесов.

Сосновые горные леса представлены на восточном склоне Северного Урала.

Сосняки лишайниковые горные описаны на щебнистых отрогах Центрального водораздельного хребта. Встречаются редко. Сосняк лишайниковый (кладиново-стереокаулоновый) описан на выпуклой поверхности пологого щебнистого склона. Состав древостоя 5С1Л2К1Е1Б. Высота сосен 15м. Полнота 0.8. Напочвенный покров образован: сор.₂ - *Cladina rangiferina*, sp. - *C. arbuscula*. Покрытие лишайников равно 80%. Мхи встречаются в качестве небольшой примеси. Цветковые (кустарнички и осоки) сосредоточены у стволов сосен. По краю лесного массива в нижней части склона расположена полоса, где сплошной покров образует *Stereocaulon paschale*. Очевидно, здесь увлажнение обильно, а субстрат подвижен, что предотвращает экспансию мхов.

Сосняки кустарничково-зеленомошные горные на маломощных почвах, подстилаемых щебнем. В напочвенном покрове в качестве доминантов выступают *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*. Травянистые растения немногочисленны, мощный слой зеленых мхов изредка, на повышениях микрорельефа прерывается лишайниковым покровом из *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*. На пятнах минерального субстрата с выходами горных пород к ним добавляются *Cladonia uncialis*, *Stereocaulon paschale*, *S. tomentosum*, некоторые шиловидные и сцифовидные *Cladonia*. Кое-где такие покровы имеют большое покрытие и большой запас массы, но встречаются они нечасто и площадь их невелика. Чаще лишайники на мощном моховом покрове представлены лишь слоевищами *Peltigera aphthosa*, *Nephroma arcticum*, а у основания стволов обычны *Cladonia cenotea*, *C. chlorophaea*, *C. coniocraea*, *C. deformis*, *C. fimbriata*. Всего в описаниях отмечен 21 вид эпигейных лишайников. Покрытие лишайников колеблется от 0 до 47%, в среднем составляя 8%.

Нарушения мохового покрова приводят к экспансии лишайников, что свидетельствует о том, что в напочвенном покрове сосновых лесов

господствуют зеленые мхи, а лишайники можно рассматривать как постоянный, но мало значимый компонент напочвенного покрова (Магомедова, 1991).

В еловых, пихтово-еловых, березово-еловых горных лесах в напочвенном покрове лишайников крайне мало - пятнами среди зеленых мхов встречаются *Peltigera aphthosa*, *Nephroma arcticum*. У основания стволов, пней, на гниющей древесине можно обнаружить *Cladonia botrytes*, *C. carneola*, *C. digitata*, *C. cenotea*, *C. chlorophaea*, *C. coniocraea*, *C. deformis*, *C. fimbriata*. Местами, на сгнивших стволах, еще на затянутых мхами, разрастаются *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, реже *C. stellaris*. Но в целом напочвенные лишайники занимают менее 1% поверхности почвы, практически не образуя сомкнутых покровов.

В еловых, пихтово-еловых, березово-еловых лесах напочвенные лишайники встречаются в основном у основания стволов и не играют значимой ценотической роли.

Кедровники кустарничково-зеленомошные - наиболее распространенный тип горных лесов на склонах Центрального водораздельного хребта и других горных массивов таежной зоны. Лишайники (*Peltigera aphthosa*, *Nephroma arcticum*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria islandica*) встречаются пятнами среди мощного покрова мхов. На гниющей древесине, у основания пней поселяются лишайники рода *Cladonia* (*Cladonia cenotea*, *C. coniocraea*, *C. deformis*). Сомкнутых покровов лишайники в горных кедровниках не образуют, занимая около 1% площади этих лесов (Магомедова, 1991).

В напочвенном покрове кедровых лесов господствуют зеленые мхи, а лишайники можно рассматривать как постоянный, но мало значимый компонент в структуре их напочвенного покрова (Магомедова, 1991).

Березовые, елово-березовые горные леса на Северном и Приполярном Урале занимают вершинки возвышенностей (650-700 м над ур.м.). В напочвенном покрове доминируют кустарнички (*Vaccinium*

myrtilus) и травы (*Deschampsia flexuosa*, *Geranium albiflorum*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Veratrum lobelianum*). Лишайники встречаются на мертвой древесине (*Cladonia cenotea*, *C. coniocraea*, *C. fimbriata*, *C. deformis*), на камнях (*Cetraria islandica*, *Cladonia chlorophaea*, *C. pleurota*). В этих лесах минимально количество видов эпигейных лишайников, мало эпифитов – как по числу видов, так и по массе (Магомедова, 1991). В напочвенном покрове регистрируются: sol. - *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina*, *Peltigera aphthosa*. Поэтому можно заключить, что лишайники в напочвенном покрове березовых лесов, где господствуют зеленые мхи, не являются ценотически значимым компонентом.

В долинных лиственничных и елово-лиственничных травяно-моховых лесах (хвощевых, травяно-зеленомошных, крупнотравно-вейниковых) Полярного Урала лишайники встречаются только на стволах и на корневых лапах.

Среди **лиственничных редкостойных лесов** Полярного Урала значительным участием лишайников выделяются лишайниковые, лишайниково-моховые, кустарничково-мохово-лишайниковые сообщества. Покрытие лишайников составляет, соответственно, 80%, 40%, 5-10%. В лишайниковых типах леса доминируют *Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia uncialis*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphthosa*. Но доля лишайниковых разностей среди лиственничных лесов невелика (Чертовской и др., 1987). Л.М. Морозовой (2002б) описан лиственничник ерниковый травяно-кустарничково-лишайниково-моховой с низким (10 см, в понижениях до 25 см) разреженным ярусом *Betula nana*, где покрытие цветковых составляет 80%, мхов – 100%, лишайников – 30%. При этом лишайники приурочены к минеральным буграм, на которых доминирует *Dryas octopetala*, а ярус ерника наиболее разреженный и низкий. Среди лишайников в качестве доминанта здесь выступает ксероморфный вид *Cladonia uncialis*. В моховых, травяно-моховых, кустарничково-моховых лиственничных редкостойных лесах лишайники иногда встречаются пятнами

на положительных формах микро- или нанорельефа. В целом же в сообществах лиственничных редкостойных лесов значимой ценотической роли лишайники не играют.

Материалы исследования позволяют заключить, что в горных лесах - переувлажненных, с мощным моховым покровом - нет условий для широкого распространения эпигейных лишайников (Горчаковский, 1950, 1954, 1966а, 1975; Рябкова, 1965а, 1965б; Сторожева и др, 1973; Магомедова, 1991; Магомедова и др., 1986б, 1991; Баландин, Ладыгин, 2002). Доминирование лишайников возможно там, где экспансию мхов сдерживает недостаточное увлажнение и подвижность субстрата. Локальная экспансия лишайников в местах повреждения мохового покрова - временное и незначительное явление в масштабах рассматриваемой территории (Магомедова, 1991; Магомедова и др., 1986б, 1991). Разнообразие лишайников в горных лесах максимально на Северном Урале, а обилие лишайников в лесных сообществах увеличивается с юга на север (Магомедова, 1996).

5.1.7. Горные редколесья

В подгольцовом, так же, как и в горно-таежном поясе на Северном Урале лишайники встречаются в напочвенном покрове, на стволах деревьев и мертвой древесине и на выходах горных пород.

Эпифитная лихенофлора в этом поясе несколько обедняется. При этом на ели, пихте, кедре видов становится несколько больше, а на лиственнице и березе - меньше (Магомедова, 1991). Тем не менее, эта группа лишайников также постоянно присутствует в сообществах подгольцового пояса, не играя значимой ценотической роли.

Лишайники на выходах горных пород в этом поясе разнообразны. Здесь обильны и рассеченнолопастные, и умбиликатные лишайники. Присутствуют многие виды кустистых лишайников – как приуроченные к лесному, так и к горно-тундровому поясу, поскольку термический режим здесь жестче, чем в лесном поясе, но условия увлажнения более

благоприятные, чем в горных тундрах (скопление снега, относительно мягкий ветровой режим).

На склонах Урала в подгольцовом поясе более высоких и массивных гор основными доминантами растительного покрова являются *Betula tortuosa*, *Larix sukaczewii*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, *Picea obovata* (Горчаковский, Шиятов, 1970; Горчаковский, 1975). В суровых условиях подгольцового пояса сомкнутые древостои не формируются, характерно неравномерное, куртинное распределение деревьев. В напочвенном покрове доминируют зеленые мхи, кустарнички, крупнотравье (Горчаковский, Шиятов, 1970; Горчаковский, 1975).

В редколесьях, мелколесьях и криволесьях подгольцового пояса на камнях встречаются *Cetraria islandica*, *Cladina rangiferina*, *C. mitis*, *C. stellaris*, *Cladonia cornuta*, *C. crispata*, *C. deformis*, *C. pleurota*. На мертвой древесине обычны *Cladonia cenotea*, *C. chlorophaea*, *C. deformis*, *C. carneola*. У основания стволов часто обнаруживаются *Cladonia cenotea*, *C. chlorophaea*, *C. coniocraea*, *C. deformis*, *C. macroceras*, *C. phyllophora*, *C. pleurota*, *C. rei*. Все эти лишайники приурочены к местообитаниям, занимающим очень небольшую площадь, и значимой ценотической роли не играют. Ниже мы анализируем участие, которое принимают лишайники в сложении мохово-лишайникового яруса тех сообществ, где их покрытие в составе напочвенного покрова достигает хотя бы 5%.

Березовые криволесья на Северном Урале на склонах Центрального водораздельного хребта представлены сообществами с доминированием в напочвенном покрове зеленых мхов, кустарничков и крупнотравья (Горчаковский, Шиятов, 1970; Горчаковский, 1975).

В березовом криволесье с покровом из *Vaccinium myrtillus* лишайниково-моховой ярус имеет покрытие 20-50%. Доминируют мхи *Dicranum scoparium*, *D. congestum*, *Pleurozium schreberi*. Лишайники покрывают около 10-20%. В описании зарегистрированы *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria islandica*, *Cladonia amaurocraea*, *C. cornuta*,

C. deformis, *C. pleurota*. П.Л. Горчаковский (1975) приводит для таких криволесий также *Cladonia fimbriata* и *Peltigera polydactyla*.

В березовом криволесье с покровом из *Vaccinium uliginosum* в мохово-лишайниковом покрове, покрытие которого равно 50% доминируют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Покрытие лишайников - до 10%. Обнаружены *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia carneola*, *C. macroceras*, *Stereocaulon tomentosum*, *Icmadophyla ericetorum*.

Березовое криволесье крупнотравное отличается слабым развитием мохово-лишайникового покрова - покрытие не превышает 20%; покрытие лишайников 5% (*Peltigera aphthosa*, *Cetraria islandica*, *Cladina rangiferina*).

Пихтовое мелколесье, описанное на склонах Центрального водораздельного хребта, с покровом из *Vaccinium myrtillus* имеет мощный моховой покров (покрытие до 80%). Лишайников мало – покрытие не более 5%. Наиболее обильны (sp.) *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, встречаются (sol.) *C. stellaris*, *Cladonia pухydata*, *C. verticillata* и др.

Лиственничные редколесья описаны на Северном и Полярном Урале.

Лиственничное редколесье с покровом из *Vaccinium myrtillus* на Северном Урале имеет покрытие мохово-лишайникового яруса 30-50%. Покрытие лишайников менее 10%. Основной вклад вносят sp. - *Cladina rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *Cetraria islandica*, *Stereocaulon paschale*, sol. - *Cladina arbuscula*, *Cladonia coccifera*. П.Л. Горчаковский (1975) приводит также *C. deformis* и *C. gracilis*.

В северо-уральском лиственничном редколесье с покровом из *Vaccinium uliginosum* мохово-лишайниковый ярус имеет покрытие 50-70%. В качестве доминанта выступает *Pleurozium schreberi*. Покрытие лишайников составляет 5%. Оно слагается (sp.) *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, а также (sol.) *Cladonia amaurocraea*, *C. carneola*, *C. elongata*, *Cetraria islandica*. П.Л. Горчаковский (1975) приводит также *Cladonia coccifera*.

В полярно-уральских лиственничных криволесьях сфагновых (с *Betula nana*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* и осоками) покрытие лишайников оценено в 1%. Лишайники (*Cladina rangiferina*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia uncialis*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphthosa* и др.) вкраплены в моховой покров. Безусловно, ценотическая роль их минимальна.

Лиственничные голубично-лишайниково-моховые с ерником редколесья на Полярном Урале отличаются наиболее значительным участием лишайников в сложении напочвенного покрова. Общее проективное покрытие 100 % (цветковые – 80-90%, лишайники – 30-40%, мхи – 100%). Отмечено 16 видов лишайников. Наиболее обильны *Cetraria cucullata*, *Cladina amaurocraea*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*.

Кедровые редколесья с лишайниковым покровом описаны для Северного Урала П.Л. Горчаковским (1954, 1975). Древостой слагают *Pinus sibirica*, *Betula tortuosa*, *Picea obovata*. Кустарниковый ярус имеет покрытие 5-19%. Бедный по видовому составу травяно-кустарничковый покров имеет покрытие 10-20%. В напочвенном покрове доминируют лишайники с покрытием 50-60%. Мхи присутствуют как примесь. Среди лишайников наиболее обильны: сор.₂ - *Stereocaulon alpinum*, *Cladina rangiferina*; sp.- *C. arbuscula*, *C. stellaris*, *Alectoria ochroleuca*, *Sphaerophorus fragilis*, *Cetraria islandica*; sol. – *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Asahinea chrysantha*, *Nephroma arcticum*, *Cladonia amaurocraea*.

В кедровом редколесье, описанном нами на Северном Урале на восточном склоне Центрального водораздельного хребта в напочвенном покрове доминирует *Vaccinium uliginosum*, зелеными мхами занято 60% поверхности. Лишайники присутствуют в качестве незначительной примеси – с покрытием около 5%. Отмечены sp. - *Peltigera aphthosa*, *Nephroma arcticum*, *Cladina arbuscula*, *C. stellaris*, *C. rangiferina*, *Cladonia cornuta*, *C. crispata*.

Таким образом, из описанных выше сообществ только в двух лишайники играют значимую роль. В других сообществах подгольцового

пояса представлены единично *Cetraria islandica*, *Cladina rangiferina*, *Cladina arbuscula*, *Peltigera aphthosa*. Очевидно, что значимой ценотической роли они не играют.

Редколесья подгольцового пояса характеризуются меньшим видовым разнообразием напочвенных лишайников, чем горные леса (соответственно 37 и 60 видов). Разнообразие и роль лишайников в нижних поясах гор (лесном и подгольцовом) возрастает с юга на север (Магомедова, 1996).

Наиболее значимую ценотическую роль лишайники играют в первичных лабильных сообществах на останцах, россыпях и осыпях, а также в сообществах каменистых и лишайниковых тундр, часто - в кустарничковых, иногда - в кустарниковых горных тундрах. В сообществах горных лугов, болот, зарослей кустарников лишайники представлены небольшим числом видов и имеют очень низкое обилие. В сообществах горных редколесий и лесов эпигейные и эпифитные лишайники разнообразны. В некоторых лесных сообществах лишайники могут быть обильны, но такие сообщества занимают относительно небольшую площадь. Наибольшую ценотическую значимость лишайники, таким образом, имеют именно в поясе горных тундр и холодных гольцовых пустынях.

5.2. ЛИШАЙНИКИ КАК СТРУКТУРНЫЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ КОМПОНЕНТ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ВЫСОКОГОРЬЯХ

Для того, чтобы показать роль лишайников в структуре фитоценозов, мы проанализировали видовое разнообразие, покрытие и запасы массы лишайников в первичных лабильных и тундровых сообществах, а также показали долю лишайников в покрытии, сравнили запас фитомассы (живой и мертвой массы сосудистых растений) и массы лишайников (без деления на живую и мертвую).

5.2.1. Видовое разнообразие

Видовое разнообразие в первичных лабильных сообществах и в сообществах горных тундр значительно варьирует. Наиболее разнообразны

эпилитные сообщества групп ассоциаций *Physcia caesia* - *Aspicilia caesiocinerea* и *Arctoparmelia centrifuga*, относящиеся к завершающим стадиям формирования лишайникового покрова на каменистом субстрате (табл. 5.2.1). Эпигейные лишайники отличаются разнообразием в каменистых и кустарниковых тундрах. В первом случае мы связываем это с разнообразием местообитаний, в частности, обеспечивающих сочетание облигатных эпилитов и облигатных эпигеидов, во втором – с тем, что благоприятный гидротермический, снеговой, ветровой режим обеспечивает присутствие в сообществах бореальных видов из нижних поясов гор. Наименее разнообразны сообщества лишайниковых тундр, где разнообразие ограничивается конкурентными отношениями между лишайниками, и травяно-моховых тундр, где на стабильном, плодородном, хорошо увлажненном субстрате лишайники не выдерживают конкуренции сосудистых растений.

Таблица 5.2.1

Видовое разнообразие первичных лабильных сообществ

Показатели	Первичные лабильные сообщества										
	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Общее количество видов	10	18	34	9	24	46	43	40	43	49	53
Лишайники	10	18	32	9	24	46	43	40	42	48	52
Мхи	-	-	2	-	-	-	-	-	1	1	1
Видовая насыщенность, видов / 625см ²	3		6	2	6	6	7	10	9	10	12

* Группа ассоциаций: 1 - *Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea*, 2 - *Xanthoria elegans* - *Aspicilia caesiocinerea*, 3 - *Physcia caesia* - *Aspicilia caesiocinerea*, 4 - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecanora polytropa*, 5 - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina*, 6 - *Rhizocarpon geographicum* - *Porpidia flavicunda*, 7 - *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum*, 8 - *Umbilicaria proboscidea* - *Lecidea pantherina*, 9 - *Lecidea pantherina* – *Arctoparmelia centrifuga*, 10 - *Ophioparma ventosa* - *Arctoparmelia centrifuga*, 11 - *Arctoparmelia centrifuga*

Отчетливо выделяются три группы видов:

- виды, которые могут выступать в качестве доминантных и константных, составляющих основу лишайникового покрова – ценотически значимые,

- виды, которые часто встречаются, но значимой ценотической роли не играют ни в одном из сообществ - сопутствующие,

- виды, встречающиеся редко и с низким обилием.

В эпилитных сообществах в группу ценотически важных входит 38 видов (23%), в эпигейных – 23 вида (19%) (Приложение 5, табл. 5.1, 5.2).

В эпилитных сообществах в качестве доминантов выступает 12 видов, 26 видов достигают лишь уровня константных. Почти все виды с высоким ценотическим статусом встречаются в широком спектре сообществ. Максимальное число видов сопутствующих и редких встречается в сообществах одной группы ассоциаций – соответственно 36 и 82%.

Анализ соотношения видов разной ценотической значимости в эпилитных сообществах позволяет заключить, что при небольшом числе доминантных и константных видов доля их особенно велика в сукцессионно слабо продвинутых сообществах (*Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea*, *Lecanora polytropa* - *Rhizocarpon geographicum*). Наибольшим видовым разнообразием таких видов отличаются сообщества *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum*, *Ophioparma ventosa* - *Arctoparmelia centrifuga*, *Physcia caesia* - *Aspicilia caesiocinerea*, *Arctoparmelia centrifuga*. Сопутствующие виды наиболее многочисленны в сообществах групп ассоциаций *Ophioparma ventosa* - *Arctoparmelia centrifuga*, *Arctoparmelia centrifuga*. Редко встречающиеся виды здесь относительно немногочисленны (табл. 5.2.2).

Соотношение видов лишайников разного ценотического статуса в первичных лабильных сообществах (вверху число видов, внизу доля в %)

Ценотический статус	Первичные лабильные сообщества										
	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Доминанты и содоминанты	2	3	4	2	2	3	4	4	3	2	1
	20	3	13	22	8	7	9	10	7	4	2
Константные	2	5	9	3	5	7	14	8	7	12	12
	20	28	28	33	21	15	33	17	17	25	23
Сопутствующие	5	10	16	4	11	29	19	24	27	32	33
	40	56	50	44	46	63	44	60	64	67	63
Редкие	2	-	3	-	6	7	6	4	5	2	6
	20		9		15	15	14	10	12	4	12

*Группа ассоциаций: 1 - *Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea*, 2 - *Xanthoria elegans* - *Aspicilia caesiocinerea*, 3 - *Physcia caesia* - *Aspicilia caesiocinerea*, 4 - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecanora polytropa*, 5 - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina*, 6 - *Rhizocarpon geographicum* - *Porpidia flavicunda*, 7 - *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum*, 8 - *Umbilicaria proboscidea* - *Lecidea pantherina*, 9 - *Lecidea pantherina* – *Arctoparmelia centrifuga*, 10 - *Ophioparma ventosa* - *Arctoparmelia centrifuga*, 11 - *Arctoparmelia centrifuga*

В качестве доминантов в сообществах эпигейных лишайников выступает десять видов (табл. 5.2.3). Наибольшим видовым разнообразием доминантных видов отличаются лишайниковые и кустарничковые тундры. Константные виды наиболее разнообразны в каменистых тундрах, а сопутствующие – в кустарниковых. В последнем случае это, прежде всего, бореальные мезофиты, тяготеющие к нижней части пояса горных тундр. Выраженное доминирование определяет меньшее число видов сопутствующих и редко встречающихся в лишайниковых тундрах. Многочисленная группа редко встречающихся видов в каменистых тундрах – петрофиты, слабые конкуренты.

Среди сопутствующих большая часть видов встречается в сообществах двух (44%) и одного (36%) типа тундр. Петрофильные виды (36%) сосредоточены в каменистых и кустарничковых тундрах. К кустарниковым

тундрам и зарослям кустарников тяготеют 27 видов (31%). 81% редко встречающихся видов зарегистрировано в сообществах тундр одного типа, еще 15% видов - двух типов тундр. То есть редко встречающиеся виды отличает узкая фитоценотическая приуроченность. Практически для всех редко встречающихся видов оказывается возможным объяснить приуроченность: 21 вид можно отнести к петрофильным, 12 обнаруживаются обычно на стволах ив и осин, встречены только в зарослях кустарников, 12 накипных видов растут на мхах и встречаются в сообществах с выраженным моховым покровом. Наконец, 15 бореальных мезофитов приурочены к кустарниковым тундрам в нижней части пояса горных тундр. Три вида тяготеют к особенно влажным местообитаниям.

Таблица 5.2.3

Соотношение видов разного ценотического статуса в разных типах тундр

Ценотический статус	Типы тундр				
	Каменистые	Лишайниковые	Кустарниковые	Кустарниковые	Травяно-моховые
Доминанты и содоминанты	3 / 4*	8 / 21	9 / 13	1 / 1	-
Константные	13 / 16	7 / 18	8 / 12	5 / 6	-
Сопутствующие	39 / 49	21 / 54	37 / 54	51 / 65	13 / 52
Редкие	25 / 31	3 / 8	14 / 21	21 / 27	12 / 48

* количество видов / %

Таким образом, и в эпилитных, и в эпигейных сообществах существует ядро видов, составляющих основу сообществ - в эпилитных сообществах такие виды составляют 23%, в эпигейных – 19%. К.Н. Игошина (1964) отмечает, что среди мхов число постоянных, широко распространенных и часто встречающихся видов составляет 25%.

Эпигейные доминанты представлены большим числом видов, но доля доминантных видов в эпилитных и эпигейных сообществах одинакова (табл. 5.2.2, 5.2.3). Число константных видов примерно одинаково, но доля их в эпигейных сообществах значительно меньше. Сопутствующие виды

значительно более разнообразны в эпигейных сообществах, доля же их примерно одинакова и в эпилитных, и в эпигейных сообществах. Редкие виды в эпигейных сообществах представлены намного большим числом видов, доля их здесь вдвое больше. Большая доля константных видов и меньшая доля редко встречающихся видов в эпилитных сообществах характеризует их как более стабильные и определенные. Определенность видового состава, безусловно, связана с жесткостью режимов среды.

В эпилитных сообществах, как упоминалось выше, постоянно встречается один вид мхов – *Racomitrium lanuginosum*. Формирование эпилитных сообществ мхов и лишайников идет независимо (Магомедова, 1980а, Гольдберг, 2000). В эпигейных сообществах сочетаются лишайники, мхи и цветковые растения. Исчерпывающих данных о соотношении числа их видов в выделенных типах горных тундр нет. Приведем примеры соотношения видового разнообразия лишайников, мхов и цветковых растений в некоторых фитоценозах (табл. 5.2.4).

Таблица 5.2.4

Соотношение числа видов лишайников, мхов и цветковых растений в тундровых сообществах на Северном и Полярном Урале (видов/м²)

Фито- ценотичес- кие группы	Типы тундр				
	Каменис- тые	Лишайни- ковые	Кустар- ничковые	Кустар- никовые	Травяно- моховые
Северный Урал, Денежкин Камень (Сторожева, 1967)					
Лишайники	5-7	6	5-7	6	4-5
Мхи	1	2	1-4	2-8	1-8
Цветковые	4-6	8	8-17	9-12	13-15
Северный Урал, Центральный водораздельный хребет (Магомедова, 1991)					
Лишайники	6-17	3-18	7-20	3-22	2-16
Мхи	1-6	1-9	8-14	5-8	9-16
Цветковые	4-6	1-9	6-19	10-14	10-16
Полярный Урал, Яркеу (Магомедова, 2002б)					
Лишайники	13-29	10-36	18-39	13-29	8-13
Мхи	1-2	1-5	2-7	5-9	6-10
Цветковые	7-12	9-20	7-13	6-21	9-14

В тундрах Северного Урала по числу видов лишайники преобладают в каменистых и лишайниковых тундрах. В кустарничковых тундрах число видов лишайников и сосудистых растений примерно одинаково, а в кустарниковых и травяно-моховых тундрах число видов сосудистых растений в целом выше, чем лишайников, хотя и среди сообществ этих групп формаций встречаются такие, где лишайники более разнообразны. На Полярном Урале видовое разнообразие лишайников во всех сообществах значительно выше. Это связано со снижением доминирующей роли видов рода *Cladina* и *Cetraria islandica*. Доля лишайников в общем числе видов здесь значительно выше в каменистых, лишайниковых и кустарничковых тундрах.

5.2.2. Видовая насыщенность

Видовая насыщенность в сообществах эпилитных лишайников колеблется от 2 до 12 видов на учетную площадку (табл. 5.2.1). Наименьшим видовым разнообразием отличаются слабо сукцессионно продвинутые сообщества (*Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea*, *Rhizocarpon geographicum* - *Lecanora polytropa*). Низкой видовой насыщенностью отличаются также все сообщества аспидилиевой формации, а максимальной – сообщества формации, формируемой *Arctoparmelia centrifuga*.

Среди эпигейных сообществ на Северном Урале наиболее высокой видовой насыщенностью (10 видов на учетную площадку) отличаются сообщества кустарничковых тундр. В каменистых тундрах видовая насыщенность составляет в среднем 5 видов (3-8), в лишайниковых – 6 (4-10), в кустарниковых и травяно-моховых – 2-5 видов на учетную площадку.

5.2.3. Покрытие

Покрытие сообществ эпилитных лишайников – функция возраста. В предыдущей главе описано формирование сообществ эпилитных лишайников и показана связь покрытия и видового разнообразия с возрастом. Отмечены случаи, когда сообщества значительного возраста имеют

значительное покрытие, но не отличаются высоким видовым разнообразием. Среднее покрытие сообществ выделенных нами групп ассоциаций показано в таблице 5.2.5. Наименьшим покрытием характеризуются слабо сукцессионно продвинутые сообщества (*Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea*, *Rhizocarpon geographicum* - *Lecanora polytropa*). Низким покрытием отличаются также все сообщества аспидиелиевой формации, приуроченные к дунитам. Максимального покрытия достигают сообщества с доминированием быстро растущих листоватых лишайников.

Таблица 5.2.5

Покрытие лишайников и мхов в первичных лабильных сообществах (Северный Урал)

Покрытие, %	Первичные лабильные сообщества										
	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Общее	16	40	35	10	30	40	60	65	70	75	80
Мхи	-	-	0	-	-	-	-	-	0	0	3
Лишайники	16	40	35	10	30	40	60	65	70	75	75
Накипные	16	40	30	10	30	40	50	45	40	30	30
Листоватые	-	0	5	-	-	0	10	20	35	30	35
Кустистые	-	-	0	-	-	-	-	0	5	15	10

* Группа ассоциаций: 1 - *Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea*, 2 - *Xanthoria elegans* - *Aspicilia caesiocinerea*, 3 - *Physcia caesia* - *Aspicilia caesiocinerea*, 4 - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecanora polytropa*, 5 - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina*, 6 - *Rhizocarpon geographicum* - *Porpidia flavicunda*, 7 - *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum*, 8 - *Umbilicaria proboscidea* - *Lecidea pantherina*, 9 - *Lecidea pantherina* - *Arctoparmelia centrifuga*, 10 - *Ophioparma ventosa* - *Arctoparmelia centrifuga*, 11 - *Arctoparmelia centrifuga*

В каменистых тундрах общее проективное покрытие сильно варьирует (табл. 5.2.6). Сообщества характеризуются несформированностью ярусной структуры, сложной горизонтальной структурой сообществ - неравномерностью размещения лишайников. При этом покрытие лишайников подвержено меньшим изменениям, чем покрытие других компонентов растительного покрова.

Роль лишайников в структуре каменистых тундр (Северный Урал)

Покрытие, %	Сообщества				
	1*	2	3	4	5
Общее	60	60	50	60	50
Кустарниковый ярус	0	-	0	-	-
Травяно-кустарничковый ярус	<10	<10	30	40	10
Мохово-лишайниковый ярус	60	60	30	30	30
лишайники	25	50	30	25	25
Доля лишайников	50	100	60	50	67

* 1 – ракомитриевая, 2 – алекториевая, 3 – дриадовая, 4 – лойзелеуриевая, 5 – вороничная

В лишайниковых тундрах общее проективное покрытие колеблется от 60 до 100%. Лишайники преобладают в покрытии (табл. 5.2.7). Наиболее сложную структуру имеют травяно-мохово-лишайниковые сообщества с доминированием кладин – здесь относительным обилием отличаются травы, встречаются кустарники. Мхи относительно разнообразны по видовому составу, но покрытие имеют низкое. Максимально покрытие мхов в сферофорусовой тундре. Покрытие травяно кустарничкового яруса меняется от 40% до 10%. Наименьшее покрытие кустарнички и травы имеют в алекториевых тундрах. Среди мхов здесь доминирует *Racomitrium lanuginosum*. В лишайниковых тундрах сомкнутый травяно-кустарничковый ярус обычно не сформирован – цветковые встречаются пятнами. Более равномерное их распределение характерно для травяно-лишайниковых тундр.

Кустарничковые тундры отличаются высоким проективным покрытием и выраженной ярусной структурой сообществ, особенно в багульниковых и голубичных тундрах. Лишайники играют важную роль в мохово-лишайниковом ярусе (табл. 5.2.8). В дриадовых, арктоусовых и вороничных тундрах они формируют микрогруппировки, в которых кустарнички практически отсутствуют. В ивковых и багульниковых тундрах покрытие

лишайников неравномерное, но крупных пятен они не образуют. В голубичных тундрах и в брусничных тундрах лишайники распространены равномерно, образуют несколько разреженный, но равномерный покров.

Таблица 5.2.7

Роль лишайников в структуре лишайниковых тундр (Северный Урал)

Покрытие, %	Сообщества				
	1*	2	3	4	5
Общее	70	100	100	90	80
Кустарниковый ярус	-	0	0	-	-
Травяно-кустарничковый ярус	10	30	20	40	40
Мохово-лишайниковый ярус	65	80	90	60	80
лишайники	60	80	90	60	65
Доля лишайников	86	80	90	67	80

* 1 – алекториевая, 2 – цетрариевая, 3 – кладиновая, 4 – травяно-мохово-лишайниковая (кладиновая), 5 – сферофорусовая

Таблица 5.2.8

Роль лишайников в структуре кустарничковых тундр (Северный Урал)

Покрытие, %	Сообщества						
	1*	2	3	4	5	6	7
Общее	70	70	80	60	90	95	90
Кустарниковый ярус	-	-	-	<10	20	20	0
Травяно-кустарничковый ярус	50	60	60	50	60	60	50
Мохово-лишайниковый ярус	50	50	60	40	40	60	70
лишайники	40	25	30	20	20	30	40
Доля лишайников	57	33	38	33	22	32	44

* 1 – дриадовые, 2 – арктоусовые, 3 – вороничные, 4 – ивковые, 5 – багульниковые, 6 – голубичные, 7 – брусничные

В кустарниковых тундрах высокое покрытие имеют и кустарниковый, и травяно-кустарничковый, и мохово-лишайниковый ярусы (табл. 5.2.9). Доля лишайников очень изменчива. В лишайниковых разностях

кустарниковых тундр покрытие лишайников достигает 90%, а в моховых разностях не превышает 5%.

Таблица 5.2.9

Роль лишайников в структуре кустарниковых тундр (Северный Урал)

Покрытие, %	Сообщества				
	1*	2	3	4	5
Общее	100	100	100	90	100
Кустарниковый ярус	60	50	70	30	40
Травяно-кустарничковый ярус	40	50	45	40	50
Мохово-лишайниковый ярус	90	90	80	80	70
лишайники	85	10-50	5	10	5-30
Доля лишайников	85	10-50	5	11	5-30

* 1 – карликовоберезково-лишайниковая тундра, 2 – карликовоберезково-голубично-лишайниковая тундра, 3 – карликовоберезково-моховая тундра, 4 – карликовоберезково-багульниково-моховая тундра, 5 – ивняково-мохово-осоковая тундра

В травяно-моховых тундрах лишайники имеют очень низкое покрытие (табл. 5.2.10), встречаясь пятнами на положительных формах микро- и нанорельефа.

Таблица 5.2.10

Роль лишайников в структуре травяно-моховых тундр (Северный Урал)

Покрытие, %	Сообщества			
	1*	3	4	5
Общее	95	100	90	95
Кустарниковый ярус	15	<10	10	0
Травяно-кустарничковый ярус	50	40	50	40
Мохово-лишайниковый ярус	40	60	40	60
лишайники	5	10	5	0
Доля лишайников	5	10	6	0

* 1 – кустарничково-разнотравно-моховая тундра, 2 – осоково-моховая тундра, 3 – осоково-пушицево-моховая тундра, 4 – разнотравно-моховая тундра

Таким образом, во всех типах горных тундр, за исключением травяно-моховых, встречаются сообщества, где лишайники доминируют в мохово-лишайниковом покрове. А в лишайниковых тундрах и некоторых разностях каменистых и кустарничковых тундр покрытие лишайников выше, чем покрытие всех других компонентов фитоценозов.

5.2.4. Плотность дернины

Показатель плотности дернины отражает степень сомкнутости лишайникового покрова и оказывает значительное влияние на запас массы.

Максимальная плотность дернины достигается в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре (632 ± 30), минимальная в травянистых и каменистых сообществах (63 ± 12).

5.2.5. Запас массы

Запас массы – чрезвычайно важный показатель, способный продемонстрировать как структуру сообществ, так и роль лишайников в процессах формирования живого вещества (Трасс, 1965; Мартин, 1968г, 1987; Кондратьева, 1977; Мартин, Назаров, 1978; Магомедова, 1979, 1980б, 1996).

Вначале о запасе массы лишайников и ее соотношении с фитомассой (массой сосудистых растений) в пределах первичных лабильных сообществ – на каменных россыпях, осыпях, останцах. Сообщества эпилитных лишайников отличаются низким запасом массы. Основу запаса формируют накипные формы (табл. 5.2.11).

В пределах россыпи сочетаются сообщества с разным запасом массы, общая площадь ими занятая также варьирует (от 10 до 90%). В среднем запас массы эпилитных лишайников составляет 77 ± 11 г/м² в поясе горных тундр и 47 ± 9 г/м² в холодных гольцовых пустынях.

В эпигейных сообществах на россыпях запас массы лишайников достигает 5-10 г/м² (Булатова, Горчаковский, 1974; Горчаковский, 1975). Соотношение массы лишайников (живой и мертвой) и фитомассы мхов и

цветковых растений в таких сообществах составляет 1:1-1:3, массы лишайников и наземной биомассы сосудистых растений 1:1-1:2 (Булатова, Горчаковский, 1974; Горчаковский, 1975). Поскольку общая площадь сообществ эпилитных лишайников многократно превышает площадь, занимаемую эпигейными группировками, соотношение фитомассы и массы лишайников на россыпях в поясе горных тундр составляет 500:1.

Таблица 5.2.11

Запас массы эпилитных лишайников в первичных лабильных сообществах и соотношение сообществ по занимаемой ими площади (Северный Урал)

Показатели	Первичные лабильные сообщества										
	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Масса, г/м ²	30**	100	145	10	50	86	145	167	175	170	175
накипные	30	100	140	10	50	85	135	130	135	120	120
листоватые	-		5	-	-	1	10	37	35	40	45
кустистые	-		0	-	-	-	-	0	5	10	10
Площадь, %	45	45	10	5	15	20	25	15	10	5	5

* Группа ассоциаций: 1 - *Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea* (на дунитах), 2 - *Xanthoria elegans* - *Aspicilia caesiocinerea* (на дунитах), 3 - *Physcia caesia* - *Aspicilia caesiocinerea* (на дунитах), 4 - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecanora polytropa*, 5 - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina*, 6 - *Rhizocarpon geographicum* - *Porpidia flavicunda*, 7 - *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum*, 8 - *Umbilicaria proboscidea* - *Lecidea pantherina*, 9 - *Lecidea pantherina* – *Arctoparmelia centrifuga*, 10 - *Ophioparma ventosa* - *Arctoparmelia centrifuga*, 11 - *Arctoparmelia centrifuga*

** ошибка средних во всех определениях в пределах 10-16%

На моренах запас массы лишайников связан с возрастом морены (Мартин, 1968). На самых древних моренах запас массы эпилитных лишайников превышает 200 г/м². Значительную долю в формировании запаса составляют листоватые формы, поскольку на моренах они появляются в синузиях на ранних стадиях их формирования. Эпигейные синузии на моренах имеют больший запас фитомассы, чем эпилитные - в том числе и на начальных стадиях формирования. Запас массы эпигейных лишайников на

древних моренах невелик – он равен 200-280 г/м², но это в 3-10 раз больше, чем биомасса мхов и цветковых растений.

В горных тундрах Хибин соотношение лишайников и других компонентов фитоценозов составляет 5:1 (Трасс, 1965).

В сообществах горных тундр на Урале запас массы лишайников очень изменчив, поскольку зависит от видового состава, покрытия, высоты и плотности дернины (Кондратьева, 1976, 1977; Магомедова, 1980а, 1986а, 1986б, 1991; Экология Ханты-Мансийского автономного округа, 1997).

Самым высоким запасом отличаются лишайниковые тундры (табл. 5.2.12). Наибольший запас создается лишайниками рода *Cladina* (табл. 5.2.13), соответственно, наибольшим запасом в этом типе тундр обладают кладиновые тундры.

Таблица 5.2.12

Доля сообществ с доминированием лишайников, покрытие лишайников в разных типах тундр и запас массы лишайников (Северный Урал)

Тип тундры	Доля сообществ с доминированием лишайников, %	Покрывтие лишайников, %	Запас массы лишайников, г/м ²
Каменистые	75	20	63±19
Лишайниковые	100	60	551±56
Кустарничковые	65	30	306±39
Кустарниковые	10	15	359±66
Травяно-моховые	1	2	44±14

Каменистые тундры имеют меньший запас лишайников, поскольку покрытие лишайников здесь меньше, лишайники обычно отличаются небольшой высотой. Снижает покрытие доминирование *Alectoria ochroleuca*, поскольку этот вид имеет наименьший стандартный (на 1% покрытия) запасов массы. В этом типе тундр значительную роль в сложении массы играют кустисто-лопастные лишайники (*Cetraria*, *Cetrariella*, *Flavocetraria*), а масса лишайников рода *Cladina* относительно невелика.

Структура запаса массы лишайников в горных тундрах Северного Урала, %

Тип тундры	Группы лишайников разных жизненных форм			
	Кустисто-разветвленные (<i>Cladina</i>)	Шиловидно-сцифовидные (<i>Cladonia</i>)	Кустисто-лопастные (<i>Cetraria</i> , <i>Cetrariella</i> , <i>Flavocetraria</i>)	Нитевидные (<i>Alectoria</i> , <i>Bryocaulon</i> , <i>Bryoria</i>)
Каменистые	30	5	30	35
Лишайниковые	60	10	20	10
Кустарничковые	55	15	20	10
Кустарниковые	70	10	20	0
Травяно-моховые	5	5	90	0

Запас массы лишайников в кустарничковых тундрах чрезвычайно изменчив, как изменчиво покрытие, видовой состав сообществ и высота лишайников. В голубичных и брусничных тундрах лишайники обычно отличаются значительной высотой, доминированием лишайников рода *Cladina*, а также кустисто-лопастных лишайников (*Cetraria*, *Cetrariella*, *Flavocetraria*); в дриадовых – наличием группировок с высоким покрытием; в вороничных - относительно высоким покрытием при более равномерном распределении лишайников по площади ценоза. В целом в этом типе тундр наибольшую массу дают лишайники рода *Cladina*. Именно в этом типе тундр максимальный запас формируют лишайники рода *Cladonia* (табл. 5.2.13).

В кустарниковых тундрах лишайники отличаются большими размерами, высоким покрытием в пределах небольших по размеру микрогруппировок или равномерным распределением в моховом покрове. Значительный запас здесь создается имеющими высокий стандартный запас видами рода *Cladina*, а также *Cetraria islandica*, иногда – *Cetrariella delisei*.

В травяно-моховых и мохово-травяных тундрах лишайники могут образовывать значительный запас массы, но такие тундры встречаются редко. Обычно лишайники в тундровых сообществах этого типа малообильны и имеют низкий запас массы (табл. 5.2.12). В этом типе тундр

максимальна доля кустисто-лопастных лишайников (*Cetraria*, *Cetrariella*, *Flavocetraria*).

Соотношение запаса массы лишайников с массой мхов и цветковых растений в каменистых тундрах оценивается как 3.5:1, в лишайниковых тундрах – от 1:1 до 1:2, в кустарничковых 1:3-1:8, в кустарниковых 1:41, 1:48, в травяно-моховых тундрах 1:12-1:22 (Булатова, Горчаковский, 1974; Булатова, 1978; Андреяшкина, 1985, 1988а, 1988б; Андреяшкина, Пешкова, 1997). На моренах ледников Полярного Урала соотношение между биомассой лишайников и биомассой мхов и цветковых растений составляет 1:3. Лишь на самых древних моренах биомасса высших растений выше, что свидетельствует не об уменьшении значимости лишайниковых синузид, а об увеличении продуктивности ценозов (Мартин, 1968г).

Отметим, что при формальной оценке роли низших растений на основе их биомассы упускается одна из наиболее важных экологических особенностей лишайников – способность покрывать различные субстраты тонкой живой пленкой (Мартин, 1978). Удельная и общая поверхность, занятая низшими растениями, по мнению Ю.Л. Мартина (op. cit.), соизмерима с площадями самих фитоценозов и, соответственно, местообитаний.

Анализ данных о соотношении запаса массы лишайников и надземной фитомассы в некоторых горно-тундровых сообществах на Северном Урале (табл. 5.2.14) показывает, что это соотношение зависит от особенностей формирования каменистых и лишайниковых тундр.

В сообществах скальной серии (каменистая ракомитриево-алекториевая тундра) значительную массу образуют мхи, снижая долю лишайников. При отсутствии моховой дернины доля лишайников резко возрастает (каменистая алекториевая тундра).

Соотношение запаса массы лишайников, надземной фитомассы мхов и цветковых растений в некоторых горно-тундровых сообществах на Северном Урале

Тундра	Запас массы лишайников, г/м ²	Запас надземной фитомассы мхов и цветковых растений, г/м ²	Соотношение массы лишайников и надземной фитомассы сосудистых растений
Каменистые			
Ракомитриево-алекториевая	100	110	1:1
Каменистая алекториевая	70	12	6:1
Лишайниковые			
Алекториевая	170	75	2:1
Цетрариевая	270	20	14:1
Кладиновая	450	220	2:1
Кустарничковые, кустарничково-лишайниковые и лишайниково-кустарничковые			
Дриадовая	160	480	1:3
Арктоусово-лишайниковая	510	1290	1:2.5
Лишайниково-арктоусовая	340	530	1:1.6
Голубично-мохово-лишайниковая	880	640	1.4:1
Голубично-травяно-мохово-лишайниковая	710	340	1:1.9
Голубично-лишайниково-моховая	200	730	1:3.7
Травяно-моховые и мохово-травяные			
Травяно-моховая	18	660	1:36.7
Мохово-травяная	4	1060	1:265

Запас массы лишайников на единицу площади увеличивается в лишайниковых тундрах в сравнении с каменистыми за счет увеличения

высоты лишайников, покрытой лишайниками площади, отчасти – за счет изменения видового состава сообществ, а значит и структуры запаса. В этом отношении наиболее заметна замена нитевидных лишайников на кустисто-разветвленные. В лишайниковых алекториевых тундрах унаследованно сохраняется значительная роль мхов в сообществах скальной серии, а в сообществах щебнистой серии проникновение мхов и цветковых растений сдерживается подвижностью субстрата и неблагоприятными условиями увлажнения. Лишайниковые кладеновые тундры всегда отличаются значительным запасом фитомассы цветковых растений. В цетрариевых тундрах, как в мелкоземной, так и в щебнистой субсериях, доля фитомассы мхов и цветковых оказывается низкой.

В кустарничковых тундрах соотношение запаса массы лишайников и наземной фитомассы чрезвычайно изменчиво и зависит от соотношения лишайников, мхов и цветковых в покрытии, а также от высоты и плотности лишайниковой дернины. В кустарничковых тундрах лишайники зачастую теряют роль не только доминанта, но и содоминанта. Снижают запас массы не только уменьшение покрытия, но и небольшие размеры лишайников и низкая плотность дернины.

В кустарниковых тундрах, где роль лишайников в покрытии еще более значительно снижается, запас на единицу площади практически тот же за счет значительно большей их высоты и преобладания кустисто-разветвленных лишайников. Смена доминирующей жизненной формы, происходящая при переходе к кустарниковым тундрам, приводит к колоссальному скачку в сторону увеличения разрыва между массой лишайников и массой сосудистых растений.

5.2.6. Взаимоотношения между лишайниками и другими компонентами фитоценозов

Обилие лишайников, мхов и цветковых растений в растительном покрове горных тундр варьирует в зависимости от особенностей субстрата,

рельефа и связанного с ним увлажнения и снегонакопления. В определении состава и структуры горно-тундровых сообществ именно экотопические условия играют ведущую роль (Горчаковский, 1975; Магомедова, 1979, 1980а, 1980б, 1982, 1984, 1996, 2002в; Седельникова, Седельников, 1979; Андреяшкина, Пешкова, 1999). Поэтому анализ сопряженностей показывает, на наш взгляд, в большей степени общность экологических требований, нежели характер взаимоотношений между компонентами ценозов. Тем не менее, анализ межвидовых сопряженностей в ряде исследований показал отрицательные связи доминирующих видов цветковых растений и лишайносинузий (Седельникова, Седельников, 1979; Андреяшкина, Пешкова, 1999). И действительно, общей закономерностью является уменьшение покрытия лишайников с увеличением покрытия цветковых растений (Сторожева, 1967; Седельникова, Седельников, 1979).

Основными видами взаимоотношений в сообществах являются конкуренция и средообразование (биотическая трансформация экотопа) (Миркин, Наумова, 1998).

На выветривающихся россыпях в высокогорьях средообразующая роль лишайников состоит в разрушении горных пород (физическом и химическом) и 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 (Магомедова, 1979, 1980а, 1980б, 1991, 1996). Лишайники способны стабилизировать развеваемые пески и создавать условия для освоения их политриховыми мхами, а затем и цветковыми растениями (Магомедова, 1981, 1985б, 1986а, 1994а, 1996, 2000). То есть лишайники способны к биотическим преобразованиям субстрата типа «память» (Миркин, Наумова, 1998). Такое изменение условий среды лишайниками представляют собой пример, когда изменения происходят в лучшую сторону, что является менее распространенным случаем, чем ухудшение условий (Работнов, 1987, 1992).

В то же время, лишайниковая дернина препятствует прогреванию почвы (Kershaw, 1978), проникновению в почву и прорастанию семян (Brown, Mikola, 1974; Kershav, 1985; Чертовской и др., 1987; Кавалаяускане, Брузгулис, 1989 и др.). Известно отрицательное воздействие лишайниковых веществ на травянистые растения (Barbalic, 1963; Вайнштейн, Толпышева, 1975; Fabiszewski, 1975 и др.) и мхи (Еленкин, 1901a; Heilmann, Sharp, 1963; Lawrey, 1977 и др.), а также на микробиоту – микромицеты, водоросли, бактерии (Паринкина, Пийн, 1978, 1982, 1984; Равинская, Вайнштейн, 1976; Толпышева, 1980 и др.). Зоны ингибирования образуются в виде участков, лишенных растительности, между подушками лишайников и цветковыми растениями (Fabirzewski, 1975). Ингибирующее действие лишайниковых кислот свидетельствует о значительной конкурентной способности лишайников (Равинская, 1984) и заставляет учитывать химическое действие лишайников на высшие растения при оценке фитоценотической роли лишайников (Вайнштейн, Равинская, 1978).

К.Н Игошина (1964) на Полярном Урале описала угнетение мхов и цветковых растений в лишайниковых покровах. Н.В. Седельникова (1985) отмечает вытеснение *Vulpicida tilesii* дриадой в щебнистых тундрах нагорья Сангилен. На скальных выходах на Среднем Урале мы наблюдали взаимоотношения ценопопуляций *Cetraria islandica* и *Diantus acicularis*. Умеренный тремплинг без активизации динамики субстрата способствовал доминированию *Diantus acicularis*. Сильное единовременное нарушение, осыпание щебня приводило к доминированию лишайника. Описано также множество промежуточных вариантов совместного произрастания видов. Механическое нарушение мохового покрова в северотаежных лесах Уральских предгорий имеет результатом увеличение участия лишайников в напочвенном покрове (Магомедова и др., 1991).

Наличие конкуренции между лишайниками, мхами и цветковыми растениями в сообществах горных тундр Уральских высокогорий отмечают Н.И. Андреяшкина и Н.В. Пешкова (1997, 1999). Недостоверность связи

между общими запасами биомассы цветковых растений и мохово-лишайникового яруса лишайниковых тундр, определенной с помощью коэффициента корреляции, указывает, по мнению авторов, на отсутствие межъярусных взаимоотношений. Лишайники характеризуются как доминант, но не как эдификатор. Авторы отмечают, что структура лишайниковых и кустарничково-моховых тундр регулируется условиями экотопа, а структура кустарниковых и травяно-моховых тундр – ценотическими отношениями. В целом в сукцессионном ряду от каменистых до кустарниковых и травяно-моховых тундр происходит ослабление роли экотопических условий и увеличение роли ценотических отношений в определении состава и структуры сообществ (Горчаковский, 1975). Формирование ценотических отношений в ходе сукцессий по мере снижения лимитирующей роли субстрата описано нами в сообществах эпилитных лишайников (Магомедова, 1982). Лишайниковые тундры стоят в начале ряда, но и для них характерны ценотические отношения, а в лишайниковых тундрах, иногда в лишайниковых разностях кустарничковых тундр можно говорить и об эдификаторной роли лишайников. Т. Пийн (1979а, 1982б, 1984) отмечает, что лишайники выступают в качестве эдификаторов в полярных пустынях.

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. Среди механизмов, обеспечивающих сосуществование мхов и лишайников – различия в их водном режиме. Мхи поглощают гораздо больше воды на единицу массы или площади, чем лишайники, но быстрее ее отдают (Klepper, 1968). 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; Миркин,

Наумова, 1998). Лишайники относят к стресс-толерантам (пациентам) с низким уровнем конкурентной активности (Мартин, 1982а, 1982б; Миркин, Наумова, 1998). Поэтому в благоприятных условиях, когда виды активно дифференцируются по конкурентной мощности, преимущество остается за мхами и цветковыми.

Сосуществованию видов способствует варьирование баланса конкурентных отношений, основанное на постоянном варьировании среды сообщества – временном (сезонном и многогодичном) и пространственном (Василевич, 1992). В.И. Василевич (op. cit.) характеризует пространственное варьирование как менее значимое для растений. Для лишайниковых сообществ, практически не имеющих сезонных и многогодичных флюктуаций, более значимым является как раз пространственное варьирование. Исследования, проведенные в горах Норвегии, показали существование прямо пропорциональной зависимости между покрытием лишайников и индексом микротопографического разнообразия (Nellemann, 1996). В равнинных тундрах Западной Сибири разнообразием видового состава лишайников отличаются все сообщества с выраженной динамикой - пятнообразованием, образованием бугорков, трещин, разрушением моховой дернины (Магомедова и др., 1993; Магомедова, Морозова, 1997б). Таким образом, разнообразие и доминирование лишайников обеспечивается рядом динамических состояний.

Лишайники, справедливо относимые к стресс-толерантам, могут, в свою очередь быть дифференцированы по жизненной стратегии. В этом случае ярким виолентом оказывается *Cladina stellaris*, способная вытеснять из сообществ не только другие виды лишайников, но также мхи и цветковые, что наблюдается на горячих (Пушкина, 1960; Магомедова, 1981, 1985б, 1996), а также *Ophioparma ventosa*, характеризующаяся очень высоким коэффициентом агрессивности (Магомедова, 1980а, 1991). К эксплерентам можно отнести *Flavocetraria nivalis*, *Sphaerophorus fragilis*, *Cladina mitis*, которые, как будет показано в следующей главе, активны в нарушенных

местообитаниях. Истинными пациентами можно считать пионерные виды лишайников на скальных поверхностях.

5.2.7. Ценотический статус лишайников

Лишайники входят в состав подавляющего большинства растительных сообществ пояса горных тундр. В холодных гольцовых пустынях, где сосудистые растения образуют лишь агрегации, характеризующиеся неустойчивостью видового состава и отсутствием ценотических связей, и лишь иногда - куртинные тундры, лишайники становятся ведущим компонентом растительного покрова. Богат и чрезвычайно мозаичен лишайниковый покров россыпей.

В высокогорьях, особенно арктических, малейшее изменение мезо- и микрорельефа приводит к сильному изменению режимов среды (гидротермического, ветрового, снегового), а вслед за этим растительности. На россыпях и поверхностях каменных глыб эти изменения оказываются максимально резкими. Как было показано выше, 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 пионерных сообществ – и лишайниковых и сосудистых растений, а также сообществ, формирующихся в крайне неблагоприятных условиях среды – в

полярных и холодных гольцовых пустынях, арктических тундрах. Долговременное существование пионерных группировок создает впечатление, что большинство эпилитных сообществ относится к таким пионерным группировкам. А на самом деле соотношение пионерных группировок и сформированных 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 (Мартин, 1969а, 1987; Магомедова, 1979, 1980).

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 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. Лишайники первичных лабильных сообществ являются практически единственным автотрофным компонентом высокогорных экосистем на огромной по площади поверхности выветривающихся каменных глыб и играют ту же роль, какую играет растительный покров, сложенный сосудистыми растениями, там, где условия среды обеспечивают его формирование.

На этом основании мы считаем, что сообщества эпилитных лишайников по своей организации являются образованиями того же характера, что и сообщества высших растений. Этой же позиции

придерживаются Н.В. Седельникова (Седельникова, Седельников, 1979), С.В. Пристяжнюк (2001а).

В других сообществах, где лишайники сосуществуют с мхами и цветковыми растениями, роль их может быть более или менее значимой. Лишайники вступают в конкурентные отношения с цветковыми растениями и мхами, но проявляют себя в качестве доминанта лишь там, где неблагоприятный гидротермический режим и свойства субстрата (подвижность, низкая трофность) препятствуют расселению конкурентов, поддерживая доминирующую роль лишайников.

Как отмечено в главе 2, существует два подхода к определению статуса образуемых лишайниками сообществ: первый заключается в том, что сообщества лишайников рассматривают и классифицируют как самостоятельные растительные сообщества и ассоциации; второй подход состоит в том, что лишайниковые сообщества рассматривают как синузии и соответственно классифицируют.

Обсудим специфические черты лишайниковых синузий, которые были выделены и охарактеризованы Х.Х. Трассом (1966а):

Первая – кратковременность существования. Можно согласиться, что это относится к эпифитным лишайносинузиям. Возраст эпилитных сообществ исчисляется столетиями и тысячелетиями (Мартин, 1967б, 1969б, 1970а, 1971а, 1985а, 1985б, Martin, 1975).

Вторая – лишайниковые синузии очень часто бывают открытыми, незамкнутыми, пятнистыми. Отметим, что открытыми, незамкнутыми, пятнистыми могут быть и сообщества сосудистых растений, в частности – все сообщества на динамичных субстратах. В то же время, сообщества лишайниковых, кустарничково-лишайниковых тундр, а также многие эпилитные сообщества нельзя назвать открытыми.

Третья – бедность в видовом отношении. Заметим, что есть синузии с меньшим видовым разнообразием, например синузия кустарничков в бореальных лесах или тундрах.

Четвертая – конкуренция между организмами заменяется в значительной степени конкуренцией со средой. Вряд ли правомерно ставить вопрос о конкуренции организмов со средой. А исследования сообществ лишайников на обнажениях горных пород демонстрируют ожесточенную конкуренцию между лишайниками (Окснер, 1961, 1962; Мартин, 1968д, 1969а; Магомедова, 1979, 1980а). В эпигейных сообществах в качестве конкурентно активного вида проявляет себя *Cladina stellaris*, вытесняющая в лесных сообществах не только другие лишайники, но и сосудистые растения. Возвращение вытесненных видов становится возможным лишь при нарушении монолитности покрова *Cladina stellaris* (Магомедова, 1981, 1985, 1986а, 1994б, Магомедова, Морозова, 1994, Магомедова и др., 2002).

Пятая – лишайники имеют более узкие амплитуды в сравнении с многими высшими растениями. Среди них есть небольшая группа эвритопных видов, но их немного. Регулирующим фактором состава лишеносинузий является комплекс прямодействующих экологических условий. На наш взгляд, в высокогорьях многие лишайники имеют более широкую экологическую амплитуду в сравнении с рядом цветковых растений, о чем свидетельствует их более широкое распространение в разных типах горных тундр (табл. 5.2.15). Широту экологической амплитуды и большую экологическую пластичность лишайников отмечает и М.П. Андреев (1984), изучавший лишенофлору Анюйского нагорья (Чукотка).

Шестая особенность лишеносинузий – непрерывность. Несмотря на существование хорошо наблюдаемых сукцессионных рядов, как эпифитные, так и эпилитные синузии лишайников представляют собой обособленные, дискретные, внутренне однородные группировки. Напочвенные и скальные синузии, по мнению Х.Х. Трасса (1966а), редко являются дискретными, образуя в краевых частях диффузную смесь разных синузий. Нам кажется, что дискретность лишайникового покрова предопределяется дискретностью экотопов.

Спектр распространения некоторых видов кустарничков и лишайников в горных тундрах Северного Урала

Сообщества	<i>Drias octopetala</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>	<i>Cetraria islandica</i>	<i>Alectoria ochroleuca</i>
Первичные лабильные сообщества	-	-	+	+
Каменистые тундры	+	-	+	+
Лишайниковые тундры	+	-	+	+
Кустарничковые тундры	+	+	+	+
Кустарниковые тундры	-	+	+	-
Травяно-моховые тундры	-	-	+	-

Объединение синузий в таксономические единицы (социететы, унионы, федерации), по мнению Х.Х. Трасса (1964, 1981а, 1981б), необходимо, чтобы получить обзор закономерностей ценологии, экологии и распространения лишайниковых группировок. С этим можно согласиться в рамках эколого-биологического, но не эколого-морфолого-фитоценологического (Корчагин, 1976) подхода к выделению синузий.

Синузиологический подход привлек внимание к изучению экологических и эколого-ценологических групп лишайников, но привел к отрыву изучения лишайников от изучения растительных сообществ. Геоботаниками название «синузия» обычно используется для обозначения комплекса почвенных лишайников в пределах фитоценоза. Если выделять синузии по морфологическим типам, группам жизненных форм или жизненным формам, совокупность лишайников в ценозе останется без названия. Если синузии выделять как совокупность лишайников в пределах микрогруппировок, комплекс синузий, образующий лишайниковый компонент мохово-лишайникового яруса фитоценоза также остается без названия. Мы считаем, что эпилитные лишайниковые сообщества, лишайниковые тундры следует считать фитоценозами и соответственно

классифицировать. В сообществах, где напочвенные лишайники играют подчиненную роль, они должны рассматриваться как неотъемлемая часть этих сообществ – компонент мохово-лишайникового яруса. Термин «синузия» мы относим к совокупности лишайников в пределах микрогруппировок, поскольку это позволяет учесть разнородность условий внутри ценоза и реакцию лишайников на эту разнородность.

Поскольку анализом синузиального подхода к изучению и классификации сообществ эпифитных лишайников мы не занимались, заключение о том, насколько этот подход оправдал себя в этой сфере, оставим специалистам.

Перед лихенологами стоит задача всемерно способствовать выявлению роли лишайников в растительном покрове и экосистемах, в частности, потому, что, как будет показано в следующей главе, именно контроль состояния этого самого чувствительного к антропогенным воздействиям и трудно восстанавливаемого компонента может обеспечить индикацию состояния и тенденций трансформации экосистем.

5.3. РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКОВОГО КОМПОНЕНТА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА АРКТИЧЕСКИХ И БОРЕАЛЬНЫХ ВЫСОКОГОРИЙ

Информация о лишайниках бореальных и арктических горных систем содержится во множестве публикаций, но многообразие аспектов изучения (с преобладанием «флористического»), отсутствие единых методик и единого подхода к оценкам делает чрезвычайно сложным сравнение разнообразия лишайников и их роли в растительном покрове высокогорий гольцового типа. Поэтому мы делаем попытку описательного сравнения ценотической роли лишайников в поясе горных тундр разных горных систем, а также сравним лишайниковый компонент некоторых широко распространенных тундровых сообществ.

5.3.1. Видовое разнообразие

Сравнение видového разнообразия лишайников показало, что в высокогорьях (горных тундрах и холодных гольцовых пустынях) лишайники значительно менее разнообразны, чем в нижних поясах гор (горных лесах и подгольцовых редколесьях). Например, на горном массиве Денежкин Камень на Северном Урале в горных тундрах встречается 35% всех видов (Рябкова, 1965), на Алдано-Инди́гирском междуречье такие виды составляют 36% (Порядина, 2000), в более мягком климате юга Сибири – 54-69% (Седельникова, 1994).

Таблица 5.3.1

Видовое разнообразие лишайников субарктических и бореальных высокогорий

Зональная приуроченность	Урал	Путорана	Алдано-Инди́гирское междуречье	Алтай-Саяны	Сангилен
	Рябкова, 1998	Журбенко, 1986	Порядина, 2000	Седельникова, 1994	
Субарктические	219	92	-	-	-
Бореальные	230	-	138	398-551	371

Видовое разнообразие высокогорных лишайников увеличивается к югу. Это происходит и в пределах одной горной страны (Урал), и в горных системах, расположенных на севере и юге (табл. 5.3.1). Наиболее богаты видами высокогорья юга Сибири - Алтай, Саяны, Сангилен (Седельникова, 1985, 1991, 1994, 2001; Куваев и др., 2002). Эти высокогорья относятся к смешанному типу – здесь сочетаются черты гольцового и альпийского ландшафта (Толмачев, 1948). На севере бореальной зоны (Алдано-Инди́гирское междуречье) видовое разнообразие лишайников уменьшается (Порядина, 2000). В лесотундре Центральной Сибири на плато Путорана оно оказалось минимальным (Журбенко, 1986). Урал занимает промежуточное положение, как в своей субарктической, так и в таежной части (Andreev et al., 1996; Рябкова, 1998).

5.3.2. Роль лишайников в структуре растительного покрова арктических и бореальных горных систем

К арктическим мы относим горные системы, расположенные в зоне арктических полярных пустынь и зоне тундр.

Область арктических полярных пустынь характеризуется главенствующей ролью лишайников в растительном покрове (Городков, 1936, 1956, 1958; Короткевич, 1958; Александрова, 1977). Характерно обилие и относительное разнообразие накипных напочвенных лишайников (*Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Toninia*, *Collema* и др.). Из кустистых лишайников преобладают виды группы «*Cetraria*» (*Cetraria*, *Cetrariella*, *Flavocetraria*) и рода *Stereocaulon*. Почти полностью отсутствуют лишайники рода *Cladina*, кладонии представлены бокальчатыми формами (Александрова, 1977). Возвышенные части арктических островов покрыты ледниками.

В зоне арктических тундр расположены острова Шпицберген, Медвежий, Новая Земля, Вайгач, Врангеля. Растительность **Шпицбергена** хорошо изучена и выделена в автономный округ арктических тундр (Александрова, 1977). На острове преобладают горный рельеф и каменистые грунты. Россыпи и структурные грунты покрыты накипными и листоватыми лишайниками (*Rhizocarpon geographicum*, *Lecanora polytropa*, *Tremolecia atrata*, *Ophioparma ventosa*, *Umbilicaria proboscidea*, *U. arctica*, *U. erosa*, *U. hyperborea*, *Melanelia hepatizon*, *Parmelia omphalodes* и др.). В расщелинах встречаются типичные для таких местообитаний *Sphaerophorus globosus*, *Flavocetraria nivalis*, *Stereocaulon alpinum*, *Cladonia pyxidata*, *Cetraria islandica*. В широко распространенных дриадовых тундрах обычны *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria islandica*, *Ochrolechia frigida*, в кассиоповых – *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria islandica*, *Ochrolechia frigida*, *Rinodina turfacea*, *Psoroma hypnorum* (Александрова, 1977; Тишков, 1981). Кассиоповые тундры на склонах быстро сменяются ракомитриевыми, с высоты 100-250 м увеличивается роль несомкнутых группировок, а выше 500 м цветковые растения единичны, а лишайники пышно развиваются на скалах, чему

способствует обилие туманов (Александрова, 1977). А. Эльвебакк (Elvebakk, 1985) отмечает смену с высотой на силикатных субстратах *Flavocetraria nivalis* на *Sphaerophorus globosus*. В горной части относящегося к этому же округу острова **Медвежий** наибольшую часть территории занимают каменные россыпи, покрытые лишайниками из родов *Rhizocarpon*, *Lecidea*, *Lecanora*, *Umbilicaria* и мхами. Местами образуется мохово-лишайниковая дернина с *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Cladina mitis*, *Cladonia puxidata*, *C. gracilis*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon paschale*, *Parmelia omphalodes*, *Peltigera canina*, *Ochrolechia frigida* и др. (Summerhayes, Elton, 1923 по: Александрова, 1977). На **Новой Земле и Вайгаче** широко распространены дриадовые тундры, а также мохово-лишайниковые, различающиеся по видовому составу лишайников в связи с разными условиями увлажнения, снегонакопления, ветровым режимом. В оснеженных местообитаниях преобладают *Cladina mitis*, *C. rangiferina*, в лишенных снега - *Flavocetraria nivalis*, в сырых каменистых местообитаниях - *Cetrariella delisei*, в сильно обдуваемых местах - *Sphaerophorus globosus*, *Flavocetraria nivalis*. С высотой тундровые сообщества сменяются разреженными группировками. Наиболее обычный лишайник здесь - *Cetrariella delisei* (Александрова, 1977). В горных районах **острова Врангеля** преобладают каменные россыпи, где на камнях и между ними обильны лишайники, типичные для таких местообитаний и в других районах, охарактеризованных выше (Городков, 1958; Петровский, 1967; Александрова, 1977; Добрыш, 1988, 1994, 1995; Добрыш, Макарова, 1998). На верхних уровнях гор цветковые растения практически отсутствуют, лишайники же обильны – сплошь покрывают глыбы гранита даже на самых высоких вершинах (Городков, 1958).

Таким образом, в горных системах арктических островов лишайники составляют основу растительного покрова. В нижней части горных склонов россыпи, покрытые лишайниками, сочетаются с участками кустарничковых и лишайниковых тундр. С высотой кустарничковые тундры быстро сменяются

моховыми (ракомитриевыми), в лишайниковых тундрах господство переходит к *Cetrariella delisei*. Преобладают каменные россыпи, где на камнях и между ними обильны лишайники, типичные для таких местообитаний.

На севере **Скандинавии** безлесные вершины гор среди березовых и сосновых редколесий покрыты тундровыми сообществами с доминированием кустарничков и кустарников. Россыпи покрывают сообщества эпилитных – накипных, листоватых и кустистых лишайников (*Rhizocarpon geographicum*, *Lecanora polytropa*, *Tremolecia atrata*, *Ophioparma ventosa*, *Umbilicaria proboscidea*, *U. arctica*, *U. hyperborea*, *Melanelia hepaticum*, *Parmelia omphalodes* и др.). Ведущим компонентом в растительном покрове считаются сообщества с доминированием *Betula nana* (Muller, 1952; Wistrand, 1965; Jonasson, 1981; Santesson, 1984; Oksanen, Virtanen, 1995; Nelleman, 1997; Virtanen et al., 1999). В напочвенном покрове кустарниковых тундр в зависимости от условий увлажнения, снегонакопления и характера субстрата доминируют лишайники родов *Cladina* или *Stereocaulon* иногда в сочетании с *Vaccinium myrtillus*. В местах скопления снега с хорошим дренажем в качестве доминантов выступают *Cladina mitis* (с *Juncus trifidus*), а при плохом дренаже – стереокаулоны (с *Deschampsia flexuosa*). На севере – на границе лесной зоны и тундры на самых высоких уровнях гор в самых суровых условиях встречаются сообщества с доминированием *Alectoria ochroleuca* в сочетании с *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum*, *Loiseleuria procumbens*. В менее суровых условиях россыпи покрывают сообщества, где доминируют *Empetrum nigrum* и *Flavocetraria nivalis* (Oksanen, 1978, 1995; Oksanen, Virtanen, 1995; Virtanen et al., 1999). В каменистых тундрах преобладает *Alectoria ochroleuca*. Отмечена смена *Cladina* на *Flavocetraria nivalis* с высотой (Oksanen, Virtanen, 1995). Заметим, что в арктических тундрах последний вид сменяется с высотой на *Sphaerophorus globosus*.

В центральной части Скандинавского полуострова в бореальных высокогорьях широко распространены дриадовые, лишайниковые и

ситниковые тундры (Nelleman, 1997, 1998). Во всех сообществах роль лишайников следует признать значительной. Среди лишайников заметную роль играет *Flavocetraria nivalis*, оценку покрытия которой можно использовать для оценки степени ксеротичности местообитаний (табл. 5.3.2). Наиболее значима роль этого лишайника в сухих дриадовых тундрах. В лишайниковых тундрах этот вид сохраняет высокое покрытие, но доля его в покрытии лишайников существенно ниже. В ситниковых тундрах покрытие лишайников весьма значительно, но вклад *F. nivalis* очень невелик.

Таблица 5.3.2

Покрытие лишайников, в том числе *Flavocetraria nivalis*, и трав в некоторых типах горных тундр Скандинавского полуострова (горы Dovre) (по: Nelleman, 1997, 1998), %

	Дриадовые тундры	Лишайниковые тундры	Ситниковые тундры
Лишайники	30±3	62±11	33±1
<i>Flavocetraria nivalis</i>	26±4 (83%)	28±7 (45%)	3±2 (9%)
Травы	10±3	3±1	42±3

Тундры Кольского полуострова чрезвычайно близки горным тундрам Скандинавии (Станюкович, 1973; Александрова, 1977). В **Хибинах** широко распространены лишайниковые разности горных тундр с доминированием лишайников рода *Cladina* (Салазкин, 1933; Городков, 1956; Александрова, 1977), хотя А.В. Домбровская (1970) считает, что для пояса горных тундр наиболее характерными являются цетрариевые группы ассоциаций. Все тундры со значительным участием лишайников приурочены к местообитаниям с низкой влажностью почв.

Каменистые лишайниковые тундры представлены цетрариевыми и алекториевыми ассоциациями. В цетрариевых тундрах наиболее обильны *Flavocetraria nivalis* и *F. cucullata*, обычны *Cetraria islandica*, *C. ericetorum*, *C. nigricans*, *Cetrariella delisei*, *Sphaerophorus globosus*, виды рода *Cladina*,

Cladonia amaurocraea, *C. gracilis*. В алекториевых тундрах основную роль играют *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Bryocaulon divergens*. Встречаются такие тундры на сильно обдуваемых участках. Алекториевые тундры в Хибиных менее распространены, чем на Урале.

А.В. Домбровская (1970) разделяет лишайниковые и кустарничково-лишайниковые тундры на кладониевые (кладиновые - с доминированием *Cladina stellaris*, *C. mitis*, *C. rangiferina*), цетрариевые (с доминированием *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Cetraria islandica*, *C. ericetorum*) и стереокаулоновые (с доминированием *Stereocaulon paschale*). Характеристика лишайникового компонента некоторых тундр дана в таблице 5.3.3. Набор доминантных видов в лишайниковых разностях разных типов горных тундр очень похож, запас массы значителен (Салазкин, 1933).

В лишайниково-кустарничковой тундре около 25% ассимилирующих органов – это слоевища лишайников. Запас массы лишайников оценен в 180-220 г/м² (Лукьянова и др., 1990). В каменистых кустарничковых (дриадовых) и собственно кустарничковых тундрах (дриадовых, вороничных, толокнянковых и черничных) наибольшее распространение имеют *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Cetraria islandica*, *C. ericetorum*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia cornuta*, *Peltigera rufescens*, *P. malacea*. Встречаются также характерные для каменистых тундр *Bryocaulon divergens*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*. В моховых разностях кустарничковых тундр обычны *Cetraria islandica*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladina stellaris*, *C. mitis*, *Cladonia bellidiflora* и др.

Кустарничковые тундры – кустарничковые и лишайниковые ерники - встречаются в нижней части горно-тундрового пояса. Здесь обычны *Cladina mitis*, *C. rangiferina*, *Stereocaulon paschale*, *Cetraria islandica*, *Peltigera aphthosa*, иногда - *Flavocetraria nivalis* (Александрова, 1977).

Ценотическая характеристика лишайников в тундрах Хибинских гор (по: Салазкин, 1933)

Сообщества	Доминанты	Покрытие лишайников, %	Высота лишайников, см	Запас массы лишайников, т/га
Лишайниковая (ягельная)	<i>Cladina stellaris</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Flavocetraria nivalis</i>	50-100	5-10	800
Ерниково-лишайниковая	<i>Cladina stellaris</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i>	60-80	5-10	800
Кочковатая ерниково-лишайниковая	<i>Cladina stellaris</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. mitis</i>	50-80 40-70 20-25	5-10 7-12 7-12	650 500 200
Злаково-лишайниковая	<i>Flavocetraria nivalis</i> , <i>Cladina stellaris</i> , <i>C. mitis</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>	60-90	3-7	500
Пятнистая лишайниковая	<i>Cladina stellaris</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. rangiferina</i>	10-40	4-6	150
Лишайниково-моховая	-	10-30	6-10	200

В травяно-моховых тундрах лишайники «растут отдельными участками» (Домбровская, 1970: стр. 27). Наиболее обычны *Stereocaulon paschale*, *Cetraria islandica*, немного *Cladina mitis*, изредка встречаются *C. rangiferina*, *Cladonia elongata*, *Peltigera canina*, *Psoroma hypnorum*.

На россыпях, осыпях и останцах обычны накипные лишайники – представители родов *Rhizocarpon*, *Lecidea*, *Aspicilia* и др. (Домбровская, 1970; Антонова, 1980, 1981a, 1981b). Из кустистых и листоватых наибольшее значение имеют *Stereocaulon denudatum*, *S. botryosum*, *Melanelia hepaticum*, *M. stygia*, *Arctoparmelia centrifuga*, *Pseudephebe pubescens*, представители *Umbilicaria* (Домбровская, 1963b, 1970).

В горно-тундровом поясе **Уральских гор** лишайники покрывают россыпи и скалы, встречаются во всех типах горных тундр - каменистых (моховых, лишайниковых и кустарничковых), лишайниковых (кладиновых, цетрариевых, алекториевых), кустарничковых (дриадовых, вороничных, голубичных, луазелеуриевых, брусничных), кустарниковых (преимущественно ерниковых) и травяно-моховых с разным обилием (Городков, 1926а, 1926б, 1926в, 1929, 1936; Говорухин, 1929, 1936, 1952; Игошина, 1931, 1933, 1935, 1937, 1960, 1964, 1966а; Андреев, 1935; Андреев и др., 1935; Окснер, 1945; Горчаковский, 1950, 1955, 1957, 1958, 1966а, 1968, 1975; Куваев, 1959, 1962, 1970, 1980б; Рябкова, 1965а, 1965б; Мартин, 1970г; Сторожева, 1967, 1978; Сторожева и др., 1973; Волкова, 1970; Магомедова, 1979, 1980а, 1985а, 1991, 1995; 1996. 2002б).

В лишайниковых тундрах и лишайниковых разностях других типов тундр преобладают кладины. В.Н. Андреев (1935) называет такие тундры типичными. *Cladina arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, реже *C. stellaris* доминируют в горных тундрах на всем их протяжении с севера на юг, уступая позиции в местах с неравномерным увлажнением кустисто-лопастным лишайникам (*Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*) и нитевидным лишайникам (*Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Bryocaulon divergens*) в местах с недостаточным увлажнением. К северу растет роль цетрариевых тундр (с *Cetraria islandica* и *Flavocetraria cucullata*). Выпас оленей приводит к полидоминантности, к утрате доминирующего положения лишайников рода *Cladina* и их исчезновению. Стереокаулоновые тундры, описанные в Хибинах, для Урала не характерны, хотя пятна *Stereocaulon paschale* и других видов встречаются среди россыпей и в тундровых сообществах. Наиболее разнообразные сочетания лишайников формируются в кустарничковых тундрах. В кустарниковых и травяно-моховых тундрах преобладают мезофитные лишайники рода *Cladina*, *Cetraria islandica*, *Cladonia amaurocraea* и *Peltigera aphthosa*. С высотой отмечено сокращение роли лишайников рода и возрастание роли нитевидных, прежде всего

Alectoria ochroleuca, а затем лишайников группы «*Cetraria*» (*Cetraria*, *Cetrariella*, *Flavocetraria*).

В горах **Центральной Сибири** лишайники также являются важнейшим компонентом растительного покрова. В гольцовом поясе в горах Путорана сочетаются растительность скал и осыпей, каменистые, лишайниковые (кладониевая, цетрариевая, алекториевая), кустарничковые (дриадовые, ивковые и кассиопейные), травяные, моховые и лишайниковые тундры (Куваев, 1956, 1975, 1976, 1980а, 1985; Мироненко, 1968, 1975, 1984; Водопьянова, 1976; Норин, 1982, Норин, Китсинг, 1982, Норин и др., 1982; Чернядьева, 1983, 1986).

Каменные россыпи занимают в высокогорьях огромные площади. Основу сообществ на россыпях и останцах составляют широко распространенные виды: *Rhizocarpon geographicum*, *Lecanora polytropa*, *Ophioparma ventosa*, *Lecidea lapicida*, *Aspicilia cinerea*, *Umbilicaria proboscidea*, *Arctoparmelia centrifuga*, *Melanelia commixta*, *M. stygia*, *Parmelia saxatilis* и др. (Журбенко, 1986). Соотношение площади россыпей и тундр зависит от крутизны склонов и увеличивается с высотой. Если в горных тундрах Урала на долю россыпей приходится 30-80% площади склонов, то в горах Путорана «ценотически оформленный» растительный покров (сообщества горных тундр) в гольцовом поясе занимает не более 20%.

В северной части горного массива преобладают кустарничковые, мохово-лишайниковые и травяные тундры (Чернядьева, 1983, 1986). В широко распространенных дриадовых тундрах доминируют *Cetrariella delisei*, *Cetraria islandica*, изредка *Alectoria ochroleuca*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*. В тундрах с участием кустарников *Betula nana*, *Salix glauca*, редко *Juniperus sibirica* лишайники представлены *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cetrariella delisei*, *Cetraria islandica*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Peltigera scabrosa*, *Thamnolia vermicularis* (Чернядьева, 1986). На юге горного массива распространены алекториевые тундры - алекториевые, дриадово-алекториевые, ерниково-алекториевые (Куваев, 1975, 1976, 1980; Мироненко,

1975; Махаева, 1976). На расположенном в подзоне северной тайги к югу от гор Путорана плато Сыверма выше границы леса в растительном покрове преобладают лишайниковые тундры, прежде всего – алекториевые, где участие кустарничков и разнотравья минимально (Мироненко, 1984).

Исчезновение алекториевых тундр отмечено нами в высокогорьях Урала с увеличением высоты над уровнем моря (Магомедова, 1986б), а также в арктических тундрах полуострова Ямал (Магомедова и др., 1993, Магомедова, Морозова, 1997б). На смену им приходят цетрариевые тундры - в высокогорьях с *Cetraria islandica*, в зональных тундрах с *Cetrariella delisei*. Интересно, что кустарнички, характерные для горных тундр Урала *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* в горах Путорана тяготеют к подгольцовому поясу (Чернядьева, 1986). Так же, как на Урале тяготеет к подгольцовому поясу *Vaccinium myrtillus*, встречающаяся в Фенноскандии в горных тундрах. На Урале алекториевые тундры обычны на севере, но в дриадовых тундрах этот вид выступает в качестве доминанта редко, а в ерниковых тундрах – никогда, чрезвычайно редок в лесном поясе. Это связано с большей жесткостью климата в горах Путорана (Приложение 1, табл. 1.1, 1.2). Об этом свидетельствует и концентрация *Cladina* в лесном поясе (Куваев и др., 1974а, 1974б), тогда как на Урале они обильны и в тундрах. Уменьшение роли лишайников рода *Cladina* и увеличение роли ксероморфных *Flavocetraria cucullata*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens* характерно для Восточносибирской провинции субарктических тундр и связывается с усилением континентальности климата в сравнении с Восточноевропейско-Западносибирской провинцией (Александрова, 1977).

В горах **Восточной Сибири** (Хараулахский хребет, Верхнеколымское нагорье, хребты Сунтар-Хаята и Скалистый и др.) в гольцовом поясе, так же, как в других северных высокогорьях, сочетаются горно-тундровые фитоценозы, останцы, россыпи и осыпи.

В горных тундрах расположенного в субарктических тундрах Хараулахского хребта в местах скопления снега преобладают

кустарничковые (дриадовые, голубичные) и лишайниковые тундры с доминированием *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, реже обильны кладины (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*). На открытых ветрам склонах широко распространены тундры из *Alectoria ochroleuca* или *Bryocaulon divergens*. Выше 800 м над уровнем моря растительность разрежена, представлена в основном пятнами лишайников (Александрова, 1977).

В гольцовом поясе расположенных в северной тайге хребтов Сунтар-Хаята и Скалистый на камнях обнаружено 99 видов лишайников, на почве – 19 видов, на обоих видах субстрата - 9 видов. В эпилитно-лишайниковых сообществах найдено 122 вида, в каменистых дриадовых тундрах – 75 видов (Порядина, 2000).

На россыпях Верхнеколымского нагорья отмечено 70 видов (Котлов, 1993). Обильны лишайники рода *Rhizocarpon*, а также *Melanelia stygia* и виды *Umbilicaria*. В первичных лабильных сообществах отмечены куртинки *Flavocetraria cucullata* и *Cladina stellaris*. Наиболее широко распространенными тундровыми фитоценозами являются кустарничково-лишайниковые тундры. Покрытие лишайников в этих сообществах достигает 80%. Основу лишайникового покрова составляет *Alectoria ochroleuca* с покрытием 40%. Менее обильны *Cladina stellaris*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cetraria laevigata*. В числе типичных для этих тундр отмечены 56 видов. В травяно-моховых тундрах обнаружено 15 видов лишайников, покрытие – 30%. Наиболее обильны *Cladina stellaris*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cetraria laevigata*. В наиболее широко распространенных кустарничковых ерничково-ольховниковых сообществах встречается 20 видов лишайников, их покрытие – 30%. Среди доминантов те же *Cladina stellaris*, *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria laevigata*. В широко распространенных на Верхнеколымском нагорье зарослях кедрового стланника покрытие лишайников составляет 60%. Среди наиболее обильных видов *Cladina stellaris*, *Flavocetraria cucullata*, *Stereocaulon paschale*. Всего здесь отмечено 45 видов. Среди них 17 накипных видов, связанных с выходами горных

пород. Наибольшую роль в растительном покрове играют *Cladina stellaris*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cetraria laevigata*. Эти лишайники осваивают большое количество разнообразных экотопов, во многих являются доминантами (Котлов, 1993).

Горы **на юге Сибири** - на южной границе таежной зоны, отличаются высоким видовым разнообразием лишайников. Благодаря работам Н.В. Седельниковой изучено разнообразие и распространение лишайников по высотным поясам и растительным сообществам в горах на юге Центральной Сибири (Седельникова, Седельников, 1979; Седельникова, 1985, 1990, 1991, 1994, 1996, 2001). Выявлено разнообразие лишайников на юге Восточной Сибири – на хребтах Байкальском (Макрый, 1990) и Хамар-Дабан (Урбанавичене, 1997).

Н.В. Седельникова (Седельникова, Седельников, 1979; Седельникова, 1985) выделяет сообщества лишайников на каменистых поверхностях как эпилитно-лишайниковые тундры. В качестве доводов к рассмотрению их в качестве сообществ отнесены: высокое (до 70%) покрытие, наличие постоянных (встречаемость не менее 60%) и доминирующих видов, фитоценоотические взаимовлияния, повторяемость сообществ.

На севере Алтае-Саянской горной области описаны как широко распространенные сообщества, где покрытие накипных лишайников составляет 20-35%, а покрытие листоватых и кустистых – до 70% (в высокогорьях Урала обычны сообщества с противоположным соотношением этих групп лишайников).

В каменистых (крупнощебнистых) тундрах в горах юга Сибири доминирует *Alectoria ochroleuca* с покрытием 20-25%. *Alectoria ochroleuca* характеризуется как эдификатор и доминант (Седельникова, Седельников, 1979; Седельникова, 1985). Видовая насыщенность в таких сообществах достигает 17-20 видов 100 м², 77-80% из них – лишайники. Среди каменистых тундр отмечены также сообщества с доминированием *Empetrum nigrum*. Среди лишайников в этих сообществах доминантом является

Alectoria ochroleuca. Из постоянных видов в первую очередь приводятся *Cetraria odontella*, *Flavocetraria nivalis*, *Vulpicida tilesii*, *Stereocaulon vesuvianum*, *S. glareosum*. В каменистых (мелкощебнистых) тундрах доминирует *Dryas oxyodonta*. В качестве доминанта на нагорье Сангилен отмечена *Vulpicida tilesii* со средним проективным покрытием 25-30%. Их более сукцессионно продвинутый вариант – дриадовые тундры отличаются полидоминантностью лишайниковых синузий. Покрытие лишайников достигает 50%, число видов – 15-20 на 100 м². Это *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cladonia amaurocraea*, *C. uncialis*, *C. macrophylla*, *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria eriocetorum*, *Thamnolia vermicularis* и др. (Седельникова, 1981; 1985).

Лишайниковые тундры формируют высотную полосу. Общее проективное покрытие в сообществах лишайниковых тундр составляет 95%, покрытие лишайников – до 80%. Встречаемость, равную 95% имеют *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cladonia amaurocraea*, *C. uncialis*, *C. macrophylla*, *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria eriocetorum*, *Thamnolia vermicularis*. В роли доминантов выступают *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cladonia amaurocraea*, *C. uncialis*, *Flavocetraria cucullata*. В горах юга Сибири описана интересная кустарничковая тундра с доминированием *Vaccinium myrtillus* и *Cetraria islandica*. Покрытие черники в таком сообществе равно 50-70%, лишайников – 30-80% (*Cetraria islandica* - 20-60%).

Лишайники являются важным компонентом кустарниковых (ерниковых тундр). Ерниковые тундры, в которых значительная роль принадлежит кустистым лишайникам, являются характерным элементом высокогорной растительности высокогорий Алтае-Саянской горной страны (Седельникова, Седельников, 1979; Седельникова, 1991). В фитоценозах с доминированием *Betula rotundifolia* среди кустистых лишайников доминируют *Cladina stellaris* и *Cetraria islandica*. Оба эти вида способны образовывать моновидовые покровы. Характерный компонент ерниковых

тундр – *Peltigera aphthosa*, *P. horizontalis*, *P. malacea*, *Nephroma arcticum*. Ерниковые тундры отличаются высоким разнообразием (102 вида лишайников, 82 вида сосудистых растений). На Урале, с его более влажным и снежным климатом лишайники в ерниковых тундрах, как показано выше, обычны, но играют меньшую ценоотическую роль.

В травяных (овсяницеваых) тундрах зарегистрировано 42 вида лишайников и 36 видов цветковых. Число видов на 100 м² равно 25. Покрытие лишайников достигает 25%, доминирует *Alectoria ochroleuca*, обильна *Cladonia uncialis*. Постоянным компонентом являются и накипные лишайники (*Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Caloplaca*). В уральских высокогорьях овсяницеваые тундры рассматривают как результат трансформации лишайниковых тундр в связи с выпасом оленей (Рябкова, 1965б; Сторожева, 1967).

Н.В Седельникова (1985) замечает, что группа лишайников с высоким покрытием и встречаемостью, создающая основу лишайникового покрова немногочисленна. Большинство видов, как и в сообществах Уральских высокогорий, относится к следующим из выделенных нами групп: имеющие низкую встречаемость и обилие; местами обильные, но с низкой встречаемостью; имеют высокую встречаемость и низкое обилие.

Как и на Урале, в горах юга Сибири отмечена высотная дифференциация типов тундр – на верхних уровнях господствуют эпилитно-лишайниковые и каменистые (щебнистые) тундры. Среднюю полосу высокогорий занимают лишайниковые и кустарничковые тундры. Нижнюю полосу образуют ерниковые тундры (Седельников, Седельникова, 1979, Седельникова, 2001).

Лишайники играют существенную роль в сложении напочвенного покрова во многих типах горных тундр расположенного на севере **Дальнего Востока** Чукотского полуострова (Городков, 1938, 1956; Аврамчик, 1954; Реутт, 1970; Баландин, 1978; Кожевников, 1978; Макарова, 1981; Полежаев, 1980, 1981, 1983, 1984, 1993). Они формируют основу каменистых,

лишайниковых, кустарничково-мохово-лишайниковых, березнячково-ивнячковых мохово лишайниковых, осоково-пушицево-лишайниковых тундр, являются важным компонентом березково-разнотравных и ивнячково-кустарничковых осоково-пушицевых тундр. Лишайниковые горные тундры занимают на Чукотке более 11 млн. га, что составляет около 14% территории (Полежаев, 1993). Для крайнего востока характерны осоково-кустарничково-лишайниковые тундры (Дервиз-Соколова, 1964 по: Александрова, 1977), где наиболее обильны *Cladina arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*. На плоских вершинах и склонах выше 500 м над уровнем моря характерны сообщества криофитных лишайников из *Bryocaulon divergens*, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria nivalis*, *Thamnotia vermicularis* и др. с покрытием 20-50%. Масса лишайников в разных типах горных тундр колеблется от 10 до 550 г/м², достигая 1000 г/м² (Полежаев, 1981, 1993). В отличие от Урала, лишайники доминируют во многих сообществах подгольцового пояса – зарослях кедрового стланника, лиственничных редколесьях.

Лишайниковые горные тундры отличаются значительными запасами массы лишайников, которая в среднем составляет 1150±90 г/м² при покрытии лишайников 100% (Полежаев, 1983). При покрытии 90%, как в кладаных тундрах на Урале, запас массы составит 1035 г/м². На Урале такой запас формируют тундры при высоте лишайников 6 см. Действительно, средняя высота лишайников на Чукотке оценивается в 5.6 см (Реутт, 1970). В Норвегии при покрытии 90% кладаны в лишайниковых тундрах образуют запас массы равный 840 г/м² (высота лишайников неизвестна) (Nellemann, 1996). Сравнение структуры запаса показало, что как на Урале, так и на Чукотке доля лишайников рода *Cladina* составляет 50%. Доля «цетрарий» на Урале 20-27%, на Чукотке – 23%. Доля пепельников (*Stereocaulon*) значительно различается – на Чукотке она составляет 21%, на Урале – около 5%. В то же время, среди 6 % «прочих» на Чукотке оказались сцифовидно-

шиловидные и нитевидные лишайники, доля которых в запасе массы на Урале составляет 20%.

Таблица 5.3.4

Структура запаса массы и покрытия лишайников в лишайниковых тундрах в Норвегии (Nellemann, 1996), на Урале (Андреев, 1935; Магомедова, 1980, 1991, 2002б) и на Чукотке (Полежаев, 1983)

Группа лишайников	Доля в покрытии, %		Доля в массе, %	
	Норвегия	Урал	Урал	Чукотка
<i>Cladina</i>	66	45	50	50
<i>Cetraria</i>	29	25	22-27	23
<i>Stereocaulon</i>	4	5	5	21
<i>Alectoria</i>	1	13	10	н/о

Прямо пропорциональная зависимость между покрытием и запасом массы лишайников (Андреев, 1935; Кондратьева, 1977; Магомедова, 1980а; Nellemann, 1996) позволяет нам соотнести долю вида или группы видов в покрытии с долей в запасе массы лишайников в Норвегии, на Урале и на Чукотке (табл. 5.3.4). При общем покрытии 86% доля лишайников рода *Cladina* в Норвегии составляет 66%, что выше, чем на Урале. Исходя из соотношения веса и покрытия, доля этих лишайников в запасе массы в Норвегии больше, чем на Чукотке. Доля кустисто-лопастных лишайников (группы «*Cetraria*») во всех регионах примерно одинакова. Максимально представлены лишайники рода *Stereocaulon* на Чукотке. Доля нитевидных лишайников (группа «*Alectoria*»), а также кладоний (10%) на Урале наибольшая, что мы связываем с континентальностью климата. Тем не менее, структура покрытия/запаса массы во всех регионах оказывается сходной, а объяснимые различия свидетельствуют о достаточно высокой чувствительности лишайников к региональному комплексу природных условий.

В числе ценоотически значимых на Урале (Магомедова, 1980а, 1991, 2002б) и активных на Чукотке (Андреев, 1984) отмечены одни и те же

группы видов – среди эпигейных из семейств *Cladoniaceae*, *Parmeliaceae*, *Peltigeraceae*; среди эпилитных из семейства *Umbilicariaceae* и рода *Rhizocarpon*. Как и на Урале, таких видов немного. Из 293 видов, отмеченных на Анюйском нагорье, к числу активных относятся 20%, в том числе 34 вида эпигейных (23 в горных тундрах) и 18 эпилитных (Андреев, 1984).

На юге **Дальнего Востока** (хребет Баджал) нижняя граница гольцового пояса расположена на высоте 1200-1500 м. На россыпях силикатных пород типичный комплекс лишайников - обычны *Rhizocarpon grographicum*, *Porpidia flavicunda*, *Lecidea confluens* и др. Среди россыпей в тундровых сообществах также самые типичные виды, отличающиеся, однако, высокой витальностью (Рандлане, 1984).

В горах **Северной Америки** гольцовые ландшафты выражены в меньшей степени (Толмачев, 1948), тем не менее, там представлены и широко распространены и каменистые дриадовые, и лишайниковые, и кустарничковые, и ерниковые тундры (Hanson, 1951, 1953; See, Bliss, 1980; Cooper, 1986; Bliss, 1981, 1997). Лишайники характеризуются как исключительно важный элемент растительности Канадских Кордильер (Bliss, 1956; See, Bliss, 1980; Rassel, Martell, Nixon, 1993) и Аляски (Thomson, 1979).

Как широко распространенные характеризуются сообщества с доминированием *Drias integrifolia*, *D. octopetala*, *D. alascensis*. В лишайниковых разностях дриадовых тундр обычны *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Dactilina arctica*, *Thamnolia vermicularis*, *Sphaerophorus globosus*, *Ochrolechia frigida* и др. Кустарничково-лишайниковые тундры – также обычный компонент североамериканских высокогорий. Наиболее распространенные кустарнички те же, что в высокогорьях Гренландии, Фенноскандии и Урала – *Empetrum hermaphroditum*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Loiseleuria procumbens*, *Arctostaphylos alpina*, *Diapensia lapponica*, *Salix nivalis*. Наиболее широко распространенные и обильные лишайники - *Cladina*

arbuscula, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cladonia uncialis*, *C. amaurocraea*, *C. cornuta*, *C. gracilis*, *Stereocaulon tomentosum*. Среди менее обильных *Ochrolechia frigida*, *C. pleurota*, *Thamnolia vermicularis*. Те же виды отмечены как обильные в кустарниковых тундрах с *Betula nana*, *Salix glauca*, *S. pulchra*. Кустарниковые тундры характеризуются как хорошие зимние пастбища (Rassel, Martell, Nixon, 1993), что позволяет предположить высокое покрытие и значительный запас массы лишайников. В горах на западе Аляски описаны интересные сообщества с *Luetkia pectinata* в качестве доминанта. Покрытие лишайников в этих сообществах достигает 46% (Hanson, 1951). Обильны *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cladonia amaurocraea*, *Peltigera aphthosa*.

Исследователи отмечают особую роль условий увлажнения, а также pH, в регулировании распространения лишайников (See, Bliss, 1980). С сухими дриадовыми тундрами ассоциированы сообщества лишайников *Thamnolia subuliformis/vermicularis* - *Cetraria tilesii*, *Flavocetraria cucullata* - *Thamnolia subuliformis*; с ивковыми тундрами *Flavocetraria cucullata* – *Dactilina arctica* – *Cetraria laevigata*. *Flavocetraria cucullata* индицирует умеренное увлажнение (Barrett, Thomson, 1975). В распространении лишайников большое значение имеют также характер и сроки снегонакопления (Billings, Bliss, 1959; Kershaw, Rouse, 1973; Kershaw, 1975; Larson, Kershaw, 1975). В местах скопления снега преобладают лишайники из родов *Cladonia*, *Peltigera*, *Cetraria* (Hrapko, LaRoi, 1978). При этом разнообразие и покрытие лишайников имеет отрицательную связь с толщиной снежного покрова и покрытием мхов.

В горах Северной Америки, также как и в других горных системах, отмечается сокращение с высотой роли лишайников рода *Cladina* и увеличение доли кустисто-лопастных лишайников (группы «*Cetraria*») (See, Bliss, 1980). Увеличение видового разнообразия лишайниковых сообществ к северу (на Юконе в сравнении с Альбертой) рассматривают как результат возрастающей специализации вдоль градиентов среды. Помимо снижения

разнообразия к югу снижается и роль лишайников в растительном покрове (See, Bliss, 1980). Сообщества со сходной композицией видов лишайников описаны в Альберте, Британской Колумбии, Монтане и Гренландии (See, Bliss, 1980). Г. Хансон (Hanson, 1951) обращает внимание на то, что многие сообщества, описанные исследователями на Аляске очень похожи на сообщества, описанные на севере Норвегии.

Исследователи отмечают недостаток информации о сообществах лишайников для региональных сравнений (See, Bliss, 1980). Выделение региональных особенностей затрудняет то, что многие лишайники широко распространены на севере Американского континента (Thomson, 1972, 1979).

В субарктической **Гренландии** широко распространены кустарниковые, кустарничковые, лишайниковые и каменистые (щебнистые) тундры (Böcher, 1963; Александрова, 1977; Daniëls, 1982). В щебнистых тундрах доминируют *Flavocetraria nivalis*, *Cetraria muricata*, *Alectoria ochroleuca*, причем доминирование последней проявляется все ярче с увеличением высоты над уровнем моря (Hansen, 1978). *Stereocaulon alpinum*, *Cladina mitis*, *Cetraria islandica* обычны в кустарничковых вороничных и голубичных тундрах с относительно благоприятными условиями увлажнения. На склонах с жестким ветровым режимом преобладают тундры с *Cassiope tetragona* и *Flavocetraria nivalis*. Дриадовые тундры (heath) типичны, как и в других горных системах, на богатых кальцием почвах и, соответственно, характеризуются комплексом кальцефильных лишайников (*Cladonia pocillum*, *Dermatocarpon rufescens*, *Psora decipiens*). На россыпях обычны широко распространенные эпилиты – *Lecanora polytropa*, *Rhizocarpon geographicum*, *Pseudephebe pubescens*, *Melanelia hepatizon*, *Umbilicaria proboscidea*, *U. hyperborea*, *U. cylindrica*, а в орнитокопрофильных местообитаниях – *Candelariella vitellina*, *Xanthoria elegans*, *Physcia dubia*, *Protoblastenia rupestris*, *Protoparmelia badia*, *Umbilicaria arctica* и др. В местах скопления снега встречаются типичные для этого типа местообитаний *Peltigera aphthosa*, *P. polydactylon*, *Solorina crocea*,

Pertusaria oculata, *Stereocaulon rivulorum*, *Cladonia amaurocraea*, *C. macrophyllodes* и др. (Hansen, 1971; Hansen, 1978; Daniels, 1982). Таким образом, характер распространения видов и их роль в структуре фитоценозов в Гренландии имеет принципиально тот же характер, что и в выше охарактеризованных горных системах.

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

Видовое и ценотическое разнообразие, состав и структура сообществ лишайников, набор видов-доминантов зависят от региональных климатических особенностей.

Общей закономерностью во всех горных системах 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*»).

5.3.3. Роль лишайников в структуре растительных сообществ

Сравнение состава и структуры растительных сообществ имеет ключевое значение для выявления общих закономерностей и региональных особенностей распространения лишайников, а также и для оценки роли последних в структуре растительного покрова. К сожалению, данные для сравнения крайне скудны. Мы имели возможность сравнить общее видовое разнообразие и разнообразие ценотически значимых (доминантных и обильных) видов в ерниковых тундрах в горах Фенноскандии, Урала и Аляски, что позволяет дать самый предварительный анализ региональных долготных различий разнообразия и ценотической роли лишайников. Несколько более богатой оказалась информационная основа для описания

широтных различий: мы сравнили роль лишайников в сообществах в четырех типах тундр на Урале и нагорье Сангилен, расположенном на южном пределе распространения высокогорий гольцового типа.

Региональные долготные различия

Сравнили видовое разнообразие лишайников и структуру лишайникового компонента ерниковых горных тундр в трех регионах: на севере Фенноскандии (20-32°в.д.), на Урале (59-67°в.д.) и на Аляске (142-154°з.д.).

Для ерниковых тундр в высокогорьях Фенноскандии (Oksanen, Virtanen, 1995), Урала и Аляски (Hanson, 1951) приведено 66 таксонов (65 видов) лишайников.

Сравнение состава и структуры сообществ ерниковых тундр показывает наличие общих видов для гор Фенноскандии, Урала и Аляски. Таких видов оказалось десять, таксонов – одиннадцать. *Cetraria islandica*, *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Nephroma arcticum*, имеющие относительно высокое покрытие в горах Фенноскандии (See, Bliss, 1980) и на Урале, обычные и обильные в горах Аляски (Hanson, 1951), могут рассматриваться как доминанты лишеносинузий. *Cladina mitis* имеет высокое покрытие в ерниках Фенноскандии. *Cladonia amaurocraea*, *Flavocetraria cucullata* обычны, но высоким покрытием не отличаются. *Cladonia carneola*, *C. gracilis*, *C. elongata* имеют низкое покрытие или отмечаются в ряду второстепенных, а *Thamnolia vermicularis* отличается высоким покрытием только на Полярном Урале.

Географические особенности распространения определяют дифференциацию по регионам *Cetraria laevigata*, *Masonhalea richardsonii* и *Omphalina hudsoniana* (Приложение 5, табл. 5.3). Не известны на Урале *Pertusaria coccodes*, *Pilophorus cereolus* (Andreev et al., 1996; Рябкова, 1998). 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 (Приложение 5, табл. 5.2). Некоторые из не определенных до вида таксонов, отмеченных в Фенноскандии, также могут увеличить число общих видов.

Наибольшее число видов (51) выявлено в ерниковых тундрах на Урале, но это, может быть связано с размером обследованной территории. Отдельно на Северном и Полярном Урале выявлено меньше видов – 35 и 39, соответственно. Для Фенноскандии приводится 38 таксонов, для Аляски – 24.

Общих только для Фенноскандии и Урала таксонов оказалось 19, для Урала и Аляски – 4, для Фенноскандии и Аляски – 1 (*Cladonia sulphurina*, отмеченная на Урале в ивняках) (табл. 5.3.5). Наибольшее сходство по видовому составу лишайников ерниковых тундр Фенноскандии и Полярного Урала мы связываем с влиянием выпаса, 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 (*Icmadophila ericetorum*, *Solorina crocea*, *Nephroma arcticum*). О влиянии выпаса свидетельствует и низкое покрытие в этих регионах чувствительных к выпасу *Cetraria islandica* и *Cladina stellaris*. Естественно, что много общих видов имеют Полярный и Северный Урал.

Таблица 5.3.5

Число общих видов лишайников в горных ерниковых тундрах Фенноскандии (Oksanen, Virtanen, 1995), Урала (Магомедова, 1980, 1991, 2002б) и Аляски (Hanson, 1951)

Регионы	Полярный Урал	Северный Урал	Аляска
Фенноскандия	24	16	12
Полярный Урал	-	22	15
Северный Урал	-	-	14

Число видов лишайников, покрытие которых превышает 5% в Фенноскандии равно 10, на Урале – 15. Общими в этой группе оказались пять видов: *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia coccifera*, *C. uncialis*, *Nephroma arcticum*. Более требовательная к условиям увлажнения *Cetrariella delisei* имеет большее покрытие в Фенноскандии, а на Урале выше покрытие у относительно более сухолюбивых *Cetraria islandica* и *C. laevigata*. Такие же пары образуют *Cladina mitis* с *C. arbuscula*, *Ochrolechia spp.* и *O. androgyna*, *Stereocaulon spp.* и *S. paschale*. *Cladonia cornuta*, *Flavocetraria nivalis*, *Sphaerophorus fragilis*, *Thamnolia vermicularis* относятся к более ксерофитным и, вероятно, поэтому на Урале более обильны. При этом перечисленные виды не играют большой ценотической роли в ерниковых тундрах, они никогда не выступают в качестве доминанта лишайносинузий в этом типе тундр, присоединяясь к прочим видам в полидоминантных синузиях на фоне интенсивного воздействия выпаса оленей на Полярном Урале. В связи с этим группу наиболее обильных и ценотически значимых видов можно признать достаточно гомогенной.

На Аляске в качестве наиболее ценотически значимых (chief) и обильных видов приводятся *Cladina mitis*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia gracilis*, *C. pleurota*, *C. uncialis*, *C. furcata*, *C. amaurocraea*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Cetraria islandica*, *Stereocaulon tomentosum*. Половина из этих видов имеют высокое покрытие в Фенноскандии и/или на Урале, остальные шесть относятся к видам с высокой встречаемостью на Урале.

Примерно равное покрытие лишайников, сходство видового состава доминантов и обильных видов позволяют говорить о схожей ценотической роли лишайников в ерниковых тундрах в высокогорьях Фенноскандии, Урала и Аляски. Более обоснованное определение сходства/различия, выявления закономерностей и региональных особенностей требует проведения специальных исследований по единой методике.

Региональные широтные различия

Сравнили видовое разнообразие, покрытие и запас массы лишайников в разных типах горных тундр на Полярном (67°с.ш.) и Северном (62°с.ш.) Урале и на нагорье Сангилен (50°с.ш.).

Нагорье Сангилен расположено на юге Центральной Сибири на границе бореальной и степной зоны. Для выяснения роли синузий лишайников в растительных сообществах нагорья Н.В. Седельникова (1985) выполнила геоботанические описания (площадки 10x10 м) и в их пределах описания лихеносинузий (площадки 20x20 см и 50x50 см). Определен видовой состав, видовая насыщенность, покрытие и запас массы лишайников. Мы имеем возможность сравнить роль лишайников в широко распространенных типах горных тундр на Урале и нагорье Сангилен по этим показателям.

В **каменистых алекториевых тундрах** нагорья Сангилен очевидно выше видовое богатство лишайников и видовая насыщенность (табл. 5.3.6) Покрытие и запас массы лишайников оказался наименьшим на Полярном Урале, что мы связываем с влиянием выпаса оленей. Покрытие накипных лишайников в сообществах этой ассоциации на нагорье Сангилен не превышает 7%, листоватых – 10%. На Урале покрытие тех и других составляет около 5%. На Северном Урале максимально выражено доминирование *Alectoria ochroleuca*. Содоминирующая в сообществах нагорья Сангилен в этом типе тундр *Asahinea chrysantha* на Урале на позиции содоминанта не выходит. В списке постоянных видов в тундрах нагорья Сангилен и Урала общими видами являются *Bryocaulon divergens* и *Cetraria odontella*. На Урале *Bryocaulon divergens* значительное покрытие имеет в арктическом варианте этих тундр. Здесь чаще встречаются также некоторые лишайники рода *Cladonia* (*C. coccifera*, *C. cornuta*, *C. fimbriata*), особенно часто – их первичные слоевища, а также *Asahinea chrysantha*. *Dactylina madreporiformis* на Урале встречается именно в этом типе тундр, но редко. В числе постоянных видов на Урале *Cladina mitis*, *Flavocetraria cucullata*, *F.*

nivalis, а на Сангилене - отсутствующие на Урале *Evernia perfragilis* и *E. tristis* (Седельникова, 1985; Andreev et al., 1996; Рябкова, 1998).

Таблица 5.3.6

Видовое богатство, видовая насыщенность, покрытие и масса лишайников в алекториевых тундрах Урала (Магомедова, 1980, 1991, 2002б) и нагорья Сангилен (Седельникова, 1985)

Ценотические показатели	Урал		Сангилен
	Полярный	Северный	
Видовое богатство, видов	68	62	82
Видовая насыщенность, видов/100 м ²	12	6	16
Покрытие лишайников, %	40	60	60
Запас массы <i>Alectoria ochroleuca</i> , г/м ²	60	170	150

В **дриадовых тундрах** Сангилене и Урала видовая насыщенность лишайников различается мало, имея легкую тенденцию увеличения к югу (табл. 5.3.7). Запас массы лишайников оказался одинаковым на Полярном Урале и Сангилене. На Северном Урале вне выпаса (в сравнении с Полярным Уралом) и в более благоприятных условиях увлажнения (в сравнении с нагорьем Сангилен) запас лишайников в этом типе тундр оказался наибольшим. В зависимости от каменистости и условий снегонакопления и на Урале и на Сангилене в составе дриадовых тундр образуются варианты (ассоциации, иногда группировки), которые можно условно назвать петрофитным (отличающимся и неблагоприятными условиями увлажнения и снегонакопления) и мезофитным. Для первого характерно обилие *Alectoria ochroleuca*, *Flavocetraria nivalis*, *Vulpicida tilesii* (последний на Урале - только на дунитах), *Dactylina madreporiformis* (Сангилен). В сообществах мезофитного варианта обильны *Cladina rangiferina*, *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria islandica*, *Cladonia macroceras*, а также *C. stellaris*, *C. arbuscula*, *Cladonia amaurocraea* на нагорье Сангилен и *Cladina mitis*, *Cladonia uncialis* на Урале. Сравнение набора видов, характерных для мезофитных

группировок, свидетельствует о более жестких условиях среды в высокогорьях Урала.

Таблица 5.3.7

Видовая насыщенность и запас массы лишайников в дриадовых тундрах Урала (Магомедова, 1980, 1991, 2002б) и нагорья Сангилен (Седельникова, 1985)

Ценотические показатели	Урал		Сангилен
	Полярный	Северный	
Видовая насыщенность, видов/100 м ²	14	18	15-20
Запас массы лишайников, г/м ²	40	160	40-60

Основу лишайниковых тундр и на Урале, и на Сангилене составляют следующие виды: *Cladina stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *C. macroceras*, *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria islandica*.

На Северном Урале лишайниковые тундры отличаются меньшей видовой насыщенностью, но высоким покрытием и запасом массы лишайников. Поврежденные выпасом тундры Полярного Урала, тем не менее, отличаются большим запасом массы лишайников, чем лишайниковые тундры на Сангилене при одинаковом покрытии (табл. 5.3.8).

Таблица 5.3.8

Видовая насыщенность, покрытие и масса лишайников в лишайниковых тундрах Урала (Магомедова, 1980, 1991, 2002б) и нагорья Сангилен (Седельникова, 1985)

Ценотические показатели	Урал		Сангилен
	Полярный	Северный	
Видовая насыщенность, видов/100 м ²	20	16	22
Покрытие, %	70	80	70
Запас массы лишайников, г/м ²	450	550	350

Н.В. Седельникова (1985) рассматривает как экологические варианты сообщества с доминированием *Cladina stellaris* и *Cetraria islandica* в

местообитаниях, где зимой много снега, и с доминированием *Cladina rangiferina* в более сухих местообитаниях. На Урале тундры с доминированием *Cetraria islandica* приурочены к сырым и холодным местообитаниям, поднимаются в пояс холодных гольцовых пустынь. Кладиновые тундры обычно полидоминантные, *Cladina stellaris* тяготеет к нижней части горно-тундрового пояса, лишь изредка выступая в качестве доминанта. Наличие нижнего микрояруса из видов *Peltigera* на Сангилене может свидетельствовать о низкой плотности дернины доминирующих видов и объясняет более низкий запас массы при равном покрытии.

На известняковых почвах Сангилене в щебнистых малоснежных или бесснежных зимой местообитаниях встречаются лишайниковые тундры из *Vulpicida tilesii*, *Flavocetraria nivalis*, *Cetraria ericetorum*, *Dactylina madreporiformis*. На Урале похожие лишайниковые тундры встречаются в щебнистых малоснежных местообитаниях на дунитах. Они образованы *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia uncialis*, *Cetraria ericetorum*, *Dactylina arctica*, *Vulpicida tilesii*. Мы относим их к каменистым тундрам в связи с низким покрытием лишайников при значительной площади голого щебня, образующегося при дезинтеграции дунитов в процессе выветривания.

Ерниковые тундры на Урале и Сангилене имеют широкое распространение, тяготея к нижней части высокогорного пояса (Горчаковский, 1975; Седельникова, 1985). Наиболее разнообразны лишеносинузии ерниковых тундр на нагорье Сангилен (табл. 5.3.9). Значительная часть видов с высокими встречаемостью и покрытием на Урале и Сангилене оказались общими - *Cetraria islandica*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia amaurocraea*, *C. macroceras*, *Peltigera apthosa*, *Stereocaulon paschale*, *S. tomentosum*. Высокие встречаемость и обилие *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cladonia uncialis*, *Cetraria ericetorum*, *Dactylina arctica*, *Vulpicida tilesii* свидетельствуют о более ксеротичных условиях формирования ерниковых тундр на Сангилене. Общее

покрытие и запас массы лишайников в ерниковых тундрах Урала и Сангилен очень похожи.

Таблица 5.3.9

Видовая насыщенность, покрытие и масса лишайников в ерниковых тундрах Урала (Магомедова, 1980, 1991, 2002б) и нагорья Сангилен (Седельникова, 1985)

Ценоотические показатели	Урал		Сангилен
	Полярный	Северный	
Видовое богатство, видов	63	76	102
Покрытие, %	5-90	2-85	80-90
Запас массы лишайников, г/м ²	20-570	360*	300-350

* при покрытии 80-85%

Сравнение сообществ четырех широко распространенных типов тундр позволяет заключить, что уровень видового разнообразия (видовое богатство и видовая насыщенность) лишайников на нагорье Сангилен выше, чем на Урале. Это, безусловно, связано с особенностями расположения нагорья Сангилен на границе таежной и степной зон. Сообщества нагорья отличаются большей долей ксерофитных лишайников. Большое значение мы придаем характеру субстратов. На Сангилене формируется специфический комплекс лишайников на известняках, кроме того, выветривание слагающих нагорье горных пород приводит к образованию большого количества щебнистого материала.

Покрытие лишайников в рассмотренных сообществах на всех широтах оказалось одинаковым, а запас массы очевидно большим на Урале. Причиной этого могут быть различия в плотности дернины, высоте лишайников, соотношении разных видов, но информацией, достаточной для расшифровки этого явления мы не обладаем.

Как уже отмечалось, высокогорья юга Сибири считают переходными от гольцового к альпийскому типу (Толмачев, 1948), но лишайниковый компонент растительного покрова этих гор оказывается очень сходным с

лишайниковым покровом типичных гольцов. Интересно, что наибольшая общность видового разнообразия, покрытия и запаса массы лишайников выявлена в сообществах ерниковых тундр, формирующихся в местообитаниях, отличающихся наиболее мягким гидротермическим режимом. В других типах тундр, формирующихся в более жестких условиях среды, региональные различия проявляются более отчетливо.

Таким образом, состав и структура сообществ с доминированием лишайников в высокогорьях гольцового типа на всех широтах и долготах оказываются сходными. Для детального выявления региональных различий нужны специальные исследования с использованием унифицированных методик.

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.

5.4. 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 корм и убежища для множества беспозвоночных.

Лишайники продуцируют основную часть живого вещества на огромной по площади поверхности каменных россыпей, формируют значительную часть биомассы в сообществах горных тундр. Биомасса лишайников может превышать 500 г/м^2 (Wielgolaski, Kjelvik, 1975).

Лишайники участвуют в круговороте CO_2 (Nash, 1996; Lange et al., 1998), а также азота (Crittenden, 1983; Nash, 1996; Longton, 1997), в том числе благодаря способности к азотфиксации, свойственной ряду видов (Crittenden, 1983, 1989; Nash, 1996; Longton, 1997). Это имеет особое значение в азотдефицитных северных экосистемах.

Важной особенностью лишайников является относительно низкая эффективность продукционного процесса. Ю.Л. Мартин (1987) считает, что такая низкая продуктивность, возможно, является одним из приспособлений, позволяющих выжить в неблагоприятных для других растений условиях, когда часть энергии используется на поддержание физиологических процессов, обеспечивающих выживание. Часть продукции используется симбионтом. Доля от общего поступления углерода, которая формирует прирост, составляет 7-15% (Farrar, 1976). Годичный прирост массы лишайников считают равным 5% (Richardson, Finegan, 1973; Кондратьева, 1977; Магомедова, 1980а). Однако, оценивать экологическую функцию лишайников только по уровню продуктивности нет основания, особенно в экстремальных условиях (Мартин, 1987). Следует учесть, что в таких широко распространенных ландшафтах как полярные пустыни и высокогорья, а также в некоторых типах тундр масса лишайников многократно превосходит биомассу высших растений. Кроме того, сумма поверхностей, покрытых лишайниками превышает площадь территории, занятой сообществом. Если добавить, что поверхность самих лишайников в несколько раз превышает покрытую ими площадь (их проективное покрытие), то оказывается, что в пределах экосистемы лишайники создают огромную поверхность, через которую происходит обмен веществ (Мартин, Назаров, 1978). В зависимости от роли лишайников в структуре растительного сообщества их вклад в годовую продукцию может быть разным. Например, в горных тундрах Хибин в ерниковой тундре доля лишайников в наземной фитомассе составляет около 20%, а в годичной продукции – 3-7%. В кустарничково-

лишайниковой тундре (арктоусово-воронично-кладиновой) их доля, соответственно, 50% и 16-17% (Шмакова, Кудрявцева, 2002).

Особую роль играют лишайники в процессах выветривания горных пород и почвообразовании. В этом отношении принципиальным является следующее. Лишайники поселяются на поверхности пород, не доступных для поселения высших растений, и включают эти поверхности в биосферные процессы. Даже в чрезвычайно жестких условиях антарктических пустынь эндолитные лишайниковые сообщества аккумулируют от 10 до 100 г·м⁻² органического углерода (Vestal, 1988). Гуминовые и фульвовые кислоты при разрушении слоевищ лишайников образуют комплексы с алюминием и железом (Jones, Wilson, 1985). Скопление продуктов разрушения слоевищ лишайников, частиц горных пород и пылевых частиц, аккумулированных лишайниками служат основой формирования примитивных почв (Seaward, 1997). Роль лишайников в процессах выветривания и почвообразования проявляется также опосредованно. Органическое вещество и лишайниковые продукты обеспечивают процветание бактериального населения, особенно вокруг гиф, за счет чего повышается степень воздействия на породу (Ariño et al, 1995). Лишайники увеличивают доступность минеральных элементов для растений, обеспечивают растения двумя важнейшими видами ресурсов - водой и питательными веществами. В связи с этим отмечается положительная корреляция между сообществами эпилитных лишайников и петрофитными группировками сосудистых растений (Carcia-Rowe, Saiz-Jimenes, 1991; Harper, Pendleton, 1993). Питающиеся эндолитными лишайниками беспозвоночные разрушают горную породу и производят 200 г/га/год⁻¹ органического материала (испражнений) (Shachak et al., 1987). Кроме того, они используют около 4.4 кг/га/год⁻¹ частиц песчаника, разрушенного лишайниками, для строительства раковин (Wessels, Wessels, 1993). Эффективность почвообразования в результате деятельности улиток, поедающих эндолитные лишайники в пустыне Негев (69.5-110.4 г/м²/год), практически равна интенсивности образования эоловых пылевых отложений

(Shachak et al., 1987). Принципиальное значение имеет способность лишайников вовлекать в круговорот большое количество вещества, которое подвергается последующим превращениям физического и биогенного характера (Мартин, 1987).

В качестве третьего аспекта оценки роли лишайников в экосистемах мы рассматриваем их способность влиять на состав и структуру сообществ растений и животного населения. Лишайники демонстрируют антибиотическую активность, регулируя состав почвенных микробоценозов и ограничивая возможности расселения высших растений. В последнем случае важное значение имеет механическое и химическое препятствование прорастанию семян (Brown, Mikola, 1974; Kershav, 1985; Чертовской и др., 1987; Кавалаяускане, Брузгулис, 1989).

Будучи основным зимним кормом северного оленя и карибу, лишайники имеют ключевое значение в существовании этого вида (Thompson, McCourt, 1980; Voertje, 1984; Thomas, Hervieux, 1986; Klein, Vlasova, 1992; Danell et al., 1994; Perez-Llano, 1994; Kojola et al., 1995; Klein, Magomedova, in press и др.), в связи с чем им принадлежит особая роль в экономике и культуре северных этносов. Оленеводство и охота на дикого северного оленя и карибу обеспечивает выживание народов Севера экономически, определяет образ жизни, мировосприятие. Перспективы сохранения, как традиционного природопользования, так и этно-экологических особенностей целиком зависят от сохранения кормовой базы оленеводства. Мы включаем социально-экономический аспект в оценку роли лишайников в экосистемах, поскольку, несмотря на то, что с развитием оленеводства выпас оленей превратился в фактор антропогенного воздействия, в основе лежат природные закономерности отношений организмов разных трофических уровней.

Выше мы охарактеризовали лишайники как чрезвычайно важный структурный компонент растительного покрова высокогорий и важный функциональный компонент - продуцент, создающий значительный запас

массы. Во многих высокогорных сообществах запас массы лишайников многократно превышает запас биомассы высших растений.

Показано, что лишайники состоят в конкурентных отношениях с цветковыми растениями и мхами, проявляя себя в качестве доминанта там, где неблагоприятный гидротермический режим и свойства субстрата (подвижность, низкая трофность) препятствуют расселению конкурентов, поддерживая доминирующую роль лишайников.

В этом разделе мы намерены обратить внимание на почвообразующую функцию лишайников и их роль в пищевых цепях.

5.4.1. Участие лишайников в выветривании горных пород и почвообразовании

Как было отмечено в главах 3 и 4, лишайники отличаются способностью поселения на минеральных и подвижных субстратах, в условиях неустойчивого увлажнения и жесткого температурного режима благодаря ряду физиологических и морфологических особенностей.

Лишайники всегда считали значимым агентом выветривания горных пород и почвообразования (Еленкин, 1901а, 1908, 1921; Plitt, 1927; Полюнов, 1945, 1948а, 1948б; Ярилова, 1947; Красильников, 1949а, 1949б, 1949в; Левин, 1949а, 1949б; Schatz et al., 1954, 1956; Ковда, 1956; Klement, 1959; Schatz, 1963а, 1963б; Jacks, 1965; Мартин, 1967б, 1975, 1987; Hale, 1974; Ugolini, Perdue, 1968; Jackson, Keller, 1970; Lange, 1972; Syers, Iskandar, 1973; Горчаковский, 1975; Martin, 1975 и др.). Они разрушают горные породы, способствуют накоплению мелкозема и служат источником органического вещества почвы.

Вначале внимание исследователей было сконцентрировано на механическом действии лишайников на субстрат. Инициировало этот интерес обнаружение в слоевищах лишайников многочисленных обломков минералов (Bachmann, 1907, 1911).

Современные методы исследований позволили собрать огромное количество доказательств взаимодействия лишайников и каменистого субстрата (Chen et al., 2000). Лишайники способны воздействовать на каменный субстрат как в его естественном состоянии, так и на обработанный (Sanders et al., 1994; Prieto Lamas et al., 1995; Seaward, 1997; Silva et al., 1997, 1999; Chen et al., 2000).

Физическое выветривание обеспечивается следующими процессами.

1. Проникновение гиф между минеральными гранулами. Гифы проникают в породу в горизонтальном и вертикальном направлении на глубину от 1.12 мм до 4 мм в зависимости от породы (Wessels, Schoeman, 1988; Cooks, Otto, 1990; Prieto et al., 1994; Prieto Lamas et al., 1995 и др.).

2. Расширение и сокращение слоевищ при их увлажнении и высыхании (Fry, 1924, 1927). Экспериментально показано, что лишайники отрывают от субстрата частицы размером 10-50 μm вдоль продольной оси (Moses, Smith, 1993). Эффективность воздействия, связанная со способностью лишайников набирать 300% воды от сухого веса (Creveld, 1981 по: Chen et al., 2000), достаточно высока – видимые нарушения песчаника в результате совокупного воздействия факторов выветривания в центральной Италии обнаружены в течение менее чем 10 лет (Seaward et al., 1989).

3. Замерзание и оттаивание талломов и связанного с ними пространства. Эффект достигается на уровне талломов и сообществ лишайников. Имеет значение и увеличение глубины проникновения воды в глубь породы вслед за проникновением гиф (Chen et al., 2000). Этот механизм эффективен в высокогорьях Субарктики, в Антарктиде и в зоне умеренного климата (Friedman, 1985; Friedman, Weed, 1987; Ariño et al, 1995).

4. Воздействие продуктов жизнедеятельности лишайников и веществ, образующихся при взаимодействии продуктов с минеральным субстратом (Sand, 1997). Кристаллизация солей, прежде всего оксалатов, в порах и трещинах горных пород оказывает давление на гранулы минералов и

частицы породы. Возможное воздействие продуктов жизнедеятельности в результате их разбухания не исследовано (Chen et al., 2000).

5. Включение фрагментов породы в талломы продемонстрировано многими авторами (Chen et al., 2000). Содержание минеральных частиц в талломах на песчаниках достигает 25 мг/м^{-2} в *Caloplaca variabilis* и 30 мг/м^{-2} в *Lecanora albescens* (Ariño et al, 1995).

Хотя долгое время основным считалось физическое воздействие лишайников на породы (Bachmann, 1911; Fry, 1924, 1927; Ильин, 1955), но первые факты их химического воздействия - новообразования минералов, связанных с активностью лишайников - появились уже в середине 19 века (Liebig, 1853 по: Chen et al., 2000). Существуют многочисленные указания на химическое влияние лишайников на субстрат (Еленкин, 1901а; Bachmann, 1907, 1911; Польшов, 1945, 1948а, 1948б; Ярилова, 1947; Ассинг, 1949; Левин, 1949а, 1949б; Новогрудский, 1950; Smith, 1962; Jones, Wilson, 1985; Banfield et al., 1999; Aghamiri, Schwartzman, 2002 и др.). Было отмечено образование вторичных минералов под влиянием лишайников (Bachmann, 1911; Ассинг, 1949), взаимодействие лишайниковых веществ с минералами пород с образованием водорастворимых комплексов (Syers, 1969; Jackson, Keller, 1970; Iskandar, Syers, 1972; Williams, Rudolph, 1974; Ascaso, Galvan, 1976), а также изменение рН растворов, содержащих минеральный материал и лишайники (Schatz et al., 1954, 1956; Schatz, 1962, 1963). Современные интенсивные исследования воздействия лишайников на минералы и породы подтверждают значимость лишайников как агентов химического выветривания. Воздействие связывают, прежде всего, со следующими процессами.

1. Образование CO_2 приводит к образованию углекислоты, изменяющей рН, стимулирующей процессы растворения и формирование органических комплексов железа и алюминия (Jackson, Keller, 1970; Seaward et al., 1989; Prieto Lamas et al., 1995; Wierzchos, Ascaso, 1996, 1998).

2. Выделение щавелевой кислоты приводит к формированию оксалатов металлов в зоне взаимодействия слоевищ и пород, а также, за счет изменения кислотности, к разложению органических веществ с образованием дополнительного количества щавелевой кислоты. Кислотная атака на породы, усиливается за счет деятельности микроорганизмов и выделения лишайниками других простых органических кислот (Jones, Wilson, 1985; Chen et al., 2000)

3. Продукция веществ, обладающих способностью к комплексообразованию (лишайниковых веществ). Именно представления о нерастворимости лишайниковых веществ послужили основой для отрицания их роли в процессах выветривания (Smith, 1962; Haynes, 1964; Culberson, 1970). Исследования в лабораторных условиях показали растворимость выделяемых лишайниками веществ и возможность образования органических комплексов с металлами (Iskandar, Syers, 1972; Ascaso, Galvan, 1976). Роль этих процессов в полевых условиях пока не показана (Wilson, 1995).

Доказательствами значимой роли лишайников в процессах выветривания являются формирование вторичных минералов, существенные различия во влиянии разных видов лишайников на одну горную породу, формирование разных вторичных минералов под разными лишайниками на разных горных породах (Chen et al., 2000).

Темпы выветривания зависят от породы (состава, структуры, текстуры) и степени ее выветрелости (выветрелые породы лишайниками осваиваются быстрее, чем «свежие»), а также вида лишайника. На потоках лавы на Гавайях под слоевищами лишайников рода *Stereocaulon* скорость выветривания составляет в 1.6 мм в 100 лет (Jackson, Keller, 1970), а в антарктической холодной пустыне эндолитные лишайники разрушают породу со скоростью 3 мм в 100 лет (Nienov, Friemann, 1993). Установлено также, что в одном и том же регионе (южная Норвегия) лишайники разрушают моренный материал в 25-50 раз быстрее, чем все другие агенты

выветривания (McCarroll, Viles, 1995). С другой стороны, поселение высших растений на потоках лавы обеспечивает десятикратный рост скорости выветривания в сравнении с тем, что демонстрируют лишайники и микроорганизмы (Cochran, Berner, 1996).

Нельзя не отметить, что лишайники и защищают породы от выветривания. Они ограничивают водную абразию, воздействие падающих капель, текущей воды, температурных колебаний, атмосферного загрязнения, предотвращают отложение солей (Ariño et al, 1995) и, в то же время, сокращают вымывание из породы наиболее подвижных элементов (Silva et al., 1999). Лишайники сокращают поглощение воды порами породы, предотвращая впитывание воды и процессы растворения (op. cit.). Считают, что образование оксалатов имеет следствием формирование на монументах и исторических зданиях патины, защищающей их от разрушения (Ariño et al, 1995; Seaward, 1997 и др.). Соотношение роли лишайников в ускорении или задержке процессов выветривания может быть разным и нуждается в исследованиях (Chen et al., 2000).

Почвообразующее значение лишайников в высокогорьях видят, прежде всего, в ранней колонизации ими скальных поверхностей, образовании гумуса за счет разложения отмерших частей слоевищ и задержке слоевищами, особенно кустистыми формами, частиц мелкозема (Глазовская, 1956; Мартин, 1970б; Brodo, 1973; Магомедова, 1980а). Отмершие части слоевищ аккумулируют влагу, а в условиях продолжительного увлажнения продукты распада органического вещества действуют на породу энергичнее.

В арктических и бореальных высокогорьях Урала преобладают процессы морозного выветривания, тем не менее, лишайники активно участвуют в почвообразовании – от первых стадий на выветривающейся горной породе до формирования горно-тундровых почв (Горчаковский, 1975; Магомедова, 1979, 1980а, 1982, 1985а, 1991, 1996).

Отслоение пород, связанное с процессами физического выветривания создает условия для формирования инициальных лишайниковых

группировок, характерных для слабо выветрелой породы. На основе наблюдения за динамикой лишайниковых сообществ на постоянных площадках нами установлено наличие процессов отшелушивания слоевищ лишайников и быстрого повторного заселения освободившейся поверхности. Таким образом, можно считать, что поселение лишайников меняет характер выветривания и освоения поверхности горных пород лишайниками.

Накопление мелкоземистых частиц при формировании лишайниковых тундр мы наблюдали в высокогорьях Северного Урала. Толщина слоя мелкозема под плотной мохово-лишайниковой дерниной на горизонтальной поверхности каменных глыб составила 1-2 мм под фрагментом алекториево-ракомитриевой тундры. Мелкоземистые частицы крупные, некоторые – пластинчатой формы. Под фрагментом цетрариевой тундры со значительным участием *Alectoria ochroleuca* толщина мелкозема составила 4 мм. Частицы мелкозема мелкие, но при перетирании чувствуются жесткие зерна. Под кладиновой тундрой, где *Alectoria ochroleuca* представлена единично, слой мелкозема равен 4-8 мм, мелкозем мягкий, частицы мелкие.

Лишайники вызывают изменение химических свойств почв – увеличение кислотности, содержания гумуса, общего азота и калия (Паринкина, Пийн, 1978, 1982, 1984; Толпышева, 1982; Пийн и др., 1984).

Некоторые лишайники (*Peltigera*, *Nephroma*, *Stereocaulon*) известны как азотфиксаторы. Азотфиксирующая деятельность лишайников изучена как в лабораторных условиях (Scott, 1956; Millbank, Kershaw, 1973; Henriksson, Sumi, 1971 и др.), так и в природе (Hitch, Stewart, 1973; Rychert, Skujins, 1974; Stewarf, Rowell, 1977; Crittenden. Kershaw, 1978; Esken, Ting, 1978; Шапиро, 1979, 1982, 1986; Костяев, Маковкина, 1990; Овсова, Грунина, 1993; Гецен, Иванов, 1994; Getsen et al., 1997). В Воркутинской тундре суточная азотфиксация составила: у *Stereocaulon paschale* – 26-35 мкг азота/г сухого веса, у *Nephroma arcticum* – 24.5-38 мкг/г, у *Peltigera aphthosa* – 74-93 мкг/г, у *P. rufescens* – 80-138 мкг/г, *P. spuria* – 250 мкг/г (Костяев, Маковкина, 1990; Getsen et al., 1997). Для сравнения: у свободноживущего *Nostoc commune*

азотфиксация оказалась равной 300 мкг/г, у водорослевых корочек 2.9 мкг/г, а у ризосферных микроорганизмов 0.3 мкг/г. Вклад лишайников в азотный баланс почвы на моренах Исландии составляет 6.2 кг/га/год (Crittenden, 1975 по: Шапиро, 1982), в тундре на севере Финляндии 1.7-6.2 кг/га/год (Kallio et al., 1976, 1978 по: Шапиро, 1982). Попадание азота в почву из лишайников происходит при выщелачивании азотистых веществ и разложении лишайников (Шапиро, 1982, 1986). Исследователи отмечают активную фиксацию азота водорослево-лишайниковыми комплексами (Красильников, 1956; Shields et al., 1957; Rychert, Skujins, 1974; Esken, Ting, 1978; Костяев, Маковкина, 1990; Овсова, Грунина, 1993; Гецен, Иванов, 1994; Getsen et al., 1997 и др.).

Лишайники с ярко выраженной антибиотической активностью оказывают влияние на микробоценозы почвы. Наиболее сильное антибиотическое воздействие оказывается на спороносные бактерии (бациллы) в слое почвы, непосредственно контактирующем со слоевищами. В то же время, поселение лишайников на поверхности выветривающихся пород и на пятнах голого минерального грунта увеличивает численность микробиоты за счет влияния продуктов метаболизма лишайников, а также создания особого гидротермического режима (Паринкина, Пийн, 1978, 1982, 1984, 1991). Этим ускоряется выветривание пород и зарастание пятен грунта (Пийн и др., 1984). Интересно, что в экстремальных для микробиоты условиях наблюдается активное заселение пятен грунта лишайниками (Паринкина, 1983).

Роль лишайников в формировании/трансформации гидротермического режима заключается в удержании влаги – более эффективном, чем у мхов (Klepper, 1968), и создании значимого температурного градиента между температурой воздуха над дерниной и субстрата под ней, консервации температурного режима субстрата (Kerschaw, 1978; Ипатов, Кирикова, 1998; Павлов, Москаленко, 2001).

По данным В.И. Левиной (1953), лишайники дают 40% органического вещества, поступающего в почву от надземной части растений в железистом подзоле в сосновом лесу-беломошнике. Об отмирании лишайников известно мало (Шапиро, 1982). Процесс разложения отмирающих слоевищ осуществляется преимущественно грибами (Новогрудский, 1949, 1950; Паринкина, Пийн, 1991). Темпы разложения оценивают по-разному. Есть сведения о том, что лишайники разлагаются за 1-1.5 года (Щербакова, 1982; Wetmore, 1982). В сосновых лишайниковых лесах в Эстонии за два года потеря массы не превышала 62.5% для *Cetraria islandica* и 47.8% для *Cladina rangiferina* (Паринкина, Пийн, 1991).

Разложение лишайников разных видов происходит с разной скоростью. *Cetraria islandica* образует вторичные метаболиты с большим содержанием углеводов и менее выраженными антибиотическими свойствами (Паринкина, Пийн, 1991), что обеспечивает быстрое разложение ее отмирающих частей. Медленное разложение *Cladina rangiferina* объясняют низким содержанием общего азота, присутствием лигниноподобных соединений, высоким содержанием антибиотических веществ, способных оказывать воздействие на микроорганизмы (Culberson et al., 1977; Berg, Staaf, 1980; Паринкина, Пийн, 1991). Медленное разложение слоевищ лишайников рода *Cladina* приводит к длительному сохранению нижней мертвой части слоевищ.

Вероятно, разное соотношение живой и мертвой части подстилки лишайников рода *Cladina* может свидетельствовать о разной скорости разложения в разных экологических условиях (табл. 5.4.1).

Большое значение имеет режим увлажнения, который зависит от состава и плотности лишайниковой дернины, а также характера мохового покрова. Об этом, в частности, свидетельствует значительная аккумуляция радиоизотопов в лишайниках на пироксенитах, где они формируют с мхами мощную и плотную дернину, эффективно удерживающую влагу. Поскольку увлажнение слоевищ приводит к увеличению содержания лишайниковых веществ (усниновой кислоты и атранорина) (Равинская, 1991), разложение

слоевищ лишайников замедляется мощным моховым и лишайниковым покровом, где циркулируют растворы, насыщенные лишайниковыми веществами. Наибольшую сохранность отмирающих подстилок обеспечивает мощный покров *Cladina stellaris*.

Таблица 5.4.1

Высота живой и мертвой части *Cladina rangiferina* в разных растительных сообществах

Сообщества	Покрытие, %			Высота лишайников	
	общее	мхи	лишайники	всего, см	доля мертвой части, %
Каменистая тундра, дуниты, Северный Урал	30	5	10	6.3±0.7	33
Лишайниковая тундра, дуниты, Северный Урал	60	10	55	8.2±0.9	37
Каменистая тундра, пироксениты, Северный Урал	50	40	50	6.9±0.8	38
Лишайниковая тундра, пироксениты, Северный Урал	90	10	80	9.8±1.0	50
Ерниковая тундра, амфиболиты, Северный Урал	95	80	10	9.8±0.7	60
Сосновое редколесье лишайниковое на песках, северная тайга, Западная Сибирь	95	5	90	7.0±0.5	71
Сосновый лес зеленомошный, северная тайга, Северный Урал	100	80	5	8.3±0.8	60

Таким образом, лишайники в высокогорьях принимают активное участие в процессах почвообразования, разрушая горную породу, способствуя аккумуляции мелкозема, внося органическое вещество и регулируя почвообразовательные процессы через формирование среды

(изменение химических характеристик и гидротермического режима) и биотический контроль состава микробиоты.

5.4.2. Лишайники и консументы

Лишайники формируют значительный запас массы, используемый растительноядными млекопитающими, прежде всего северным оленем, и птицами (Александрова и др., 1964), а также создают местообитания и служат кормом для многих беспозвоночных (Gerson, Seaward, 1977; Бязров, 1988, 2002; Söchting, Gjelstrup, 1990; Бязров, Мелехина, 1992, 1994; Стебаева, Седельникова, 1999; Стебаева и др., 2001).

Беспозвоночные, ассоциированные с лишайниками, разнообразны и многочисленны. В лишайниках обитает 300-400 видов беспозвоночных - клещи, ногохвостки, сеноеды, гусеницы, листоеды, тараканы, пауки, клопы, цикады, жужелицы и др. (Трасс, 1977). Многие насекомые постоянно живут в лишайниковом покрове и весьма многочисленны. В сообществе, образованном лишайниками рода *Verrucaria*, например, насчитали микроартропод до 190 особей/г⁻¹ или до 50000 особей/м⁻² (Söchting, Gjelstrup, 1990), клещей – до 1.2 млн. особей/м⁻² (Trave, 1977, по: Söchting, Gjelstrup, 1990). Число и набор видов животных оказываются видоспецифичными по отношению к лишайникам, что связывают с особенностями морфологии и характером выделяемых лишайниками веществ (Söchting, Gjelstrup, 1990). Разнообразие беспозвоночных, в частности – панцирных клещей, зависит от субстратной группы и жизненной формы лишайника, типа растительного сообщества (Бязров, Мелехина, 1992, 1994).

Лишайники поедаются птицами – куропаткой, глухарем и др., мышевидными грызунами, копытными – северным оленем, маралом, кабаргой, косулей, лосем, овцебыком (Александрова и др., 1964; Трасс, 1977).

Северный олень (*Rangifer tarandus tarandus L.*) является основным потребителем лишайниковых кормов. Это делает лишайники важным звеном

пастбищных пищевых цепей в Арктике и Субарктике (Elton, 1927, по: Одум, 1986).

Основу рациона северных оленей составляют растения четырех ботанических групп: травы (злаки и разнотравье), кустарники (листва и побеги), кустарнички, лишайники. Из обычных компонентов растительного покрова Севера кормового значения не имеют мхи. Как важный корм расцениваются грибы. Имеются данные о поедаемости 500 видов сосудистых растений и 100 видов лишайников (Александрова и др., 1964; Полежаев, 1993).

Лишайники (ягель) имеют исключительное значение в питании северного оленя. Это высококалорийный корм, расход энергии на его усвоение меньше по сравнению с зелеными кормами. К достоинствам ягеля относится то, что количество питательных веществ в нем во все сезоны года почти не меняется. Ягель является основой зимнего питания оленей, составляет значительную часть рациона в осенне-зимний и зимне-весенний периоды. И в летнее время наблюдается стремление оленей к чередованию зеленого и ягельного корма. Доля ягеля в летнем рационе оленя в некоторых районах достигает до 40-50%, в среднем равна 18% (Александрова и др., 1964).

Не все виды лишайников имеют одинаковую кормовую ценность. Лучшими, наиболее охотно поедаемыми являются кустистые лишайники рода *Cladina*. Они широко распространены и занимают огромные площади в горных тундрах. На четыре вида кладин (*Cladina arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*) приходится 85-90% всего количества ягеля, поедаемого оленем. На втором месте по поедаемости и распространению стоят лишайники рода *Cetraria* и некоторые виды *Cladonia*. На третьем месте - ряд видов *Stereocaulon*. Их доля в ягельном рационе составляет от 2 до 10% (Андреев, 1954).

Оленю необходимо получать 17 909 кормовых единиц в год. Один килограмм лишайникового корма содержит 0,7 кормовых единиц; листьев кустарников - 0,9; разнотравья - 0,9; подснежная зелень - 0,7. Условным

стадом в 1 000 голов потребляется за год более 900 т лишайников, 220 т разнотравья, 600 т злаков и осоковых, 670 т листьев и молодых побегов кустарников и кустарничков (Полежаев, 1993).

Информация о горной растительности как пастбищах содержится в Проектах землеустройства оленеводческих хозяйств. Растительные сообщества высокогорий на геоботанических картах в составе проектов представлены как разреженная растительность осыпей и скал, каменистые кустарничково-лишайниковые и кустарничково-моховые тундры, кустарничково-лишайниковые и кустарничково-моховые, осоково-моховые, ерниковые кустарничково-лишайниковые и кустарничково-моховые, кустарничково-моховые с ольховником тундры, тундровые луговины.

Землеустроительные работы на севере нашей страны проводились регулярно и охватывали оленеводческие районы, в том числе Полярный Урал и северную часть Приполярного Урала. На Северном Урале в пределах Свердловской области нами проведена пастбищная оценка высокогорий и составлена карта оленеемкости, учитывающая запасы кормов, их доступность (Магомедова, 1991; Магомедова и др., 1986а, 1986б, 1988, 1991, 1997).

Очень краткая пастбищная характеристика горных тундр Урала выглядит следующим образом.

Кустарниковые тундры занимают до 10% территории пояса горных тундр. Преобладают ерниковые тундры с зелеными мхами в напочвенном покрове. Обилие лишайников и трав варьирует в зависимости от особенностей микрорельефа и связанного с ним увлажнения. Ерnikово-мохово-лишайниковые тундры встречаются на довольно крутых склонах. В качестве корма пригодны листья карликовой березки и кустарничков (брусники, голубики, иногда черники), овсяница и осока. Среди лишайников преобладают наиболее ценные в кормовом отношении *Cladina* и *Cetraria islandica*. Высота лишайников - около 4 см, поэтому запасы лишайниковых кормов здесь высокие. Тундры относительно устойчивы к выпасу, поскольку

лишайники защищены кустарниками, а относительно мощный слой почвы и моховой покров уменьшают вытаптывание.

Кустарничковые тундры являются самым широко распространенным типом тундр. В поясе горных тундр занимают около 30% территории. В качестве корма используются листья голубики, вороники, арктоуса, брусники, осоки и овсяница. Среди лишайников доминируют кладины, цетрарии или алектории в зависимости от высоты, микрорельефа, крутизны - кладиновая, кладониевая, цетрариевая, алекториевая. Разности этого типа тундр отличаются по запасам, пастбищной ценности, устойчивости к выпасу. По возрастанию устойчивости ряд выглядит следующим образом: кладиновая, цетрариевая, кладониевая, алекториевая.

Лишайниковые тундры занимают до 15% территории пояса горных тундр. Лишайники занимают в среднем 60% площади тундровых участков. В тундрах этого типа нами зарегистрировано 20 видов кормовых лишайников. Собственно лишайниковые тундры сочетаются с лишайниково-кустарничковыми и каменистыми. Алекториевые тундры наименее пригодны для выпаса – они занимают небольшие участки на россыпях, алектория поедается оленями только во влажном состоянии. Цетрариевые - наиболее распространенный тип среди лишайниковых тундр на Приполярном и Полярном Урале. Относительно устойчивы к выпасу. Кладиновые тундры – наиболее ценные пастбища, но к выпасу неустойчивы - быстро вытаптываются.

Каменистые тундры занимают 15% территории горнотундрового пояса. Каменистость, подвижность субстрата, низкий запас лишайниковых кормов обусловили низкое качество этих пастбищных территорий. Из кормовых цветковых с невысоким обилием присутствуют осоки и овсяница. Растительный покров несомкнутый, очень легко повреждается, при повреждениях активизируются эрозионные процессы.

Травяно-моховые тундры встречаются изредка, на плато и плоских поверхностях террас, где каменные россыпи покрывают 50-60% поверхности.

На тундровых участках лишайники разрастаются очень плотными куртинами, в сочетании с осокой и овсяницей. Лишайники занимают 5-30% площади, высота от 4 до 5-6 см. Видовой состав их довольно разнообразен. Доминируют в зависимости от условий увлажнения кладони, кладонии, цетрарии или алектория. К выпасу относительно устойчивы, поскольку лишайники обычно увлажнены, а почва и травяно-моховой покров снижают нагрузку, связанную с вытаптыванием.

Каменные россыпи занимают не менее трети поверхности склонов. Цветковые растения здесь чрезвычайно редки. Огромную поверхность выветривающихся каменных глыб осваивают водоросли, мхи и лишайники. Лишайники характеризуются большим видовым разнообразием. Здесь есть и кормовые виды, но хозяйственного запаса они не формируют, труднодоступны.

Горные тундры на Урале используются для выпаса домашних оленей в бесснежные сезоны. Поэтому лишайники страдают в меньшей степени от стравливания, в большей - от вытаптывания. В следующей главе мы рассмотрим влияние выпаса на лишайники. Зимой горные пастбища для домашнего оленеводства на Урале не используются, но на севере Скандинавии олени пасутся на горных ягельниках в конце осени - начале зимы, когда снег мягкий и неглубокий (Scotter, 1966; Gaare, Skogland, 1975; Thompson, McCourt, 1980; Helle, 1984; Thomas, Herveux, 1986 и др.).

В структуре кормовой массы высокогорий лишайники оказываются очень значимыми. В кустарниковых тундрах на Полярном Урале соотношение запаса лишайниковых и зеленых кормов в тундрах колеблется от 2:1 до 1:10. В лишайниковых тундрах преобладают лишайниковые корма. Запас их колеблется от 10 до 40 ц/га при высоте лишайников 3-4 см. Запас зеленых кормов в безлишайниковых моховых и кустарничковых тундрах составляет 4-15 ц/га, в кустарниковых – 4-30 ц/га (Андреев, 1935; Андреев и др., 1935; Морозова, 2002а).

Значительный запас массы, используемой северным оленем и другими животными наряду с массой цветковых растений, характеризует лишайники не только как структурный компонент растительного покрова, но и как функциональный компонент экосистем северных высокогорий.

Заключение

Лишайники, таким образом, являются агентом выветривания горных пород и играют важную роль в процессах почвообразования, разрушая породу, задерживая мелкозем, обогащая его органическим веществом, регулируя состав микробиоты. Эти организмы оказываются практически единственными продуцентами на огромной по площади поверхности каменных глыб и ведущими продуцентами в каменистых, лишайниковых, некоторых кустарничковых, кустарниковых и травяно-моховых тундрах. С лишайниками связаны специфические комплексы беспозвоночных. В качестве корма они используются растительноядными животными, в том числе ключевым для Голарктики видом – северным оленем.

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 (Smith, 1975; Ahmadjian, 1993, 1995; Hawksworth et al., 1995; Paracer, Ahmadjian, 2000), являются важным автотрофным компонентом экосистем, структурным и функциональным компонентом фитоценозов. Образование лишайников следует рассматривать как ароморфоз, создавший новые организмы-микроэкосистемы (Pearson, Laurence, 1965; Farrar, 1976; Мартин, 1978, 1987 и др.), иного, чем формирующий организм (грибы) трофического уровня, способные к освоению чрезвычайно широкого спектра местообитаний, в том числе в условиях, близких к пределам толерантности для любых организмов.

Глава 6. ЛИШАЙНИКИ АРКТИЧЕСКИХ И БОРЕАЛЬНЫХ ВЫСОКОГОРИЙ КАК ОБЪЕКТ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ, ОХРАНЫ И МОНИТОРИНГА

Высокогорные ландшафты не избежали растущего антропогенного воздействия всех уровней – от глобального изменения климата до локальных механических нарушений.

Поскольку помимо важной роли, которую лишайники играют в экосистемах Арктики и бореальных высокогорий, лишайники имеют особое значение в экономике и культуре (Каурри, 1993; Магомедова, 1994б; Perez-Llano, 1994; Bolshakov et al., 1996; Большаков и др., 1998, 2001; Юрпалов и др., 2001; Магомедова и др., 2003), изучение реакции лишайников на воздействия, контроль антропогенных изменений лишайникового компонента растительного покрова и его эффективная охрана чрезвычайно актуальны.

В этой главе мы опишем реакцию лишайников на антропогенные воздействия, обсудим проблемы охраны лишайников и представим оригинальную систему лишайномониторинга, имеющего целью, как контроль состояния лишайникового покрова, так и использование индикационных возможностей лишайников и образуемых ими сообществ для контроля изменения экосистем.

6.1. РЕАКЦИЯ ЛИШАЙНИКОВ НА АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

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

С оленеводством связан риск снижения ресурсного потенциала и разнообразия растительного покрова. Геологическая деятельность сопряжена с атмосферным загрязнением (прежде всего пылевым), локальной ликвидацией и нарушением растительного покрова, стимуляцией 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. Появление людей сопровождается повышением пожарной опасности (Андреев, 1973; Крючков, 1987, 1994; Магомедова, Морозова, 1997б).

В высокогорьях Урала ведется выпас оленей, добываются кварц и строительные материалы. Полярный Урал пересекает железная дорога, а Северный - система магистральных газопроводов. В сравнении с другими горными системами здесь выше пастбищные нагрузки (Крючков, 1994; Магомедова, 1994б; Volshakov et al., 1996; Южаков, Мукачев, 2001). Уровень атмосферного загрязнения в высокогорной части соответствует региональному фоновому (Экология Ханты-Мансийского автономного округа, 1997). Территория, занятая промышленными и транспортными сооружениями, населенными пунктами, невелика по размеру, но связанные с их сооружением и эксплуатацией механические нарушения многократно превышают площадь, занимаемую этими сооружениями. Значительные территории, особенно на Полярном Урале, нарушены при проведении геолого-разведочных и изыскательских работ до запрещения в конце 80х годов 20 века движения гусеничной техники в бесснежный период. Освоение предгорий и строительство дорог делают высокогорья все более доступными для населения, что значительно увеличивает рекреационные нагрузки (Экология Ханты-Мансийского автономного округа, 1997; Экологические проблемы индустрии туризма, 2002).

Мы рассмотрим реакцию лишайников и формируемых ими сообществ на выпас, рекреационные нагрузки, механические нарушения, а также обсудим значение загрязнения и глобальных климатических изменений с тем, чтобы затем обосновать систему лишеномониторинга.

6.1.1. Возможная реакция лишайникового покрова высокогорий на глобальные климатические изменения

Для северных и высокогорных ландшафтов глобальные климатические изменения имеют особое значение. Смягчение или ужесточение гидротермических режимов в условиях, близких к экстремальным, не может не вызвать реакцию биоты, и именно здесь реакция ожидается наиболее отчетливой (Cornelissen et al., 2001; Insarov, Schroeter, 2002).

При обсуждении реакции лишайников мы имеем в виду, что в высоких широтах ожидается повышение, прежде всего, зимних температур (летних - незначительное), возрастет количество осадков, облачность. Изменение температурного режима повлечет за собой изменение гидрологического режима в связи с таянием вечной и многолетней мерзлоты, снежников и ледников (Insarov, Schroeter, 2002). Увеличение насыщенности почвы влагой будет способствовать интенсификации солифлюкционных процессов, увеличение объемов текущей воды повысит риск активизации эрозионных процессов. Можно предположить интенсификацию процессов выветривания, хотя увеличение облачности летом, снижающее резкий ход температур, может снизить интенсивность процессов морозного выветривания.

Климатические изменения окажут на лишайники прямое действие и опосредованное - через изменение местообитаний, взаимоотношений с другими организмами, взаимоотношений между видами. В силу своих физиологических особенностей лишайники не получают преимуществ в связи с повышением температуры. Более того, предполагается снижение роли лишайников в растительном покрове Арктики и Антарктиды, где климатические изменения будут способствовать вытеснению лишайников цветковыми растениями (Cornelissen et al., 2001; Insarov, Schroeter, 2002). Зарегистрированный в Антарктиде рост обиления цветковых (Smith, 1994) подтверждает такую возможность.

В высокогорьях во множестве местообитаний цветковые растения не смогут составить конкуренции лишайникам. Возможны изменения в составе

и структуре сообществ лишайников, особенно на завершающих сукцессионных стадиях, связанные с тем, что разные виды лишайников имеют разный прирост, разную конкурентную активность и разные требования к гидротермическому режиму. Медленно растущие и узко адаптированные виды в меняющихся условиях могут быть вытеснены способными к быстрому росту (Hudges, 2000 по: Insarov, Schroeter, 2002).

Предполагают, что каждое десятилетие термические границы высотных поясов могут подниматься на 17-60 м, а широтные границы смещаться на 14-50 км к северу (Insarov, Schroeter, 2002). В связи с этим в нижней части пояса горных тундр возможно обогащение видового состава сообществ за счет бореальных мезофитов. В верхней части склонов возможно увеличение покрытия видов, широко распространенных в центральной и нижней части пояса горных тундр, например таких быстро растущих, конкурентно активных, как *Arctoparmelia centrifuga* и *Ophioparma ventosa* в эпилитных сообществах, лишайников рода *Cladina*, а также *Cetraria islandica* в эпигейных сообществах. Очень интересные изменения можно предполагать в изменении обилия лишайников из родов *Umbilicaria* и *Lasallia*.

Поскольку климатические изменения в совокупности с антропогенными воздействиями также могут привести к локальному снижению видового разнообразия (Cornelissen et al., 2001; Klein et al., in press), определенную опасность представляет собой возможность вытеснения некоторых видов лишайников из сообществ горных тундр на Полярном Урале, где лишайниковый покров нарушен интенсивным выпасом оленей.

Чувствительность лишайников к изменению гидротермического режима вдоль высотного и широтного градиента делает их перспективными индикаторами глобальных климатических изменений (Magomedova, 1990, 2000; Магомедова, 1986б, 1996, 2001а, 2002а). В частности, изменение границ высотных поясов можно контролировать по комплексу признаков, предложенных нами для выявления границ пояса горных тундр и

представленных в таблице 3.5.14 (Магомедова, 2002а, 2002в), а также по данным повторных описаний постоянных площадок (Magomedova, 2000).

6.1.2. Влияние выпаса оленей на лишайниковый компонент растительного покрова

Выпас является важным экологическим фактором, оказывающим сильное воздействие на растительный покров огромных пространств суши. Это мощный фактор отбора видов в сообществах и сообществ в растительном покрове регионов и растительных зон (Воронов, 1964; Одум, 1986, Zimov et al., 1995 и др.). Под влиянием выпаса на протяжении тысячелетий формировался облик современных тундр (Андреев, 1973, 1975; Zimov et al., 1995). Долгое время выпас оставался естественным зоогенным фактором. С развитием животноводства выпас становится антропогенным фактором, появляется проблема перевыпаса.

Выпас оленей по масштабам воздействия на растительный покров Арктики и Субарктики является ведущим антропогенным фактором (Андреев, 1973). Исследования, проведенные, в частности, на севере Урала и прилегающих территориях, показали, что интенсивное использование пастбищ приводит к трансформации структуры растительного покрова, изменению видового состава и структуры сообществ, снижению запаса и изменению структуры фитомассы (Городков, 1926а; Салазкин и др., 1932; Андреев, 1935; Андреев и др., 1935; Аврамчик, 1939; Глинка, 1939; Шахов, 1940; Востряков, Броднев, 1964; Уткин, 1975; Магомедова, 1985в, 1986а, 1992, 1994а, 1996, 2000, 2001в, 2001г, 2002б; Морозова, 2001а, 2002б и др.). В настоящее время высокие пастбищные нагрузки сочетаются с техногенным воздействием. Это усложняет структуру землепользования и увеличивает скорость трансформации растительного покрова (Магомедова, 1986а, 1994б, 2000; Большаков и др., 1998а, 1998б; Магомедова и др., 2003; Магомедова, Морозова, 1994, 1997б; 1998а, 1998б, 2001а, 2002б; Klein, Magomedova, in press и др.).

Перевыпас приводит к делихенизации и «озлаковению» растительного покрова тундры и лесотундры (Андреев, 1972, 1973, 1975; McKendrick et al., 1980). Исчезновение кустистых лишайников с оленьих пастбищ отмечается во всех регионах Севера с развитым оленеводством (Андреев, 1973; Боржонов и др., 1976; Щелкунова, 1992; Полежаев, 1980, 1993; Магомедова, 1986а, 1994а, 1994б, 2000, 2002б; Klein, 1971; Oksanen, 1978; Thorisson, 1984; Zimov et al., 1995; Magomedova, Morozova, 1999, 2000; Gaare, Tommervik, 2000; Магомедова, Морозова, в печати и др.). В результате выпаса нарушается целостность лишайникового покрова, образуются пятна голого грунта. Под влиянием многолетней неумеренной пастбы оленей снижается высота кустистых лишайников, уменьшаются покрытие лишайников и запасы лишайниковых кормов, ухудшается качество кормов в связи с увеличением обилия плохо поедаемых видов, значительно снижается ежегодный прирост кормовой массы (Щелкунова, 1976а, 1976б; Савельев, 1979; Полежаев, 1980, 1984, 1993; Магомедова, 1982, 1994а, 1994б, 2002б; Магомедова и др., 1986а, 1988б, 1991; Карпов, 1988, 1991; Магомедова, Морозова, 1997б, 1998б).

Влияние оленей на растительный покров складывается из стравливания, вытаптывания, эвтрофикации. Интенсивный выпас приводит к падению продуктивности и снижению пастбищной ценности пастбищ всех сезонов. Однако зимние пастбища страдают в меньшей степени, поскольку снежный покров уменьшает вытаптывание (Pruitt, 1959; Oksanen, 1978; Nellemann, 1997). Вытаптывание является основным фактором угнетения для лишайников на летних пастбищах, где при отсутствии стравливания стадо в 2.5 тыс. животных при одноразовом проходе стаптывает 10 % лишайников, после вторичного - 20-25 %, а кружение стада уничтожает лишайниковый покров полностью (Полежаев, 1993; Карпов, 1988, 1991). Степень выбивания лишайников оленями зависит от влажности - если в сухую погоду она составляет 28%, то во влажную - 15% (Pegau, 1970).

Группы пастбищных растений по степени снижения толерантности к воздействию выпаса образуют следующий ряд: кустарники > кустарнички > травы > лишайники. По снижению восстановительного потенциала ряд выглядит следующим образом: травы > кустарники > кустарнички > лишайники. Таким образом, лишайники являются самой уязвимой и плохо восстанавливающейся частью растительного покрова при особой важности в кормовом отношении (Андреев, 1973, 1975; Щелкунова, 1976а; Полежаев, 1980, 1983, 1993; Савельев, 1979; Карпов, 1988, 1991; Nellemann, 1997; Магомедова, Морозова, 1997б, 2001б; Magomedova, Morozova, 1999; Морозова, 2001а, 2001б, 2002а, 2002б и др.).

В высокогорьях Урала именно выпас оленей оказывает широкомасштабное воздействие на растительность - тундровый район оленеводческого значения занимает 16% общей площади Урала (Игошина, 1966б), но и вне его выпасаются как небольшие стада домашних, так и дикие олени (Магомедова и др., 1986б, 1988; Корятин, 2001).

Изменение растительного покрова на севере Урала и Западной Сибири, падение его продуктивности в связи с выпасом оленей отмечалось еще в начале 20 века (Житков, 1913; Андреев, 1935; Андреев и др., 1935; Игошина, 1935а, 1935б, 1966б). С тех пор нагрузки значительно выросли (Востряков, Броднев, 1964; Природа Ямала, 1995; Южаков, Мухачев, 2001; Юрпалов и др., 2001а, 2001в и др.). Анализ показывает глубокие изменения в растительном покрове пастбищных территорий (Магомедова, 1985в, 1994б, 2000, 2001г, 2002б; Магомедова, Морозова, 1997б; Magomedova, Morozova, 1999; Морозова, 2001а, 2001б, 2002а, 2002б).

Мы не предполагаем дать здесь исчерпывающую характеристику изменений в лишайниковом покрове и описать его современное состояние. Наша задача – оценить реакцию лишайников и образуемых ими сообществ на пастбищные нагрузки.

Стадии пастбищной трансформации лишайникового покрова

Выделено три стадии трансформации лишайникового покрова на оленьих пастбищах в Уральских высокогорьях (Магомедова, 1985в). На первой стадии визуально следы выпаса не отмечаются, на второй происходит очевидное изменение состава и структуры сообществ лишайников, на третьей - деградация лишайникового покрова.

При умеренном выпасе во всех исследованных сообществах отмечено увеличение видовой насыщенности и видового разнообразия, что является следствием активизации под влиянием выпаса динамики субстрата, нарушения моховой дернины или ослабления позиций доминантов (Магомедова, 1985в, 1996). Отметим, что нарушение монолитного покрова *Cladina stellaris* вне антропогенных воздействий демонстрирует те же эффекты (Магомедова, Морозова, 1994).

На второй стадии выявлено сокращение покрытия лишайников, а значит и их роли в структуре фитоценозов (табл. 6.1.1). В редких случаях увеличиваются видовое разнообразие и видовая насыщенность за счет непоедаемых, толерантных к выпасу видов. Уменьшается высота лишайников, что наряду со снижением покрытия приводит к сокращению запасов массы лишайников.

На третьей стадии обедняется видовой состав, нарушаются слоевища, происходит замена ценных видов на менее ценные в кормовом отношении и непоедаемые, сокращается покрытие, резко снижается запас массы лишайников (Магомедова, 1985в, 1996, 2002б).

Изменение состава и структуры сообществ лишайников при умеренных пастбищных нагрузках и относительная оценка их устойчивости

Сравнили изменения состава и структуры сообществ лишайников на первой и второй стадиях пастбищной трансформации в горных и зональных тундрах, а также в редкостойных северотаежных лесах, что позволило оценить относительную устойчивость сообществ и создало основу для

обсуждения причин выявленных изменений. Относительная устойчивость разных типов горных тундр определена на основе сравнения сообществ на горных массивах с разной пастбищной нагрузкой и вне ее.

Таблица 6.1.1

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 ²	1	390±43	250±36	690±73
	2	150±21	170±27	410±50

Наибольшее увеличение видового разнообразия отмечено в зональных тундрах. В лесах количество видов в сообществах лишайников увеличивается незначительно, а в горных тундрах оно сокращается (табл. 6.1.1). Это, на наш взгляд, свидетельствует о следующем. В лесах снижение доминирующей роли чрезвычайно чувствительной к выпасу *Cladina stellaris* обеспечивает резкое увеличение видового разнообразия уже на первой стадии трансформации. В горных тундрах менее выражено сдерживающее значение доминантных видов, но внедрение новых видов ограничивает жесткость условий – не только гидротермического режима, но и субстрата.

Это подтверждается тем, что среди сообществ горных тундр наибольший рост видового разнообразия на первой стадии характерен для кладановых лишайниковых тундр. В каменистых тундрах приток новых видов ограничен.

В горных тундрах резко уменьшаются размеры (высота) лишайников. Особенно значительное уменьшение размеров отмечено в каменистых и лишайниковых горных тундрах. В наименьшей степени они изменяются в кустарниковых горных тундрах, где степень повреждения лишайников сокращают кустарники, моховой покров и относительно мощный слой почвы. Уменьшение высоты лишайников свойственно и зональным лишайниковым тундрам, сообществам плоскобугристых и полигональных болот. В меньшей степени страдают лишайники в зональных кустарниковых тундрах. На зимних лесных пастбищах сокращение высоты наблюдается лишь на стадии деградации. В то же время, достоверное сокращение плотности дернины, отмеченное для лесов, не выявлено в тундрах, в том числе в горных (табл. 6.1.1).

С уменьшением покрытия, высоты, плотности дернины связано сокращение запасов массы лишайников, особенно заметное на участках летнего выпаса. На зимних пастбищах сокращение продуктивности связано с уменьшением плотности лишайниковой дернины и, в значительно меньшей степени, с уменьшением размеров лишайников (высоты, мощности лишайникового покрова) (Магомедова, 1985в; Магомедова и др., 1991).

Повсеместно сокращаются запасы важных в кормовом отношении *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*. Влиянию выпаса можно приписать сочетание высокой встречаемости с низким обилием этих видов в тундрах Урала и Ямала. Возрастает обилие и запас толерантных, но менее ценных видов, что отражает рост их встречаемости (табл. 6.1.2).

В лесах выявлено расчленение однородного лишайникового покрова под воздействием даже очень умеренных пастбищных нагрузок на участки с разным видовым составом, соотношением видов, покрытием (рис. 6.1.1).

Дифференциация, раздробление лишайниковых синузий в тундровых сообществах под влиянием выпаса менее очевидны из-за их исходной неоднородности. Существование этого процесса подтверждается увеличением видовой насыщенности (табл. 6.1.1).

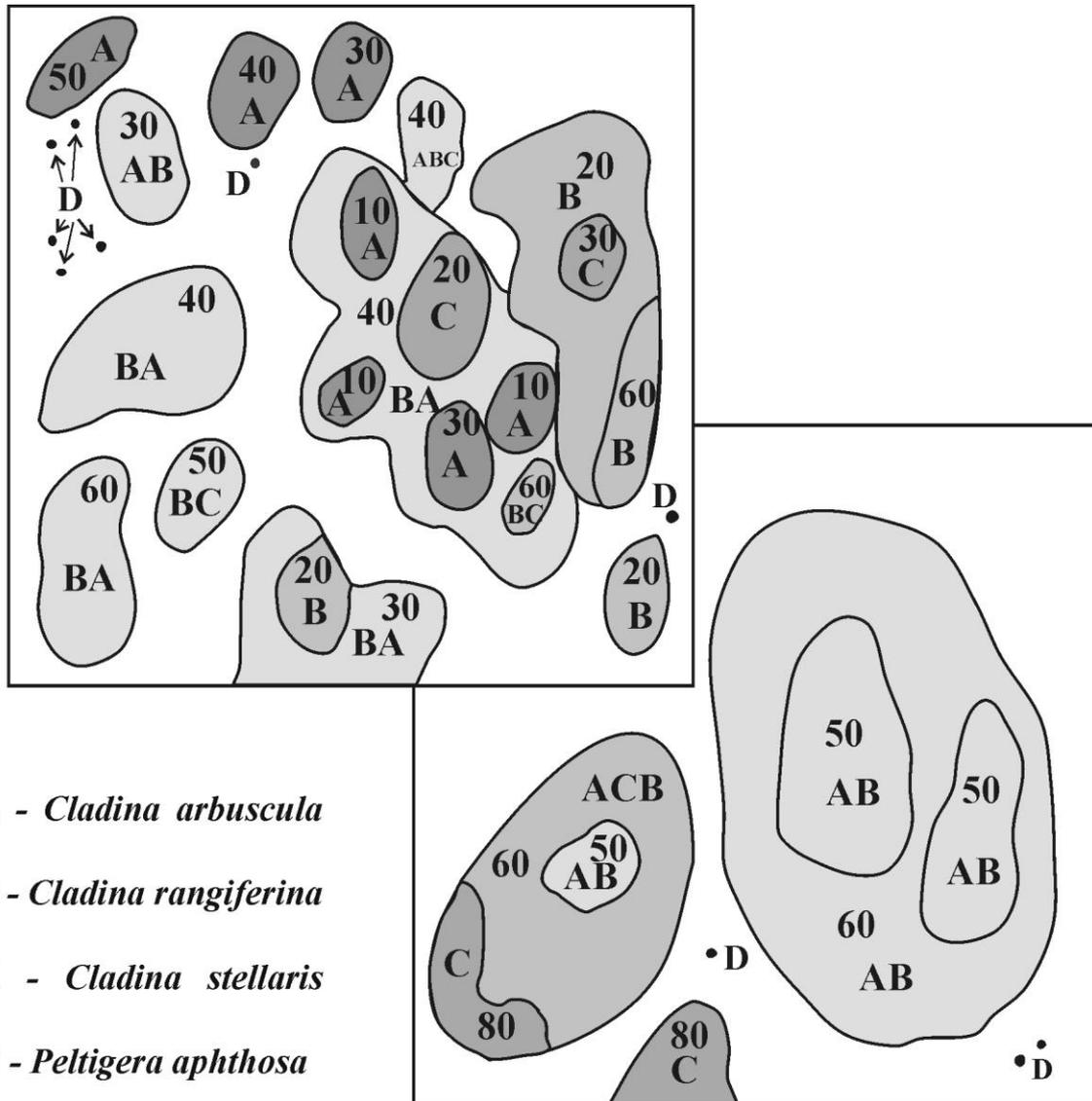


Рис. 6.1.1 Изменение горизонтальной структуры лишайникового покрова под воздействием выпаса северных оленей в северотаежных лесах (размер площадки 10x10 м)

Цифрами показано покрытие (%)

Таким образом, сравнение изменений сообществ лишайников в поясе горных тундр, в подзоне субарктических тундр, в предтундровых лесах свидетельствует о наиболее высокой чувствительности горнотундровых сообществ к выпасу.

Известно, что устойчивость складывается из толерантности (способности сохранять состав и структуру), с одной стороны, и способности к восстановлению после снятия нагрузок, с другой (Одум, 1986). С учетом обеих сторон ряд по увеличению устойчивости растительных сообществ к выпасу выглядит следующим образом:

горные лишайниковые и каменистые тундры



горные кустарничковые тундры, зональные лишайниковые и кустарничково-лишайниково-моховые тундры, бугры плоскобугристых болот, редколесья с кустарничково-лишайниковым напочвенным покровом



кустарниковые горные и зональные тундры, редколесья лишайниковые с ерником, полигональные болота



травяно-моховые болота, мочажины плоскобугристых болот, подгольцовые редколесья, горные и зональные леса с кустарничково-моховым напочвенным покровом, луговины (Магомедова, Морозова, 1997б, Магомедова, Морозова, в печати).

Среди сообществ, относящихся к разным типам горных тундр, наименьшие изменения под воздействием умеренных пастбищных нагрузок характерны для лишайникового компонента кустарниковых тундр. Степень сохранности лишайников в кустарничковых тундрах зависит от высоты и сомкнутости кустарничков, мощности мохового покрова и степени каменистости субстрата. Кустарники, кустарнички, моховая дернина и

почвенный слой защищают лишайники, каменность субстрата увеличивает нарушения.

Таблица 6.1.2

Изменение встречаемости некоторых видов лишайников под воздействием выпаса оленей (Северный Урал, Центральный водораздельный хребет), %

Виды	Вне выпаса	Стадии трансформации	
		I	II
<i>Cladina arbuscula</i>	35	25	15
<i>C. mitis</i>	48	41	37
<i>C. rangiferina</i>	70	61	43
<i>C. stellaris</i>	40	19	5
<i>Cladonia amaurocraea</i>	17	14	7
<i>C. coccifera</i>	1	8	10
<i>C. cornuta</i>	3	10	17
<i>C. fimbriata</i>	8	10	16
<i>C. gracilis</i>	13	48	38
<i>C. macroceras</i>	25	25	25
<i>C. uncialis</i>	13	33	49
<i>Cetraria islandica</i>	26	20	13
<i>Flavocetraria cucullata</i>	29	36	44
<i>F. nivalis</i>	7	17	66
<i>Stereocaulon paschale</i>	17	28	14

Сравнение изменения встречаемости видов, которые могут выступать в качестве доминантов (табл. 6.1.2), под воздействием выпаса позволяет построить ряд устойчивости/чувствительности лишайниковых тундр. Наибольшую чувствительность к выпасу демонстрируют лишайники рода *Cladina* и, соответственно, кладиновые тундры. Доминирование лишайников рода *Cladina* характерно для завершающих стадий формирования лишайниковых тундр, наиболее благоприятных местообитаний. Ослабление доминантных позиций чрезвычайно чувствительных к выпасу кладин создает условия для увеличения видового разнообразия. Естественно, что сообщества первой стадии трансформации наиболее близки к ненарушенным сообществам. Сообщества второй стадии трансформации значительно отличаются от исходных, а видовой состав сильно трансформированных

сообществ оказывается сходным с видовым составом сообществ первой сукцессионной стадии («А») (табл. 6.1.3).

Таблица 6.1.3

Степень сходства видового состава сообществ сукцессионных стадий и сообществ, трансформированных выпасом, коэффициент Сьеренсена

Сукцессионные стадии	Стадии пастбищной трансформации		
	1	2	3
А	0.7	0.4	0.7
В	0.8	0.3	0.4
С	0.9	0.5	0.5

В сообществах мелкоземной субсерии не происходит значимого снижения видового разнообразия даже на второй стадии трансформации (- 4%). Покрытие (- 22%) и масса (- 19%) заметно сокращаются на второй стадии пастбищной трансформации (табл. 6.1.4). В сообществах щебнистой субсерии тенденция к снижению покрытия становится очевидной уже на первой стадии трансформации. В сообществах второй стадии трансформации сокращается разнообразие (- 17%), покрытие уменьшается на 31%, заметно снижаются размеры лишайников (- 38%) и запас массы (- 42%) (табл. 6.1.4).

Таблица 6.1.4

Изменение ценотических показателей лишайниковых сообществ мелкоземной и щебнистой сукцессионных субсерий в связи с выпасом оленей (Северный Урал)

Показатели	Мелкоземная субсерия			Щебнистая субсерия		
	Сукцессионные стадии		Стадия II	Сукцессионные стадии		Стадия II
	А	В		А	В	
Число видов	33	48	46	26	66	55
Покрытие, %	65±9	90±8	70±9	35±5	80±10	55±8
Запас массы, г/м ²	400±52	680±61	550±63	270±33	600±70	350±48
Высота, см	4±0.5	5±1	4±0.3	3±0.5	4±0.2	2.5±3

Характер изменения видового состава, снижение покрытия, размеров, запаса лишайников с одной стороны, увеличение динамичности субстрата с другой (очевидного в щебнистой серии) дает основание утверждать, что выпас отбрасывает сообщества на предыдущую сукцессионную стадию.

Изменение разнообразия, структуры и продуктивности лишайникового покрова в условиях перевыпаса

Процессы деградации лишайникового покрова под воздействием перевыпаса изучали на Полярном Урале. Лишайники здесь являются важным кормом даже летом (Южаков, Мукачев, 2001). При этом огромное воздействие на лишайники оказывает вытаптывание (выбивание), поскольку пастбища используются в бесснежное время года. Неуклонный рост поголовья оленей и нарушение системы выпаса часто приводит к двукратному посещению пастбищ в течение одного сезона. Кроме того, по характеризуемой территории проходят прогонные пути стад. Все это создает крайне высокий уровень нагрузки на растительный покров.

Список напочвенных лишайников включает 157 видов, принадлежащих к 17 семействам, 38 родам (Andreev et. al., 1996; Андреев и др., 1996; Рябкова, 1998). Четыре ведущих семейства – *Cladoniaceae* (37 видов), *Parmeliaceae* (22 вида), *Pertusariaceae* (11 видов), *Peltigeraceae* (11 видов) – включают 75% видов (табл. 6.1.5). Более половины семейств являются однородовыми. Шесть семейств представлены одним видом. Крупнейшим по числу видов является род *Cladonia* (32 вида). Этот род вместе с родами *Peltigera* (8 видов), *Stereocaulon* (6 видов), *Cetraria* (5 видов), *Cladina* (6 видов), *Ochrolechia* (5 видов) и *Pertusaria* (5 видов) включает 61% видов. Семь родов представлены двумя видами, а пятнадцать – одним. На пастбищных территориях восточного склона Заполярного Урала нами обнаружено 108 видов, принадлежащих к 33 родам, 17 семействам (Приложение 6, табл. 6.1). Меньшее разнообразие эпигейных лишайников, безусловно, можно объяснить меньшим разнообразием местообитаний в нижней части пояса

горных тундр, а также и тем, что район исследования представляет северную часть Полярного Урала, располагающуюся за Северным полярным кругом.

На прогонных путях оленьих стад выявлено 56 видов, относящихся к 21 роду (Приложение 6, табл. 6.1). Обнаружен новый для Полярного Урала вид *Pertusaria panirga*. Таким образом, в условиях интенсивного пастбищного использования отмечено резкое сокращение (в 1.6 раза) числа видов.

Таблица 6.1.5

Таксономическая структура эпигейной лишенобиоты Полярного Урала и интенсивно используемых пастбищных территорий

Семейства	Полярный Урал			Пастбищная территория			Прогонные пути		
	родов	видов	%	родов	видов	%	родов	видов	%
Cladoniaceae	2	56	36	2	37	36	2	26	48
Parmeliaceae	13	36	23	11	23	22	8	10	18
Peltigeraceae	2	16	10	2	13	12	2	6	11
Pertusariaceae	2	9	6	2	6	6	2	3	6
Stereocaulaceae	1	9	6	2	6	6	1	3	6
Mycobilimbiaceae	1	4	3	1	3	3	-	-	-
Alectoriaceae	1	2	1	1	2	2	1	2	3
Bacidiaceae	1	3	2	1	2	2	-	-	-
Ismadophilaceae	2	2	1	2	2	2	-	-	-
Lecanoraceae	2	5	3	2	2	2	-	-	-
Sphaerophoraceae	1	2	1	1	2	2	1	1	2
Candelariaceae	1	2	1	1	1	1	-	-	-
Collemaaceae	1	2	1	1	1	1	-	-	-
Nephromataceae	1	4	3	1	1	1	1	1	2
Pannariaceae	2	2	1	1	1	1	1	1	2
Physceaceae	2	3	2	1	1	1	1	1	2
Teloschistaceae	1	1	0	1	1	1	-	-	-

Кормовых видов выявлено 22 (Приложение 6, табл. 6.2).

Анализ показал сохранение ведущего положения четырех первых семейств на пастбищных территориях (табл. 6.1.5). В то же время, более половины семейств под влиянием выпаса становятся однородовыми, пять

семейств – одновидовыми. Отмечено увеличение доли видов семейства *Cladoniaceae*, а доля видов семейства *Parmeliaceae* уменьшается.

По числу видов среди эпигейных лишайников Полярного Урала преобладают кустистые (60 видов). Соотношение кустистых, листоватых и накипных напочвенных лишайников составляет 56, 23 и 19%, соответственно. На пастбищах исчезает наибольшее количество видов кустистых лишайников – 22 вида или 27%, но в относительных единицах более значительно уменьшение разнообразия листоватых (42%) и накипных лишайников (31%).

Среди кустистых лишайников наибольшее число видов – треть – утрачивает род *Cladonia*. Не встречается один из основных покровообразующих лишайников *Cladina stellaris*. Из листоватых наибольшее число видов утратило семейство *Parmeliaceae*, значительно меньше стало представителей семейства *Peltigeraceae*.

В результате выпаса в современном лишайниковом покрове Заполярного Урала господствуют виды, устойчивые к выпасу, но малоценные в кормовом отношении. Значительное покрытие имеют накипные лишайники, поселяющиеся на отмерших в результате интенсивного выбивания мхах. Часто встречаются и имеют значительное покрытие первичные слоевища лишайников рода *Cladonia* при низкой встречаемости подстилов, что свидетельствует о нестабильности лишеносинузий. Последствием интенсивного пастбищного использования стало отсутствие на пастбищных территориях *Cladina stellaris*, низкое покрытие и незначительный запас массы ценных, но неустойчивых к выпасу *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cetraria islandica*. *Cladina rangiferina* и *C. arbuscula* сохранили высокую встречаемость при крайне низком обилии как свидетельство прежней их роли доминирующих видов. Характерно обилие видов, свойственных динамичным субстратам, также при относительно низком их обилии. Об интенсивном вытаптывании свидетельствует обилие мертвых лишайников или живых, но вырванных из дернины, лежащих на

сбитых мхах и отмирающих. Характерна фрагментарность, мозаичность, неоднородность лишайникового покрова, проявляющаяся, в частности, в полидоминантности лихеносинузий.

Уже в 30-х годах 20 века растительность Полярного Урала характеризовалась как трансформированная выпасом, но обладающая значительным запасом лишайниковых кормов (Городков, 1926; Андреев и др., 1935; Игошина, 1933, 1935, 1937). Среди сообществ с доминированием лишайников преобладали кладиновые тундры. В качестве доминирующего вида указывали *Cladina stellaris*, как основные кормовые виды - *C. rangiferina*, *C. arbuscula*. Средняя высота живой части лишайников составляла 5 см (Андреев и др., 1935; Игошина, 1933, 1935).

Сейчас в защищенных от выпаса участках горных склонов (крупноглыбовые россыпи, выровненные участки среди курумов) доминируют *C. stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, но на пастбищных территориях эти ценные кормовые лишайники отсутствуют (*C. stellaris*) или встречаются единично (*C. rangiferina*, *C. arbuscula*). При этом высота их равна 0.5-1.5 см. Неповрежденные подстилки высотой 2 см и более сохраняются только под защитой кустов ерника и ив.

На пастбищных территориях относительно обильны (cop₁-sp.) поедаемые и малоценные, но устойчивые к выпасу виды – *Stereocaulon paschale*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cladonia macroceras*, *Thamnolia vermicularis* и др. Низкое обилие имеет даже устойчивая к выпасу *Alectoria ochroleuca*. В местах с особенно высокой пастбищной нагрузкой и на прогонных путях лишайниковые тундры в обычном понимании - как сомкнутые покровы кустистых лишайников - практически уничтожены. Доминирует *Sphaerophorus fragilis*, значительную долю покрытия создают *Cladonia coccifera*, *C. uncialis*, а также первичные слоевища кладоний.

Смена видового состава, снижение высоты лишайников с 3-5 до 0.5-1.0 см, а местами полное их уничтожение привели к снижению запасов массы лишайников (табл. 6.1.6). Изменение запаса массы, демонстрирующее

изменение фитоценотической роли некоторых видов лишайников, показано в таблице 6.1.7. Очевидно катастрофическое снижение запасов массы лишайников, прежде всего – видов, составлявших основу сообществ.

Таблица 6.1.6

Запасы лишайников в различных фитоценозах гор и предгорий Заполярного Урала, ц/га

Сообщество	1933-1934	1998-2001
Моховые заболоченные тундры	5.0	0.8
Багульниково-ерниковые пушицево-моховые тундры	8.3	0.1-4.0
Бугристое болото (бугор)	11.7	4.5
Ольховник лишайниковый	60-120 вне выпаса 14-50 потравленный Доминант <i>Cladina stellaris</i>	25 Доминанты <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>Cladonia amaurocraea</i>

В результате интенсивной эксплуатации пастбищ на восточном склоне Заполярного Урала и в его предгорьях значительно снизились общие запасы лишайниковых кормов, на значительной части территории запасы утрачены (Морозова, 2002). Считается, что вытеснение лишайников из растительных сообществ сопровождается отравяниванием тундр и ростом их продуктивности (Андреев, 1972, 1975; Oksanen, 1978; Zimov et al., 1995). Но на Полярном Урале этого не происходит, так же как и в его предгорьях (рис. 6.1.2). Поэтому экологические последствия выпаса состоят не только в снижении разнообразия, но и в падении продуктивности экосистем. Не реализуется даже тот скудный продукционный потенциал территории, который обеспечивается комплексом условий подзоны субарктических тундр (Магомедова, 2001г).

Запас массы некоторых видов лишайников в лишайниковых тундрах восточного склона Заполярного Урала, т/га

Виды лишайников	Годы исследований				
	1932-1935*			2000-2001	
	Средний	Выпас	Без выпаса	Выпас	Без выпаса
<i>Cladina stellaris</i>	1-6	1.0-3.4	3.7-10.5	0	5.1
<i>Cladina rangiferina</i>	1-3			0.06	1.4
<i>Cladina arbuscula</i>	1.0			0.05	1.6
<i>Cladonia amaurocraea</i>	< 1	н/о	н/о	0.17	0.22
<i>Cladonia uncialis</i>	< 1	н/о	н/о	0.07	0.51
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	Редко и мало	н/о	н/о	до 3.7	0.47
<i>Alectoria ochroleuca</i>	1-6	2.7	2.3	0.08	0.82

*по: Андреев и др., 1935; Игошина. 1935

Таким образом, выпас оленей оказывает огромное влияние на растительный покров высокогорий Урала и его лишайниковый компонент. Горные тундры демонстрируют высокую чувствительность к воздействию выпаса - большую, чем та, которая свойственна сообществам зональных тундр и предтундровых лесов.

В результате воздействия выпаса снижается видовое разнообразие лишайников, уменьшаются их покрытие и размеры, что влечет за собой значительное снижение запасов массы. Интенсивное пастбищное использование территории приводит к смене состава и глубокой трансформации структуры сообществ лишайников, а затем и деградации лишайникового покрова. На трофически бедных, подвижных субстратах и жестком гидротермическом режиме не происходит замены лишайников травянистыми растениями, продуктивность экосистем падает.

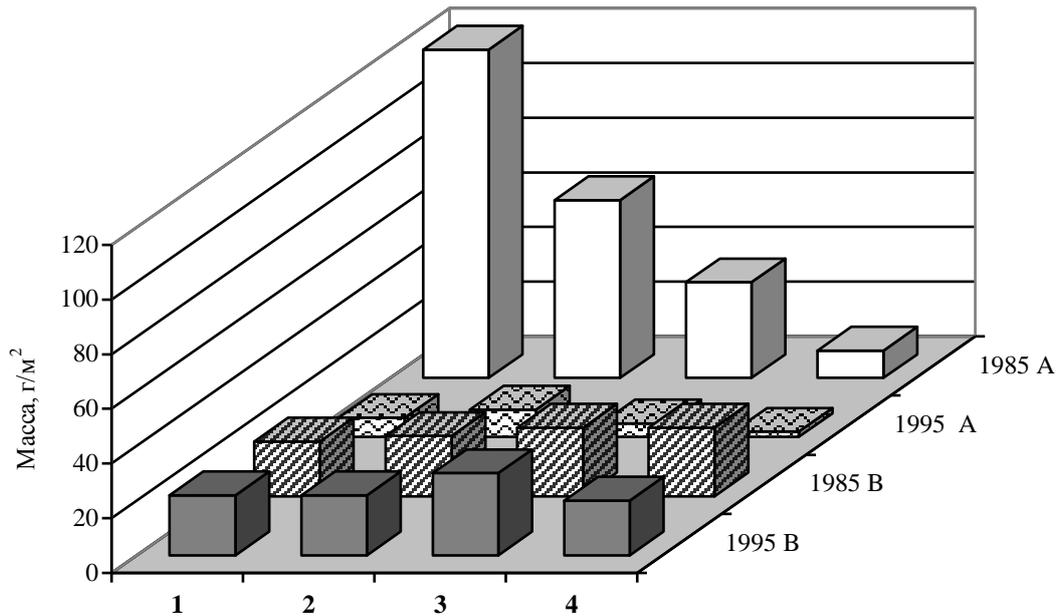


Рис. 6.1.2 Изменение запасов зеленых и лишайниковых кормов в связи с выпасом северных оленей в субарктических тундрах (предгорья Заполярного Урала), г/м²

1 – плоскобугристое болото, 2 – лишайниковая тундра, 3 – ерничково-лишайниковая тундра, 4 – ерничково-моховая тундра
 А – запас лишайниковых кормов, В - запас зеленых кормов

Острая реакция лишайников и формируемых ими сообществ на воздействие выпаса позволяет использовать их в качестве индикатора наличия и интенсивности пастбищной нагрузки. Наиболее информативными показателями, индицирующими уровень нагрузки, следует считать:

для фитоценозов

- высоту (мощность) лишайникового покрова;
- долю лишайников в общем проективном покрытии;
- набор доминирующих видов лишайников и их соотношение (по массе и/или покрытию);
- присутствие и обилие толерантных к выпасу видов;

для пастбищных территорий

- соответствие структуры растительного покрова зональной структуре;
- долю сообществ с доминированием лишайников;
- соотношение сообществ в разной степени трансформированных, находящихся в стадии деградации.

Состояние лишайникового компонента растительного покрова требует особого внимания по двум причинам: при особой кормовой ценности они являются самой уязвимой и плохо восстанавливающейся частью растительного покрова, а с другой стороны, именно оценка состояния лишайников позволяет судить о степени пастбищной трансформации экосистем.

Выпадение ценных кормовых видов, проникновение видов менее ценных в кормовом отношении, рост видового и структурного разнообразия на промежуточных стадиях пастбищной дигрессии и его сокращение на поздних стадиях, снижение продукции характерны для пастбищных экосистем (Исаков и др., 1986). Это еще раз подтверждает, что лишайники являются структурным и функциональным компонентом растительного покрова.

6.1.3. Реакция лишайников на рекреационные нагрузки

Аналогичное выпасу воздействие, до определенной интенсивности не превышающее пределов устойчивости лишайникового покрова, оказывает тремплинг (вытаптывание), являющийся ведущим компонентом рекреационной нагрузки.

Известно, что лишайники чрезвычайно чувствительны к тремплингу, их устойчивость намного ниже, чем устойчивость цветковых растений и мхов (Малышева, 1978; Андряшкина, 1988; Магомедова и др., 1991; Андряшкина, Пешкова, 1997; Forbes et al., 2001).

Влажные лишайники меньше страдают от вытаптывания, чем сухие (Малышева, 1978; Андряшкина, 1988). В сосновых лесах они переносят

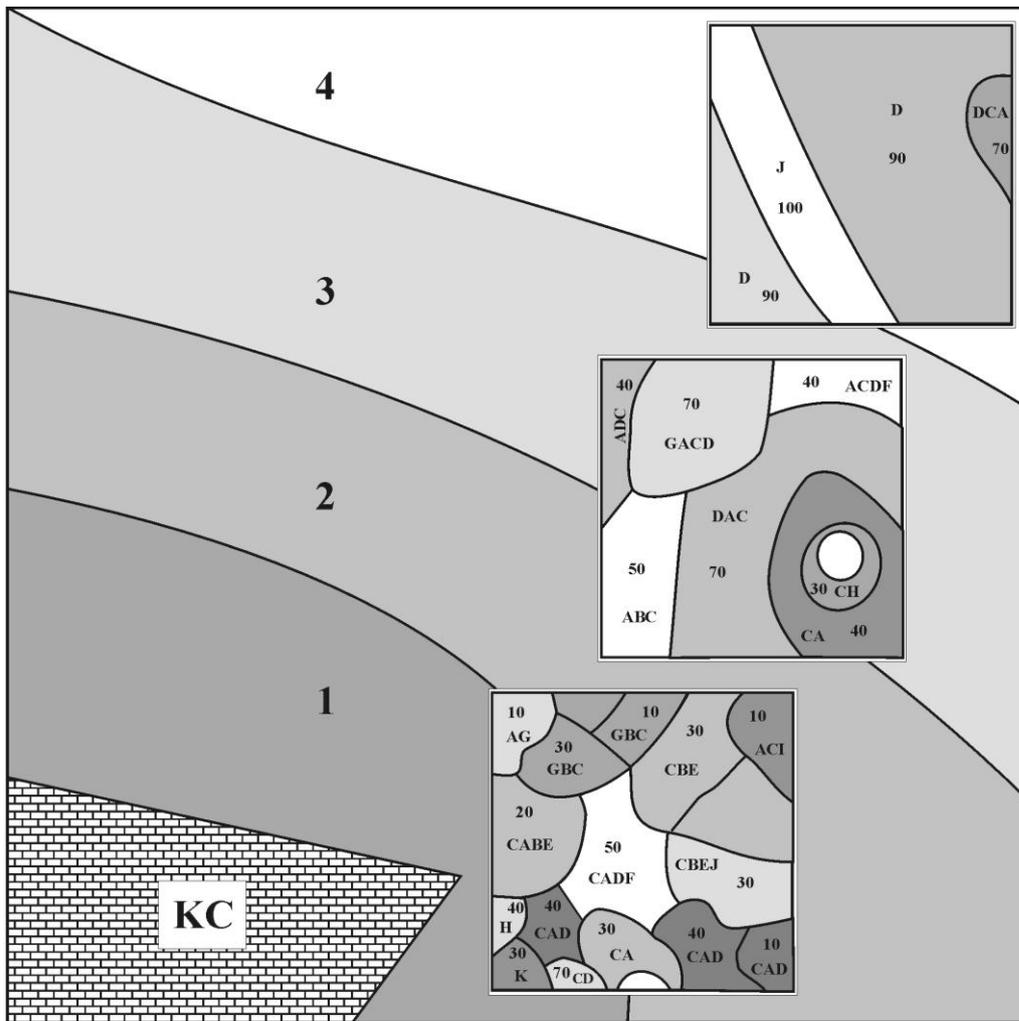
рекреационную нагрузку 4000 шагов/м² против 500 шагов/м², составляющих предел нагрузки для сухих.

Горные сообщества значительно менее устойчивы – уже при нагрузке 800 шагов/м² лишайниковый покров полностью разрушается. Все горно-тундровые сообщества с долей лишайников в запасе биомассы более 40% чрезвычайно уязвимы (Магомедова, 1986а; Магомедова, Морозова, 1994; Андреяшкина, Пешкова, 1997). При интенсивном вытаптывании лишайники замещаются высшими растениями, особенно активно – злаками.

Мы ставили перед собой задачу описать изменения состава и структуры сообществ лишайников под воздействием тремплинга, а также определить относительную устойчивость видов. Оценивали устойчивость широко распространенных, обильных видов, поскольку в распределении видов с низкой встречаемостью и небольшим обилием сложно выявить закономерности доза-эффект из-за множества факторов, от которых зависит их распространение, значителен элемент случайности.

Изучение влияния тремплинга на почвенный покров редкостойных лесов показало, что по степени трансформации лишайносинузий можно выделить три стадии: на первой происходит нарушение однородного покрова *Cladina stellaris*, увеличение покрытия других видов рода *Cladina*, а также *Cetraria*, *Stereocaulon* (рис. 6.1.3). В связи с этим растет видовая насыщенность. На второй стадии происходит увеличение видового разнообразия, прежде всего за счет лишайников рода *Cladonia*, но несколько падает покрытие. На следующей стадии падает видовое разнообразие, продолжается снижение покрытия (табл. 6.1.8). Подчеркнем, что в этом ряду наименьшее видовое разнообразие отмечено в ненарушенных сообществах.

На песках при интенсивном воздействии могут образовываться чистые покровы из *Flavocetraria nivalis*, а в более влажных вариантах лесных сообществ при интенсивном вытаптывании лишайники замещаются мхами (Магомедова и др., 1991).



- | | |
|--|---|
| A - <i>Cladina arbuscula</i> | G - <i>Cetraria islandica</i> |
| B - <i>Cladina mitis</i> | H - <i>Cetraria laevigata</i> |
| C - <i>Cladina rangiferina</i> | I - <i>Flavocetraria cucullata</i> |
| D - <i>Cladina stellaris</i> | J - <i>Flavocetraria nivalis</i> |
| E - <i>Cladonia amaurocraea</i> | K - <i>Stereocaulon paschale</i> |
| F - <i>Cladonia uncialis</i> | |

Рис. 6.1.3 Изменение горизонтальной структуры лишайникового покрова под воздействием тремплинга в северотаежных редкостойных лесах

Пробная площадь 500x500 м, 3 – пробные площадки 1x1 м, КС – площадка жилого комплекса компрессорной станции
 1 - сильно нарушенная территория, 2 - умеренно нарушенная территория, 3 - слабо нарушенная территория, 4 – территория с локальными нарушениями.
 Цифрами показано покрытие (%)

В горных тундрах умеренные нагрузки вызывают ослабление доминирующей роли лишайников рода *Cladina*, что приводит к увеличению видового разнообразия, обилия и встречаемости толерантных к выпасу видов (табл. 6.1.9). Вдоль троп это происходит на расстоянии 20-40 см, но изменения нарастают постепенно и визуально не улавливаются. Смена видового состава, увеличение видовой насыщенности, уменьшение высоты лишайников, «изреживание» покрова происходит на расстоянии 10-20 см от троп (табл. 6.1.8). Видимые изменения фиксируются на расстоянии около 5 см. Здесь лишайники ниже, покров кажется редким, очевидно изменение соотношения в обилии между видами. Фрагментация растительного покрова проявляется в снижении размеров измеряемых вдоль трансект элементов горизонтальной структуры.

Таблица 6.1.8

Изменение ценотических показателей в лишайниковых горных тундрах (Северный Урал) и сосняках лишайниковых (Западная Сибирь, северная тайга) под воздействием тремплинга

Показатели	Горные тундры				Северная тайга			
	Расстояние от троп, см				Расстояние от жилого комплекса, м			
	5	10	20	40	50	100	250	400
Число видов	16	20	23	19	12	17	20	6
Видовая насыщенность, видов/учетн. площадку	7±1	7±2	8±3	6±1	4±2	8±3	6±2	1.5±1
Покрытие, %	75±8	80±1 0	90±1 1	85±9	40±6	60±9	80±7	95±5
Высота, см	3±0.5	4±0.5	5±1	5±0.5	4.5±1	6±0.8	6±1	6±0.5

Среди наиболее важных ценозообразователей выделяется группа видов с высокой чувствительностью к вытаптыванию. Среди них на первом месте - *Cladina stellaris*. Как показано выше, выпас приводит к исчезновению этого вида. Неуклонно снижают встречаемость и покрытие под воздействием

тремплинга, а также выпаса *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cladonia amaurocraea* (табл. 6.1.2, 6.1.9, 6.1.10).

В число видов снижающих покрытие под воздействием выпаса входят *Cladina mitis* и *Cetraria islandica*. Встречаемость *Cladina mitis* увеличивается в сообществах, испытывающих рекреационные нагрузки. Встречаемость *Cetraria islandica* максимальна при средних рекреационных нагрузках. Это свидетельствует о том, что выпас более жестко действует на лишайники в сравнении с тремплингом, а также, что в этой паре видов *Cladina mitis* более устойчива к воздействиям.

Таблица 6.1.9

Изменение встречаемости некоторых видов лишайников под воздействием тремплинга (Северный Урал, Косьвинский Камень), %

Виды	Расстояние от тропы*			
	5 см	10 см	25 см	40 см
<i>Alectoria ochroleuca</i>	20	20	15	10
<i>Cladina arbuscula</i>	40	50	50	60
<i>C. mitis</i>	50	50	35	35
<i>C. rangiferina</i>	50	60	80	75
<i>C. stellaris</i>	5	10	10	25
<i>Cladonia amaurocraea</i>	5	5	10	10
<i>C. cornuta</i>	1	5	1	1
<i>C. gracilis</i>	1	5	1	1
<i>C. uncialis</i>	-	5	5	-
<i>Cetraria islandica</i>	5	10	20	10
<i>C. laevigata</i>	15	15	10	10
<i>Flavocetraria cucullata</i>	30	30	25	15
<i>F. nivalis</i>	20	10	10	5
<i>Stereocaulon paschale</i>	-	-	5	-

Увеличивают встречаемость при увеличении интенсивности тремплинга как в горных тундрах, так и в лесах *Cladina mitis*, *Cetraria laevigata*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis* (табл. 6.1.9, 6.1.10). Последние два вида, очевидно, наиболее устойчивы, поскольку увеличивают встречаемость и под воздействием выпаса (табл. 6.1.2). В горных тундрах в группу видов, увеличивающих встречаемость, входит еще и *Alectoria ochroleuca*. А в лесах, как и на пастбищах увеличивают встречаемость *Cladonia coccifera*, *C.*

uncialis, *C. fimbriata*. В лесах эту группу расширяет *C. gracilis*. В горных тундрах на фоне тремплинга и на пастбищах она имеет максимальную встречаемость лишь при средних нагрузках. *C. uncialis* увеличивает встречаемость под воздействием тремплинга и выпаса, но в горах ее встречаемость максимума достигает при среднем уровне рекреационной нагрузки. Это свидетельствует о более жестком воздействии тремплинга в горных тундрах, очевидно, в связи с особенностями субстрата.

Таблица 6.1.10

Изменение встречаемости некоторых видов лишайников под воздействием тремплинга (Западная Сибирь, северная тайга), %

Виды	Расстояние от жилого комплекса*			
	50 м	100 м	250 м	400 м
<i>Cladina arbuscula</i>	30	50	50	10
<i>C. mitis</i>	40	20	5	1
<i>C. rangiferina</i>	40	60	60	15
<i>C. stellaris</i>	15	40	50	100
<i>Cladonia amaurocraea</i>	1	5	10	-
<i>C. coccifera</i>	5	1	-	-
<i>C. cornuta</i>	5	10	5	-
<i>C. fimbriata</i>	5	-	-	-
<i>C. gracilis</i>	5	5	1	-
<i>C. macroceras</i>	5	10	5	-
<i>C. uncialis</i>	10	10	-	-
<i>Cetraria islandica</i>	10	30	10	-
<i>C. laevigata</i>	20	10	5	-
<i>Flavocetraria cucullata</i>	25	20	10	-
<i>F. nivalis</i>	20	20	10	5
<i>Stereocaulon paschale</i>	-	10	10	-

* положение площадок и структуру лишайникового покрова см. на рис. 6.1.3

Максимальную встречаемость при средней интенсивности тремплинга в горах и в лесах имеют *C. cornuta*, *Cetraria islandica*, *Stereocaulon paschale*. В горных тундрах в эту группу, как отмечено выше, входят *Cladonia gracilis* и *C. uncialis*, а при средней интенсивности выпаса *S. paschale* и *Cladonia gracilis*.

Проведенное сравнение изменения встречаемости широко распространенных и обильных лишайников под воздействием тремплинга и

выпаса разной интенсивности позволило построить ряд чувствительности лишайников по отношению к механическим воздействиям (табл. 6.1.11), а также сделать вывод о том, что, во-первых, выпас жестче, чем тремплинг действует на лишайники, а во-вторых, что в горах воздействие тремплинга сказывается сильнее. Последнее обстоятельство мы объясняем характером субстрата.

Таблица 6.1.11

Оценка относительной устойчивости видов лишайников к механическим воздействиям

Оценка устойчивости	Виды
Очень низкая	<i>Cladina stellaris</i>
Низкая	<i>Cladonia amaurocraea</i>
	<i>Cladonia arbuscula</i>
	<i>Cladonia rangiferina</i>
Относительно низкая	<i>Cetraria islandica</i>
Относительно высокая	<i>Stereocaulon paschale</i>
	<i>Cladonia macroceras</i>
	<i>Cladonia gracilis</i>
	<i>Cladina mitis</i>
Умеренно высокая	<i>Cetraria laevigata</i>
	<i>Cladonia cornuta</i>
	<i>Alectoria ochroleuca</i>
	<i>Flavocetraria cucullata</i>
Высокая	<i>Cladonia fimbriata</i>
	<i>Cladonia uncialis</i>
	<i>Flavocetraria nivalis</i>
	<i>Cladonia coccifera</i>

Сходство реакции лишайников на рекреационные нагрузки и выпас также характеризует его как компонент растительного покрова.

6.1.4. Техногенные механические нарушения лишайникового покрова

В связи с промышленной экспансией второй половины 20 века огромное количество публикаций посвящено техногенной трансформации растительного покрова Арктики. Высокогорья затронуты промышленным

освоением в меньшей степени, но концентрация здесь полезных ископаемых непременно приведет к увеличению уровня техногенной нагрузки, так же как интенсивное освоение примыкающих равнин. Пример в этом отношении являет собой Полярный Урал – в связи с перспективой освоения месторождений газа на полуострове Ямал по предгорьям Урала проведена железная дорога, создан проект газопровода, пересекающего Заполярный Урал в северной его части. Строительство дороги сопровождалось разработкой серией карьеров в горах. Наличие дороги неизмеримо повысило доступность высокогорий.

Исследования показали, что используемая техника и технологии строительства создают механические нагрузки, превышающие предельно допустимые для растительного покрова (Магомедова и др., 1988; Морозова, Магомедова, 1995; Магомедова, Морозова, 1997б). Техногенные механические нагрузки для лишайников губительны (Магомедова, 1986; Магомедова, Морозова, 1994, 1997б). Лишайники гибнут при проведении даже самых поверхностных планировочных работ, при присыпании песком, широко используемым для создания насыпных оснований для всех сооружений и полотна дорог. Но наибольший масштаб имеют нарушения, связанные с внедорожным движением гусеничной техники (Магомедова, Морозова, 1997б). Лишайники чрезвычайно чувствительны к таким воздействиям - гусеницы частично вырывают лишайники из дернины, приминают и перемалывают их (Добринский, 1990; Коробейникова, 1991). Именно внедорожное движение техники считают основной причиной нарушения лишайникового покрова (Андреев, 1972, 1973).

Комплекс техногенных нагрузок приводит к исчезновению лишайников из растительного покрова. Например, на севере Западной Сибири, темпы и масштабы освоения которого не имеют аналогов в мире, отмечены следующие процессы.

На техногенно нарушенных территориях лишайники совершенно исчезают из состава сообществ (табл. 6.1.12).

Восстановление растительного покрова происходит крайне медленно. Лишайники оказываются самым трудно восстанавливаемым его компонентом (Forbes et al., 2000; Cornelissen et al., 2001). На техногенно нарушенных территориях в тундровой зоне и через 20 лет восстановления лишайников не отмечено (Магомедова, Морозова, 1997б, 2000; Магомедова и др., 2002). В более благоприятных климатических условиях в зоне лесотундры и подзоне северной тайги процессы восстановления характеризуются следующим образом. Пойменная растительность и травяно-моховые болота здесь восстанавливаются быстро - через 15-20 лет, но без участия лишайников. На плоскобугристых болотах лишайники появляются в постантропогенных сообществах не менее чем через 10 лет, воссоздавая через 20 лет лишь половину своего исходного покрытия и треть видового состава. Восстановление лишайников в редколесьях и редкостойных лесах происходит в течение не менее чем 20 лет. Наиболее успешно восстанавливается лишайниковый покров на юге полосы редкостойных лесов в лиственничниках (табл. 6.1.13). Восстановление происходит быстрее на субстрате, защищенном от ветровой эрозии, при сохранении фрагментов лишайниковой дернины и почвенного покрова (Магомедова, Морозова, 1994; Морозова, Магомедова, 1995, 2001 и др.).

Таблица 6.1.12

Изменение видового разнообразия растительного покрова на севере Западной Сибири в связи с техногенными воздействиями

Фитоценозы	Цветковые	Мхи	Лишайники	Всего
Арктические тундры (полуостров Ямал, Харасавей)*				
Коренные	81	63	69	340
Вторичные	31	26	-	57
Субарктические тундры (полуостров Тазовский, Ямбург)**				
Коренные	180	53	53	286
Вторичные	94	27	-	121

* Магомедова и др., 1993; Магомедова, Морозова, 1997б

** Магомедова и др., 2002, Игошева, 2003

В результате изучения нарушения и восстановления растительного покрова все сообщества со значительным участием лишайников отнесены к неустойчивым, восстанавливающимся с трудом или не восстанавливающимся (Морозова, Магомедова, 1995; Магомедова, Морозова, 1997б, 2001 и др.).

В горных районах нами изучено заселение лишайниками техногенных субстратов – образовавшихся в результате деятельности, связанной с проведением геологоразведочных работ и добычей нерудного сырья.

Таблица 6.1.13

Изменение ценотических показателей лишайникового покрова в ходе его восстановления после механического нарушения в лиственничнике лишайниковом (Западная Сибирь, северная тайга)

Ценотические показатели	Стадии восстановления		
	1	2	3
Число видов	3	10	6
Видов. насыщенность, видов/учетн. площадку	1.5	4	10
Покрытие, %	4	20	50
Высота, см	1.5	3	4
Доминанты	<i>Cladina mitis</i> , <i>Cladonia uncialis</i> , <i>Flavocetraria nivalis</i>	<i>Cladina rangiferina</i> , <i>C. mitis</i> , <i>C. stellaris</i>	<i>Cladina stellaris</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. mitis</i> ,

Состав лишайников в геологических канавах и карьерных разработках очень ограничен. В низкогорьях Заполярного Урала на карьерах обнаружено 65 видов цветковых растений, 33 вида мхов и лишь 2 вида лишайников (Forbes, Sumina, 1999). В канавах и на сопровождающих их отвалах чаще других встречаются типичные виды антропогенных местообитаний и эрозиофилы – *Cladina mitis*, *Cladonia botrytes*, *C. coccifera*, *C. cornuta*, *Peltigera didactyla*, *P. scabrosa*, а в увлажненных микроместообитаниях - *P.*

aphthosa. Эти же виды встречаются на нарушенных песках в предгорьях Заполярного Урала (Копцева, Сумина, 2001). Более богат набор видов на отвалах геологических канав на Приполярном Урале. В канавах обнаружены *Cladonia coccifera*, *Cetraria odontella*, *Solorina crocea*, первичные слоевища кладоний, а на отвалах – 20 видов, в распределении которых очевидна зависимость от субстрата и условий увлажнения (Приложение 6, табл. 6.4).

На отвалах драг в низкогорьях Северного Урала на скоплениях мелкозема, помимо перечисленных выше, обычны *Cladonia acuminata*, *C. carneola*, *C. fimbriata*, *C. subulata*, *Psoroma hypnorum*. Заселение кусков породы, обработанных драгой, может начаться лишайниками любого морфологического типа. Обычны в качестве пионеров и обильны лишайники рода *Umbilicaria*, особенно *U. arctica*. Процесс зарастания отвалов лишайниками очень похож на процесс формирования лишайникового покрова морен, подробно описанный Ю.Л. Мартином (1967б, 1968г, 1969б, 1982а), поскольку здесь также сочетается каменистый субстрат и мелкозем.

Заселение кернов (кусков горной породы, вынимаемых из глубинных слоев при бурении), оставленных в горной тундре, начинается лишайниками рода *Umbilicaria*, поселяющимися в бороздках, оставленных буром. На сколах поселяется *Rhizocarpon geographicum*, размер слоевищ которого не превышает 2-3 мм, тогда как диаметр слоевищ *Umbilicaria* в среднем равен 1.2 мм. Кустистые лишайники (*Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Cetraria islandica*, *Cladina mitis*) поселяются в углах деревянных ящиков с кернами на скоплениях мелких частиц породы, пыли и проч., на ящиках - *Vulpicida juniperinus*.

Пионерными видами среди накипных лишайников на всех каменистых техногенных субстратах являются *Lecanora polytropa*, *Lecidea pantherina*, *Rhizocarpon geographicum*, *R. hochstetteri*, *Tremolecia atrata*, которые начинают освоение поверхности горных пород, формирующихся в результате морозного выветривания (глава 4). С самых первых стадий в зарастании техногенных субстратов участвуют лишайники рода *Umbilicaria*,

прежде всего *U. arctica* и *U. decussata*. Интересно, что эти же виды, встречаются на галечнике в тундрах Ямала (Зеленая книга Сибири, 1996; Магомедова и др., в печати). А вот встречающаяся на Ямале *Porpidia crustulata* в высокогорьях в число пионерных видов не входит. Состав группы пионерных видов рода *Umbilicaria* на естественных обнажениях и техногенных субстратах сходен. Общие виды - *U. arctica*, *U. cylindrica*, *U. hirsuta*, *U. hyperborea*, *U. proboscidea*. *U. decussata*, часто встречающаяся на техногенных субстратах, на естественных обнажениях в группу пионерных не входит.

На нарушенных участках и созданных человеком (техногенных) субстратах обнаружено 37 видов эпигейных лишайников (Приложение 6, табл. 6.3). На техногенных субстратах, где нарушения формирующегося лишайникового покрова отсутствуют, видовое разнообразие несколько выше, чем в сообществах естественных местообитаний, подвергающихся нарушениям, но общих видов гораздо больше, чем отмечали в сообществах лесотундры и северной тайги (табл. 6.1.14). Безусловно, той группой, которая выделяет и объединяет комплекс условно толерантных эпигейных лишайников высокогорий, являются петрофиты.

Таблица 6.1.14

Видовое разнообразие эпигейных лишайников на нарушенных территориях и техногенных субстратах на севере Урала и Западной Сибири

Показатели	Лесотундра	Северная тайга	Горные тундры
Всего видов	30	32	37
Всего на нарушенных территориях, %	15	29	28
Только на нарушенных территориях, %	8	17	6
Всего на техногенных субстратах, %	22	15	31
Только на техногенных субстратах, %	15	3	9
Общих для нарушенных территорий и техногенных субстратов, %	7 (23)*	12 (37.5)	22 (59)

* доля от общего числа видов, %

Характер и темпы восстановления лишайниковых горных тундр зависят от условий местообитания. Скажем, на дресве сланцев, обнаженной в результате строительства шахтного выхода на Неройском месторождении кварца (Приполярный Урал, подножие горы Додо) формируются мощные покровы *Cetraria islandica*. Очевидно, степень стабилизации этого хорошо удерживающего влагу и богатого по минеральному составу субстрата достаточна для лишайников и недостаточна для цветковых растений, (Магомедова и др., 1997; Морозова и др., 1997). Это единственный случай столь успешного посттехногенного формирования лишайникового покрова, который мы наблюдали.

Сравнили список видов, формирующих инициальные группировки на техногенном субстрате (Приложение 6, табл. 6.3) со списком видов, входящих в состав сообществ сукцессионных стадий на россыпях (Приложение 4, табл. 4.7). Сравнение, показало, что наибольшее сходство по видовому разнообразию инициальные группировки имеют с сообществами стадии «В» щебнистой сукцессионной серии (28 общих видов). Объединяет их характер субстрата – сочетание мелкозема и камней, относительная подвижность (что обеспечивает успешную конкуренцию с сосудистыми растениями).

Таким образом, лишайники намного более чувствительны, чем цветковые растения и мхи, к техногенным нарушениям, которые, как правило, исключают лишайники из структуры сообществ. Восстановление лишайников происходит несравненно медленнее, чем других компонентов растительного покрова. Поэтому сообщества с доминированием лишайников должны быть предметом особого внимания при проектировании промышленного освоения высокогорий.

6.1.5. Загрязнения

Лишайники широко известны чувствительностью к загрязнению атмосферы (Hawksworth, Rose, 1976; Трасс, 1971; Мартин, 1982б, 1984а, 1986; Nimis et al., 2001; Бязров, 2002 и др.).

В высокогорьях Урала источником атмосферного загрязнения является компрессорная станция «Полярная». В выбросах станции содержится оксиды серы, углерода, азота, сажа, метан. Как главный фактор поражения рассматриваются окислы азота (Магомедова, Морозова, 1997б; Magomedova et al., 1997). Исследование, проведенное на объектах – технологических аналогах, не выявило различий в составе и структуре эпифитных лишеносинузий на разном расстоянии от компрессорной станции, но зарегистрировано значительное азотное загрязнение лишайников на расстоянии десяти-двадцати километров. Уровень накопления азота высок, хотя и не достигает предельно допустимого (Söchting, 1995). Содержание, равное 2-4‰ считается фоновым, а 13‰ - летальным для лишайников рода *Cladina*. Промежуточные количества азота снижают жизнеспособность лишайников. Фоновое содержание азота в лишайниках на севере Западной Сибири составляет 2‰ для *Cladina* и 3-4‰ для *Hypogymnia*. Согласно специальным исследованиям, проведенным на действующей в течение двадцати лет Лонг-Юганской компрессорной станции, на расстоянии 8-15 км от источника выбросов содержание окислов азота в атмосфере составляет около 2 мг/м³ (Магомедова, Морозова, 1997б). В этой зоне содержание азота в лишайниках: 3.7-6.0‰ в лишайниках рода *Cladina* и 9.2-13‰ в *Hypogymnia physodes* (Söchting, 1995). Возможным показателем загрязнения является наличие морфологических изменений у видов *Cladina* – обильная фрутификация считается признаком кислого загрязнения (Scott, Hutchinson, 1990).

Среди поверхностных загрязнений наибольшее по масштабу и последствиям значение имеют загрязнения нефтепродуктами. Лишайники, а также сообщества, где они широко представлены, являются наиболее

чувствительными к этому типу воздействий и исчезают из растительного покрова на загрязненной территории (Walker et al., 1978; Экология Ханты-Мансийского автономного округа, 1995; Магомедова, Морозова, 1997б).

Таким образом, лишайники являются наиболее чувствительным к антропогенным воздействиям компонентом растительного покрова. Выпас и рекреационные нагрузки (тремплинг) до определенного уровня увеличивают разнообразие лишайников, приводят к расчленению лишайникового покрова на фрагменты с разным покрытием и соотношением компонентов. Затем происходит снижение разнообразия, покрытия и запасов массы. Это еще раз характеризует лишайники как структурный и функциональный компонент растительного покрова, поскольку эти закономерности антропогенной трансформации типичны для растительного компонента зональных тундровых экосистем и экосистем других природных зон. Техногенные механические нагрузки для лишайников губительны, поскольку превышают порог их толерантности.

Лишайники отчетливо дифференцируются по степени чувствительности к антропогенным нагрузкам. Наибольшей чувствительностью характеризуются лишайники рода *Cladina*. В число относительно толерантных можно включить *Cladonia coccifera*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia uncialis*, *Cladonia fimbriata*.

Анализ динамики 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, и среди лишайников 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, тогда как в составе эпигейных пионерных видов выявлены значительные различия, что соответствует различиям в

условиях местообитаний и объясняет иной характер посттехногенных сукцессий.

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

6.2. ОХРАНА ЛИШАЙНИКОВ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИХ РЕСУРСНОГО ПОТЕНЦИАЛА

Необходимость охраны лишайников связана с их особой чувствительностью ко всем видам антропогенного воздействия и низким восстановительным потенциалом при значительной роли в растительном покрове Севера и высокогорий, а также большом хозяйственном значении, особенно в качестве корма для северных оленей.

Активное обсуждение проблем охраны лишайников началось в конце 80х – начале 90х годов 20 века раздел. Раздел, посвященный охране лишайников - важный компонент многих работ по изучению видового разнообразия лишайнобиоты (Кондратюк, 1985; Рандлане, 1986; Гёз, 1993; Урбанавичене, 1997; Слонов, 1999; Пыстина, 2000; Порядина, 2000 и др.). До этого более активно рассматривали возможности использования лишайников в народном хозяйстве (Рябкова, 1965б; Новрузов, 1984 и др.).

6.2.1. Охрана видового разнообразия

Лишайники представлены в Красной книге РСФСР (1985) - 29 видов, а также в региональных Красных книгах и региональных списках подлежащих охране растений: Красная книга Бурятской АССР (1988) - 6 видов, Красная книга Карелии (1995) - 77 видов, Красная книга Среднего Урала (1996) - 2 вида, Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа (1997) - 6 видов,

Красная книга Республики Коми (1998) - 80 видов; Красная книга Новосибирской области (1998) - 7 видов, Красная книга Кировской области (2001) - 12 видов.

Выделение подлежащих охране видов представляет собой серьезную научную и практическую проблему (Scheidegger, Govard, 2002). Необходимость охраны обычно связывают с нарушением местообитаний лишайников (рубки леса, распашка земель, пожары) и загрязнением атмосферы. Наиболее часто упоминающийся вид нарушения местообитаний - вырубка лесов. Тем не менее, видов, относимых к уязвимым, обычно немного. Подавляющее большинство предлагающихся к охране лишайников относят к категории редких (17-86%).

При определении статуса «редкий вид» как категории охраны возникают проблемы, поскольку редкими называют также «очень нечасто» встречающиеся лишайники. К числу редких в таком понимании относятся многие виды лишайников. Доля редко встречающихся видов в составе лишенобиоты составляет 39-52% (Магомедова, 1994а; Рябкова, 1998; Порядина, 2000; Пыстина, 2000). Вряд ли справедливо причисление всех их к охраняемым. К числу редких, подлежащих охране авторы региональных сводок относят обычно около 10-15% видов (Гёз, 1993; Урбанавичене, 1997; Слонов, 1999; Пыстина, 2000; Martin, Martin, 2000).

В число охраняемых в северной части Урала отнесены следующие виды:

Lobaria pulmonaria (L.). Hoffm.

Включен в Красную книгу РСФСР (1985) в категории 2 (уязвимый вид). Приводится в Красной книге Среднего Урала (1996) и Красной книге Ямало-Ненецкого автономного округа (1997). Выше границы леса не поднимается. Угрозы – сбор слоевищ и загрязнение воздуха.

Asahinea scholanderi (Llano) C. Culb. et W. Culb.

Включен в Красную книгу РСФСР (1985) в категории 3 (редкий вид). Приводится в Красной книге Среднего Урала (1996) и Красной книге Ямало-

Ненецкого автономного округа (1997) как нуждающийся в охране. Приводится для Северного Урала (Волкова, 1970). По данным К.А. Рябковой встречается от Полярного до Южного Урала (Рябкова, 1998). Лимитирующие факторы не изучены.

Botrydina viridis (Ach.) Redh. et Kuyper (Endocarpon viride Ach., *Omphalina hudsoniana* (Jenn.) Bigelow, *Coriscium viride* (Ach.) Vain.)

В Приложении 2 приводится как *Omphalina hudsoniana*.

Включен в Красную книгу РСФСР (1985) в категории 3 (редкий вид). Приводится в Красной книге Ямало-Ненецкого автономного округа (1997) как «редкий, нуждающийся в охране». Распространение на Урале не известно. Угрозы – антропогенная трансформация местообитаний.

Из дополнительного списка рекомендуемых к охране на территории Ямало-Ненецкого автономного округа видов на Полярном Урале известен *Hypogymnia sibirica* (Zahlbr.) Rassad. – эндемик Российской Арктики (Рассади́на, 1971). Лимитирующие факторы не изучены.

В высокогорьях из перечисленных встречается только *Asahinea scholanderi*.

Строгой мотивации выбора видов для охраны пока нет. Мы предлагаем учитывать разнообразие местообитаний, в которых встречается редко встречающийся вид, поскольку пластичным, эвритопным видам исчезновение угрожает в меньшей степени, чем стенотопным (Магомедова, 2001б). В этом случае в охране будут нуждаться редко встречающиеся виды, местообитания которых окажутся под угрозой. Исключительно редкие виды, каждое нахождение которых - событие, до уточнения распространения и приуроченности, безусловно, могут быть включены в число охраняемых. В качестве мер охраны могут быть предложены выявление местообитаний и контроль их состояния, а также контроль состояния популяций.

В число редко встречающихся видов в высокогорьях Урала попадают 58 видов. Из них редко встречаются, поскольку оказываются в несвойственных им местообитаниях 21. Среди них те, что в лесном поясе

нередки и даже обильны. Рекомендовать их к охране мы не имеем оснований. Редко встречаются в типичных для них местообитаниях 37 видов. Рекомендовать их к охране мы оснований также не имеем, как и виды, характерные для относительно редко встречающихся местообитаний, поскольку местообитаниям пока ничто не угрожает.

В то же время, в категорию видов, которым должно быть уделено особое внимание на территории Заполярного Урала, пора включить лишайники рода *Cladina*, в связи с резким сокращением их обилия и ценотической роли под влиянием выпаса оленей.

Внесение в Красные книги само по себе не обеспечивает охрану лишайников. Наиболее эффективно охрана может осуществляться на охраняемых территориях (Трасс, 1982а; Магомедова, 1999, 2001б; Жигальский и др., 2003).

6.2.2. Развитие системы охраняемых природных территорий и охрана лишайников

Исчезновение видов связано не столько с прямым истреблением, сколько с нарушением условий обитания. Общепринятым является положение, что сохранить тот или иной вид живых организмов можно лишь сохраняя их местообитания. Это обстоятельство указывает на особое и все увеличивающееся значение особо охраняемых природных территорий. В то же время, глобализация экономики и масштабов воздействия человека на биосферу, развитие научных представлений о биосферных процессах привели к модернизации представлений о роли охраняемых природных территорий.

В 1980 году Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП) опубликовал "Всемирную стратегию охраны природы". Эта новая философия охраны природы пытается разрешить конфликт между необходимостью сохранения природы и социально-экономическим развитием общества. В ней сформулированы три задачи: поддержать

экологические процессы и системы, важные для жизни; сохранить разнообразие организмов, обеспечить разумное использование видов и экосистем. Развитием этой стратегии стали рекомендации и принципы, изложенные в документах Конференции ООН по окружающей среде и развитию (Рио-де-Жанейро, 1992). Следуя им, правительство Российской Федерации приняло Постановление "О мерах по выполнению Конвенции о биологическом разнообразии" (1995), а в 1996 году Президент утвердил концепцию перехода Российской Федерации к устойчивому развитию. Реализация стратегии требует систематизации накопленного опыта охраны природы, поиска новых возможностей сочетать хозяйственную и природоохранную деятельность, внимательно контролировать появление новых отрицательных последствий эксплуатации природных ресурсов.

В решении вопросов охраны природы и устойчивого развития охраняемым природным территориям (ООПТ) принадлежит важная роль. Принятие Федерального закона "Об особо охраняемых природных территориях" (15 февраля 1995 года) ставит функционирование и развитие охраняемых территорий на серьезную юридическую основу и создает реальные предпосылки для упорядочения и развития охраны природы в соответствии с сегодняшними условиями. В законе определены категории особо охраняемых территорий, оговаривается возможность установления и иных категорий охраняемых территорий, впервые записано положение о резервировании земельных участков для последующей организации охраняемых территорий, где заранее ограничивается хозяйственная деятельность.

Под охраняемые природные территории рекомендуется отводить около 30 % площади. Еще на 30% территории допускается экстенсивное природопользование (Розенберг и др., 1998). Стремление иметь большой процент заповедных территорий диктуется необходимостью не только сохранить максимально возможное биологическое разнообразие, но и создать систему, способную противостоять глобальному разрушению биосферы,

поддерживать в ней возможное равновесие (Соколов и др., 1997). Для северных регионов России, в том числе для Уральских высокогорий, очевидна необходимость выделения территорий, где возможно было бы сохранить и поддержать традиционные формы природопользования. Природные комплексы на таких территориях могут охраняться в режиме заповедника, частично или временно. Хотя поддержание экологического баланса путем организации системы охраняемых природных территорий рассматривается как одно из обязательных условий устойчивого развития и выживания человечества, экологическое планирование территорий отсутствует или лишь декларируется. Нигде в мире нет четкой территориально-экологической политики (Реймерс, 1992).

Нами разработана современная, научно обоснованная концепция формирования региональной системы охраняемых природных территорий (Жигальский и др., 1998, 2003; Магомедова и др., 1998а, 1998б). Концепция предложена к реализации на территории Уральского федерального округа. Необходимость срочного принятия мер по увеличению природно-заповедного фонда в Уральском федеральном округе связана с постоянно растущим масштабом и скоростью техногенной трансформации территории и ухудшением качества окружающей среды, а также с необходимостью выделения родовых угодий и сохранения условий для традиционного природопользования коренного населения Ханты-Мансийского и Ямало-Ненецкого автономных округов и севера Свердловской области.

Территория Ханты-Мансийского и Ямало-Ненецкого автономных округов входит в евроазиатский центр экологической стабилизации биосферного значения (О концепции перехода Российской Федерации к устойчивому развитию, 1996), что многократно увеличивает ответственность за максимальное сохранение еще не нарушенной территории, а также за осуществление рационального природопользования.

Значение охраняемых территорий возрастает с увеличением освоенности местности (Реймерс, 1990). Поэтому для Свердловской области

модернизация стратегии в области охраны природы не менее актуальна. В старопромышленных регионах значительная часть природных комплексов нарушена или уничтожена, состояние окружающей человека среды характеризуется как неблагоприятное (Большаков и др., 2002). Необходимость мобилизации ресурсов для обеспечения экономического роста может привести к эскалации негативных изменений. Поэтому корректно организованная система охраняемых природных территорий может служить основой обеспечения экологической безопасности.

В основу выделения территорий, подлежащих охране нами положена комплексная экологическая оценка и дифференциация территории, которая учитывает устойчивость природных комплексов и их компонентов к техногенным нагрузкам, обеспечивает сохранение типичных и уникальных природных комплексов и объектов, разнообразия и генофонда растительного и животного мира, ресурсного потенциала, в том числе, и традиционного для коренных народов природопользования. Таким образом, сеть охраняемых природных территорий формируется на основе выделения экологически ценных территорий. Экологически ценные территории рассматриваются как резервные участки для последующей организации той или иной категории ООПТ.

При проведении дифференциации оценки территории сообщества с доминированием лишайников получили самые высокие баллы с точки зрения их ресурсной ценности, ландшафтной значимости (стабилизация песчаных грунтов, консервация мерзлоты), чувствительности ко всем видам антропогенных воздействий и низкого восстановительного потенциала (Магомедова и др., 1998б; Жигальский и др., 2003). В связи с этим были сделаны карты распространения сообществ с доминированием лишайников. В тех случаях, когда масштаб не позволял выделить эти сообщества, выделены следующие комплексы: А - лишайники выступают в качестве доминантов во всех элементах комплекса; Б - лишайники являются содоминантами, или доминантами хотя бы в одном из элементов комплекса.

Исходя из необходимости охраны местообитаний для сохранения лишайников, целесообразно выделение особо охраняемых территорий в высокогорьях на всех широтных отрезках Урала.

Особое значение имеет создание охраняемых территорий на Полярном Урале, которое бы позволило вывести часть территории из системы пастбищного использования временно, а часть – на постоянной основе (Магомедова, 1997б). Современная политика создания заказников для разведения овцебыков и других копытных (яков, бизонов) лишь увеличивает нагрузку на пастбища (Морозова, 2002б). Задачи оптимизации использования пастбищных ресурсов могли бы решить этнические территории (Забельшенский и др., 1998). Мотивами для выделения охраняемых территорий является исчезновение лишайниковых тундр и переход видов-доминантов лишайниковых тундр в число малолюбимых или редко встречающихся под влиянием выпаса оленей, что зафиксировано нами на восточном склоне Полярного Урала (Магомедова, 1986а, 2002б; Bolshakov et al., 1996; Морозова, 2002а, 2002б).

Кроме того, на Полярном Урале необходимо сохранить комплекс лишайников на кислых и метаморфических, основных и ультраосновных породах, как в зоне лесотундры, так и в подзоне субарктических тундр, а также моренный комплекс.

В Ханты-Мансийском автономном округе высокогорья выделены как экологически ценная территория (Жигальский и др., 1998; 2003; Магомедова и др., 1998а). На Приполярном Урале предлагается создание этно-природного парка «Верховья реки Ляпин», где предлагается ограничить техногенные нагрузки, связанные с разработкой месторождений полезных ископаемых, а традиционное природопользование оптимизировать (Забельшенский и др., 1998). Здесь необходимо охранять северотаежный комплекс лишайников на кислых и метаморфических породах в условиях значительного увлажнения, развития ледниковых форм рельефа.

На Северном Урале высокогорные ландшафты охраняются в заповедниках Печоро-Илычский и Денежкин Камень. Необходимо создание охраняемой территории, способной предотвратить разрушение высокогорных ландшафтов в пределах Ханты-Мансийского автономного округа. Значительная освоенность территории Свердловской области обеспечивает доступность высокогорий. В результате уровень антропогенной нагрузки здесь особенно высок. В ближайшие планы, на наш взгляд, следует включить создание природного парка в Кытлымском горном массиве и этнической территории или этно-природного парка в Ивдельском районе, чтобы обеспечить возможности оленеводства ради сохранения населения манси и их этно-экологических традиций (Магомедова и др., 1986б, 1988, 1998б).

В Ивдельском районе следует охранять северотаежный комплекс лишайников на метаморфических породах. Создание охраняемой территории в Кытлымском горном массиве позволит сохранить комплекс лишайников на основных и ультраосновных породах на границе северной и средней тайги. В заповеднике Денежкин Камень охраняется северотаежный комплекс лишайников на основных и ультраосновных породах. Охрана комплекса лишайников на основных и ультраосновных породах на Урале имеет особое значение, поскольку в других горных системах во всем мире эти породы редки (Заварицкий, 1955).

6.2.3. Оптимизация использования лишайников

Лишайники – важный кормовой ресурс для развития оленеводства. Восточный склон Урала от северных границ до верховьев Щугора – интенсивно используемая пастбищная территория. Тундровый район оленеводческого значения, как уже отмечено выше, занимает около 16% территории Урала, почти половину его составляют высокогорья (Игошина, 1966). Лишайники оказываются наиболее чувствительным к выпасу компонентом растительного покрова, в связи с чем, могут быть индикатором

пастбищной нагрузки (Магомедова, 1994б, Магомедова, Морозова, 1997б, 2000; Magomedova, Morozova, 1999). Допустимые пастбищные нагрузки и режим пастбищного использования территории должны определяться именно на основе анализа изменения лишайникового покрова.

Охрана оленьих пастбищ и их лишайникового компонента в режиме пастбищного использования территории обеспечивается (1) корректным определением кормовых ресурсов, (2) выявлением и контролем динамики растительного покрова, (3) приведением поголовья в соответствие с ресурсами и строгим соблюдением норм использования кормовых ресурсов, (4) организацией пастбищеоборота.

Первое и важнейшее условие для сохранения пастбищ и оленеводства - корректная оценка кормовых ресурсов. Инвентаризация пастбищных ресурсов - задача землеустроительных организаций. Используемая методика проведения землеустроительных работ подчинена определению запасов кормов. При этом объем наземных работ недостаточен для точного определения запаса кормов. Не учитываются воздействие выпаса и степень устойчивости к выпасу растительных сообществ. Динамические процессы в растительном покрове не учитываются, и лишь ретроспективный анализ материалов землеустройства может показать падение продуктивности (Магомедова, Морозова, 1997б; Magomedova, Morozova, 1999). За счет некорректного определения запасов происходит планируемое превышение допустимых нагрузок. Поэтому необходим перевод землеустроительных работ с инвентаризации на мониторинг с учетом динамики наиболее чувствительного к выпасу лишайникового компонента (Magomedova, 1991; Магомедова, 1994б, Магомедова, Морозова, 1997б, 2000).

Главной проблемой на Урале является несоответствие поголовья оленей и кормовых ресурсов (Магомедова, 1986а, 1994б; Южаков, Мукачев, 2001; Юрпалов и др., 2001; Магомедова и др., 2003). В результате на склонах Полярного Урала произошло изменение структуры растительного покрова с потерей продуктивных лишайниковых тундр и превращением некогда

доминирующих видов лишайников в малообильные и даже редко встречающиеся (Magomedova, Morozova, 1999; Магомедова, 2002б; Морозова, 2002). Для предотвращения дальнейшей деградации кормовых ресурсов необходимо резкое снижение поголовья оленей, а также выделение территорий для реабилитации, запасных участков и проч. – то есть изменение пастбищеоборота с учетом того, что естественное восстановление пастбищ является основным условием сохранения оленеводства. Чрезвычайно низкий восстановительный потенциал лишайников, связанный с их биологическими особенностями, не позволяет рассчитывать на быструю реабилитацию нарушенных территорий и требует минимизации площади и/или интенсивности воздействия.

Еще один круг проблем создает промышленное освоение. С ним связаны утрата пастбищной территории, механическое нарушение и загрязнение растительности. В связи с нарушением миграционных путей и тем, что часть пастбищной территории оказывается изолированной, происходит перераспределение пастбищной нагрузки (Klein, Magomedova, in press). В результате нагрузка на пастбища увеличивается, локальное изъятие пастбищной территории может иметь последствия на региональном уровне (Магомедова, Морозова, 1997б, 2001а, 2001в).

К мерам, минимизирующим воздействие на растительный покров и его лишайниковый покров следует отнести строгий контроль использования земель; формирование системы реабилитации пастбищ и территорий, временно отводимых для других видов деятельности; выделение зон приоритетного природопользования; строгую регламентацию промышленности и строительства, создание буферных зон вокруг промкомплексов и урбанизированных территорий (Магомедова, Морозова, 1997б).

Таким образом, лишайники нуждаются в охране, поскольку значительную их часть можно отнести к редко встречающимся.

Особое значение охране лишайников придает их особая чувствительность к техногенным нагрузкам и 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. Предложения по охране учтены в Концепции развития сети особо охраняемых природных территорий Свердловской области, переданы в администрации Ханты-Мансийского и Ямало-Ненецкого автономных округов.

6.3. ЛИХЕНОМОНИТОРИНГ

Ботанический мониторинг представляет собой систему контроля состояния и динамики растительного покрова (Горчаковский, 1984). Лихеномониторинг рассматривается нами как подсистема ботанического мониторинга (Magomedova, 1990, 2000; Магомедова, 1994б, 1996, 2001а). Лишайники широко известны как индикаторы атмосферного загрязнения и широко используются для его контроля (Hawksworth, Rose, 1976; Трасс, 1971; Мартин, 1982б; Nimis et al., 2001; Бязров, 2002). Мы предлагаем значительно расширить сферу их применения (Magomedova, 1990, 2000; Магомедова, 1996; 2001а; Магомедова, Морозова, 1997б).

6.3.1. Индикаторные возможности растительного покрова и их использование для мониторинга

Методика мониторинга базируется на теории (концепции) биоиндикаторов. Термин «биоиндикатор» имеет очень широкий смысл и указывает на все организмы или биологические системы, используемые для контроля изменений среды - от биоценоза до энзиматического экстракта (Iserentant, De Sloover, 1976).

В случае лишеномониторинга - это фитоценозы с доминированием лишайников (как структурная часть растительного покрова), сообщество лишайников (как структурная часть фитоценоза), часть его горизонтальной структуры - лишеносинузия, группа видов с аналогичными реакциями (экологическая группа), особенно чувствительный (индикаторный) вид, наконец, это может быть морфологическая структура (апотеции, соредии и др.).

Индикационная ценность живых организмов опирается на констатацию более или менее тесной корреляции между какой-либо особенностью среды и определенной реакцией организмов или биоценозов. Использование организмов-биоиндикаторов в области детекции изменений среды основывается на интегральном характере их реакции в отношении факторов среды, а, кроме того, на их способности накапливать определенные вещества (Isernant, De Sloover, 1976). В связи с этим, используют индикаторы чувствительные (реагирующие на стрессоры) и аккумулятивные (накапливающие вещества без видимой реакции) (Каллвайт и др., 1983; Шуберт, 1983). Лишайники, безусловно, могут использоваться и как чувствительные, и как аккумулятивные индикаторы.

Первый обзор индикационных возможностей растений принадлежит Ф.Клементсу (1928). В наше время уже не нуждается в доказательствах положение о том, что растительность, как очень динамичный и реагирующий на любые воздействия компонент ландшафта, является индикатором комплекса природных явлений (Сочава, 1978; Горчаковский, 1984).

Растительность позволяет дать интегральную оценку местообитания и, благодаря ее динамичности и быстрой реакции на внешние воздействия, оценить изменение экологических режимов «с точки зрения растения» (Мяло, Горяинова, 1980). Показанная выше чувствительность лишайников, как к факторам природной среды, так и к антропогенным воздействиям дает основание считать, что на лишайники можно рассчитывать, как на индикатор экологических режимов и их динамики.

Индикационное использование растительности имеет две стороны - распознавание среды по растительности и оценка состояния растительного покрова и его компонентов как источника ресурсов, объекта природопользования (Сочава, 1978). При этом наблюдается стремление к уточнению индикационной ценности различных растений, распознаванию экологических групп видов с эквивалентными экологическими требованиями. Точность индикации здесь зависит от знания экологических амплитуд (индикационная ценность таких групп носит, в лучшем случае, региональный характер). Известно, что сообщество растений характеризует условия среды более точно, чем отдельно взятые виды растений (Chamberlin, 1877 по: Clements, 1928). Ухудшение условий среды на уровне ценозов обнаруживается как смена состава и структуры - исчезновение наиболее чувствительных видов, смена доминантов, появление и процветание видов ранее не отмечавшихся или не игравших заметной роли и др.; на уровне организмов - как снижение жизненности, некрозы, морфологические аномалии; на уровне органов, тканей, клеток. Нам удалось показать возможность использования для индикации факторов и воздействий видов, групп видов, сообществ лишайников.

Изменение состава и структуры фитоценозов может быть описано феноменологически, а также выражено через индексы: видовое разнообразие (Nuss, 1990), дефицит видов (Kothe, 1962 по: Isernant, De Sloover, 1976), индекс полеотолерантности (Трасс, 1985), индекс чистоты атмосферы (De Sloover, 1964) и т.д. Для чувствительных видов фиксируют присутствие-

отсутствие, обилие, жизненность, некрозы; относительно выносливые служат для определения нагрузки, накопления.

Многие методические подходы нуждаются в уточнении. Например, считают, что разнообразие может оказаться простым, легко и быстро оцениваемым параметром (Мэгарран, 1992). В то же время, не отвергнуто предположение, что индексы разнообразия могут быть менее точными в сравнении с оценками встречаемости (Подани, 1983). Мы согласны с последним предположением и надеемся, что изложенный выше материал дает для этого основания.

Обзор современных индикационных геоботанических исследований свидетельствует, что геоботаническая индикация, сохраняя свое значение самостоятельного метода исследований, увеличивает значение в ландшафтно-индикационных исследованиях (Мяло, Горяинова, 1980; O'Neill et al., 1988), поскольку растительность теснейшим образом связана с климатическими изменениями, в первую очередь широтными и высотными, а так же локальными - вплоть до микроклиматических. Растительный покров четко отражает водный режим, механический и минералогический состав почв. Скажем, мерзлота является прямо и косвенно действующим фактором, в то же время, мерзлотные условия зависят и от растительности. В связи с этим изучение и расшифровка всей сложности связей растительности и мерзлоты имеет большое индикационное значение. В качестве индикаторов геолого-генетических комплексов чаще всего выступают эколого-генетические ряды растительности, свойственные разным породам, или структура растительного покрова, образованная сочетанием этих рядов. Существенную роль играет растительность при изучении эрозионных, денудационных, эоловых процессов, в том числе антропогенно интенсифицированных. Тектонически активные участки находят отражение в нарушении нормального для ландшафта экологического ряда, определяя размещение сообществ. Отчетливая реакция лишайников на широтные и высотные изменения условий, на различия в мезо- и микроклиматических

условиях, физические и химические характеристики субстрата, а также изменение сообществ лишайников вслед за изменением условий среды позволяет нам предложить их широкое использование для индикации и мониторинга.

Особый интерес исследователи проявляют в отношении контроля реакции растительности на антропогенные воздействия.

Загрязнения воздуха и почв индицируются с помощью видов-концентраторов, показателями загрязнения может быть изменение состава, структуры и продуктивности сообществ, снижение жизненности и характерные морфологические изменения растений. Изучая распространение видов растений, обладающих разной устойчивостью к загрязнению, выявляют и картируют зоны загрязнения. Лишайники настолько известны острой реакцией на загрязнения, что нет нужды в комментариях.

Антропогенные изменения почв, гидрологических условий обнаруживаются путем построения эколого-генетических рядов растительных сообществ, сравнения геоботанических и почвенных карт, описаний растительности за разные годы. Изменение растительности при пастбищном и рекреационном использовании территории индицируется выделением видов и сообществ-индикаторов, в особенности - показателей крайних стадий дигрессии. Важное значение имеет изучение стадий деградации и восстановления, количественная оценка уровня нагрузки, составление прогноза (Мяло, Горяинова, 1980). В этой области лишайники использование лишайников имеет самые широкие (Магомедова, 1984б, 1996, 2000, 2001а, 2001в, 2001г, 2002б).

Другое направление развития биоиндикации - формирование систем индикаторных признаков, обеспечивающих мониторинг и/или оценку степени экологического риска (Виноградов, 1995; Munn, 1988; Shaeffer et al., 1988; Suter, 1990; Ritters et al., 1992 и др.). Для выбора индикаторов используются разные критерии. Например, показатель состояния лесов должен отвечать следующим требованиям:

1. Не зависеть от присутствия, отсутствия или состояния конкретных видов.
2. Не быть связанным с необходимостью инвентаризационных обследований, с выявлением большого числа видов.
3. Не реагировать на «нормальную» динамику, например сукцессионные изменения.
4. Быть компонентом системы, состоящей из нескольких индикаторов, которые вместе представляют сеть точек, достаточных, но не избыточных.
5. Быть неизмеряемым, легко оцениваемым, однозначно реагирующим на определяемые условия.
6. Иметь известные статистические свойства.
7. Отвечать на стрессы, но быть устойчивым в естественных условиях.
8. Допускать простые методы оценки, возможность быть преобразованным в индикатор более специфических оценок.
9. Быть практичным и доступным.
10. Быть сравнимым в разных типах лесов, лесах разных возрастных классов и размеров.
11. Быть стабильным в течение нескольких месяцев каждый год в пределах территории, принятой за единицу сбора информации (Schaffer et al., 1988).

При подборе индикаторов необходимо оценить их достоверность, значимость, физиономичность, распространенность (Викторов и др., 1962; Виноградов, 1995). При оценке значимости учитывают социально-экономический критерий (Антоновский и др., 1979; Филиппова, Инсаров, 1983; Магомедова, 1992, 1994; An ecological framework..., 1983; Beaufort environmental monitoring project, 1985; Assessment system..., 1990).

По большинству вышеперечисленных критериев мы имеем возможность подобрать индикационные признаки на основе использования описаний сообществ лишайников.

Прокомментируем важнейшие элементы стратегии мониторинга (White, Bratton, 1980; Suter, 1990; Reetters et al., 1992) с лишенологической точки зрения.

1. Первая цель мониторинга - выявление экологических ресурсов, состояние которых ухудшается широкомасштабно или быстро. Именно состояние лишайникового компонента растительного покрова ухудшается прежде всего.

2. Индикаторы используются для определения состояния экологических ресурсов и оценки стрессов (критических ситуаций и тенденций) в отношении этих ресурсов. Лишайники представляют собой важнейший ресурс.

3. Индикаторы связаны с социальным значением ресурсов, но при их определении исходят из знания региональных экологических процессов. Ресурсы лишайниковых кормов имеют исключительное значение.

4. Многостадийный, систематический сбор образцов, включающий крупные ландшафтные единицы и маленькие пробные площадки. Суть предлагаемой нами методики лишеномониторинга состоит в трехступенчатом учете состояния лишайникового покрова - оценке участия сообществ с доминированием лишайников в сложении растительного покрова, оценке роли лишайников в структуре фитоценозов, тщательном анализе динамических процессов на уровне синузий (Магомедова, 1994).

5. Систематические, долговременные, крупномасштабные наблюдения (мониторинг) за выбранными индикаторами, дополняемые интенсивными исследованиями, если выявляется изменение экологических условий. Организация таких наблюдений – сложная задача, но весь комплекс проводимых нами исследований ориентирован на ее решение.

6.3.2. Основные методические приемы

Основными методическими приемами фитомониторинга являются метод эталонов, метод экологического профилирования, метод ключевого

участка (Вышивкин, 1970). Особое значение имеют картографические материалы.

В качестве эталонов используются фитоценозы, их фрагменты и структурные компоненты (ценопопуляции, синузии), а также виды и группы видов. Широко используются показатели продуктивности. В качестве ключевых должны быть подобраны участки, отражающие структуру растительного покрова, репрезентативные в отношении отражения ландшафтной структуры (Каллвайт и др., 1983).

Мониторинг может быть косвенный (регистрация изменения среды путем наблюдения изменений растительности) и непосредственный (определение концентрации химических веществ, например) (Подани, 1983).

Все эти методы используются для лишеномониторинга с учетом особенностей объекта.

6.3.3. Направления мониторинга

Содержание мониторинга может быть разным и зависит от задач.

Если стоит задача контроля естественной динамики растительного покрова, контролируются изменение структуры растительного покрова под влиянием климатических флуктуаций; динамика ландшафтов, субстратов и процессы сингенеза; естественная возрастная динамика сообществ; восстановление растительности после пожаров и природных катастрофических явлений. В высокогорьях, где индикаторная роль высших растений ограничена, лишайники могут широко использоваться для анализа естественной динамики ландшафтов.

Если ставится задача контроля биоразнообразия, то контролируются общий уровень видового и ценотического разнообразия; состояние охраняемых видов.

Для контроля ресурсного потенциала учитывают динамику продуктивных площадей и запасов, качество сырья, изменение ареалов ресурсных видов. В районах, где хозяйство ориентировано на использование

ресурсов растительности, мониторинг направлен на оптимизацию природопользования. Исключительное значение и возможности лишайников обсуждались выше.

Содержание мониторинговых наблюдений за техногенной трансформацией растительного покрова может быть очень обширным и зависит от характера воздействия. Механические нарушения и их последствия требуют контроля изменений видового разнообразия, встречаемости, обилия видов, запасов, изменения структуры растительных сообществ и структуры растительного покрова, а также процессов восстановления. При наличии загрязнений контролируют изменение видового разнообразия, встречаемости, обилия и жизнеспособности чувствительных видов, изменение содержания поллютантов, изменение структуры растительных сообществ и структуры растительного покрова (Магомедова, Морозова, 1997б). Все эти параметры можно оценивать и для лишайников, особенно учитывая, как это показано выше, особую чувствительность лишайников к антропогенным воздействиям, а именно масштаб и скорость антропогенной трансформации экосистем делают мониторинг актуальным.

Система мониторинга определяется факториальной и отраслевой структурой.

Факториальная структура, отражающая направления мониторинга, может быть представлена тремя блоками:

БИОРАЗНООБРАЗИЕ

- флористическое
- ценоотическое
- состояние популяций редких растений и редких сообществ

ЕСТЕСТВЕННАЯ ДИНАМИКА

- геоморфологические процессы
- пожары
- изменения климата

АНТРОПОГЕННАЯ ДИНАМИКА

- использование ресурсов
- техногенная трансформация

Отраслевую организацию мониторинга определяет структура региональной экономики. В центрах промышленного развития и концентрации населения принимаются во внимание характер и степень антропогенной трансформации, возможность выбора индикаторов и точек мониторинга, размещение источников воздействия и особенности распределения нагрузок. По их периферии мониторинг приобретает иной смысл. Здесь необходимо формирование буферных зон для контроля количественного роста и территориального распространения нагрузок на растительный покров. Предполагается контроль принципиально важных, наиболее опасных, индикаторных воздействий, прежде всего в тех точках, районах, где воздействие способно активно расширять границы или преодолеть значимый качественный рубеж (op. cit.).

На севере Урала основным направлением регионального мониторинга должен быть контроль состояния кормовых ресурсов (Магомедова, 1994б). Это направление в состоянии объединить все остальные, и имеет особое экономическое и социальное значение: контролируя состояние кормов на оленьих пастбищах, мы оцениваем и перспективы оленеводства, как традиционной отрасли и основной формы хозяйственной деятельности местного населения, обеспечивающей сохранение этнических особенностей, их хозяйства и быта. Мы контролируем и воздействие развивающейся промышленности, например систем транспорта газа, через изменение пастбищных площадей (отторжение и нарушение территории) и изменение качества кормов (вследствие их загрязнения) (Магомедова, 1994б; Мартенс и др., 1996).

6.3.4. Территориальная организация мониторинга

Территориальная организация рассматривается в двух аспектах: (1) природном и (2) административно-хозяйственном.

В первом случае учитываются зональные и региональные особенности структуры растительного покрова, дифференциация водосборных бассейнов и иерархия ландшафтных единиц. В горных районах с их чрезвычайно сложной ландшафтной структурой учет всех особенностей имеет огромное значение и усложняет систему мониторинга.

Ориентация в организации мониторинга на административное деление территории позволяет предоставлять информацию для принятия обоснованных и своевременных управленческих решений. Необходимость сочетания двух аспектов территориальной организации мониторинга представляет собой проблему, требующую специального внимания (Корытин и др., 1995).

Основой мониторинга является система опорных точек. Опорные точки представляют некие эталонные объекты, находящиеся вне воздействия контролируемого фактора. С ними сравниваются аналогичные объекты, попавшие под воздействие или постоянно находящиеся под воздействием. Опорные точки рекомендуется создавать на охраняемых территориях (Горчаковский, 1984; Slocombe, 1992). В зависимости от уровня и вида мониторинговых наблюдений в качестве эталонов могут рассматриваться очень разные объекты. Например, заповедник в отношении окружающей территории со сходным комплексом физико-географических условий; бассейн реки в отношении соседних - сходных с ним, но подверженных воздействиям. В горных условиях подбор эталонов – чрезвычайно ответственная процедура, связанная со сложностью ландшафтной и геологической структуры.

6.3.5. Организация системы фитомониторинга на полуострове Ямал как основа разработки системы лишеномониторинга

Примером системы мониторинга изменения растительного покрова и его лишайникового компонента может быть система, сформированная на Бованенковском газоконденсатном месторождении на полуострове Ямал. Первые итоги этой работы - теоретические и практические опубликованы (Магомедова, Морозова, 1997б).

Для соотнесения воздействий и ответов биоты сравнили масштаб рассматриваемых и контролируемых явлений со шкалами распределения экосистем во времени и пространстве (Delcourt, Delcourt, 1988, по: Walker, Walker, 1991; Виноградов, 1998). Соответствие уровней мониторинга и иерархии территориальных единиц, согласно концепции стандартизации пространственных и временных шкал экосистем, демонстрирует таблица 6.3.1.

Таблица 6.3.1.

Соответствие уровней мониторинга иерархии территориальных единиц экосистем

Иерархические территориальные единицы мониторинга				Уровни мониторинга
Сферы	Уровни	Площадь, м ²	Масштаб карт	
Мега	глобальный	10 ¹⁴	1:20 000 000	глобальный
	континентальный	10 ¹²	1:2 000 000	глобальный
Макро	макрорегиональный	10 ¹⁰	1:200 000	региональный
Мезо	мезорегиональный	10 ⁸	1:20 000	региональный
	микрорегиональный	10 ⁶	1:2 000	региональный
Микро	макроэкологический	10 ⁴	1:200	локальный
	мезоэкологический	10 ²	1:20	локальный
	микроэкологический	10 ⁰	1:2	локальный

В качестве основных объектов мониторинга рассматривали растительные сообщества. При выборе сообществ исходили из того, что они должны быть широко распространенными, типичными и важными в ресурсном (кормовом) отношении. Объекты подбирали в определенной

повторности для получения достоверных данных, имея в виду и возможность их утраты. Выбранные для исследований и контроля участки (точки мониторинга) имеют сходную структуру растительного покрова, а выбранные в качестве объектов мониторинга сообщества одной ассоциации - высокую степень сходства.

Наименьшей оценочной единицей в рассматриваемой системе принята учетная площадка 10x10 см, использованная для анализа структуры лишеносинузий. Площадка 20x50 см применена для анализа структуры фитоценозов. Таких площадок описано по двенадцать на каждой пробной площади 5x5 м и на трансектах 1,5x200 м. Комплект «пробная площадь + трансекта» размещается на опорных точках мониторинга в каждом из выбранных растительных сообществ. Опорные точки представлены тремя сообществами, представляющими типичный экологический профиль от вершины водораздела до ложбины стока.

Непрерывный контроль на стационарных площадках сочетается с выборочными, режимными обследованиями территорий, подверженных воздействиям. Учтено, что некоторые характеристики экосистем могут переноситься из масштаба в масштаб путем экстраполяции, например с детального обследования на учетных площадках до региональных оценок (Горожанкина, 1988; Walker et al., 1982; Tucker, Sellers, 1986; Walker et al., 1986; Walker, Walker, 1991).

Широтный градиент создают две линии точек: вдоль восточного и западного макросклонов Ямала. Западные точки обслуживают также промышленную зону месторождения. Все эти точки могут быть использованы в качестве ключевых участков для дешифровки материалов дистанционного зондирования.

Обоснование выбора контрольных точек мониторинга приводится в специально разработанном Регламенте (Магомедова, Морозова, 1997б). Регламент мониторинга представляет тринадцать направлений контроля на локальном и региональном уровне, а также содержит характеристику

предмета контроля, объекта, задачи, методов, результатов, регулярности наблюдений, обоснование выбора точек мониторинга.

По некоторым направлениям, например в отношении мониторинга состояния оленьих пастбищ, разработаны подробные программы и начато формирование сети опорных точек (Магомедова, 1994б, 1996; Мартенс и др., 1996; Magomedova et al., 1996; Magomedova, 2000).

Разработка и реализация этой системы мониторинга послужила основой формирования схемы лишеномониторинга, подразумевающей использование лишайников как наиболее чувствительного компонента растительного покрова для оценки динамических процессов в экосистемах разного уровня.

6.3.6. Перспективы использования лишайников для мониторинга глобальных изменений

Выявленная чувствительность лишайников к изменению гидротермического режима позволяет предположить изменения в распространении видов, изменение состава и структуры сообществ, прежде всего эпилитных – находящихся в самых жестких условиях и, вследствие этого особенно чувствительных в связи с климатическими изменениями.

Для выявления влияния глобальных климатических изменений нами заложены постоянные площадки в высокогорьях Северного Урала для контроля прироста лишайников и изменения структуры сообществ эпилитных лишайников (Magomedova, 2000). Лишайники кажутся подходящими индикаторами из-за низкого темпа роста и отсутствия значительных погодичных флуктуаций.

Изменение состояния древостоев и непосредственное изменение гидротермического режима предположительно скажется на составе и структуре сообществ эпифитных лишайников на верхней и северной границе леса. В связи с этим были инициированы исследования, рассчитанные на перспективу (Рябицева, 2000). Уже на первом этапе удалось выявить связь изменения состава и структуры сообществ лишайников с частотой и

встречаемостью патологических структур в древесине, связанных с температурными инверсиями (Гурская, 2000).

Безусловно, лишайники являются лучшими индикаторами накопления поллютантов в атмосфере и трансграничных переносов (Мартин, 1987; Nimis et al., 2001).

6.3.7. Возможности лишайномониторинга на региональном уровне

На региональном уровне предлагается рассматривать реакцию растительности на климатические флюктуации, динамику растительного покрова и его ресурсного потенциала под влиянием хозяйственной деятельности, а также региональный уровень загрязнений разного происхождения и характера.

Нас интересует динамика и масштаб антропогенной трансформации ландшафтных единиц высокого ранга, изменение структуры растительного покрова, поскольку на этом уровне сказывается кумулятивное воздействие множественных нарушений меньшего масштаба (Walker, Walker, 1991). Здесь же контролируется биоразнообразие – оценивается степень опасности его утраты (Магомедова, Морозова, 1997б).

Основным объектом контроля мы предлагаем считать сообщества с доминированием лишайников (табл. 6.3.2). Безусловно, механические техногенные нарушения могут отслеживаться не только по сообществам с доминированием лишайников, но здесь важно учесть, насколько пострадали самые чувствительные и наиболее трудно восстанавливаемые растительные комплексы, а также самые чувствительные ландшафты. Поскольку занимаемые сообществами с доминированием лишайников местообитания характеризуются наименьшей устойчивостью к техногенным нагрузкам, их нарушение приводит к резкой активизации эрозионных процессов.

Анализ распространения сообществ с доминированием лишайников в сочетании с данными о запасе массы лишайников (лишайниковых кормов) позволил выделить на склонах и в предгорьях Урала территории,

подверженные перевыпасу (Магомедова, 1994б; Magomedova, Morozova, 1999), что дает нам основание использовать эти показатели и для мониторинга.

Содержание поллютантов в лишайниках демонстрирует региональный уровень загрязнения (Мартин, 1987; Nimis et al., 2001). Лишайники являются прекрасным объектом для мониторинга в связи с особенностями поглощения и способностью к концентрации поллютантов, а также с тем, что они являются источником поступления поллютантов в пищевые цепи, в том числе ведущие к человеку (Cornelissen et al., 2001).

6.3.8. Лихеномониторинг на локальном уровне

На локальном уровне исследуются нарушение и трансформация растительных сообществ и их сочетаний в пределах мезо и микроландшафтных единиц (табл. 6.3.2). На локальном уровне контролируется состояние охраняемых объектов (местообитаний видов, сообществ, памятников природы и проч.). На подуровнях локального мониторинга объекты наблюдения и содержание мониторинговых наблюдений значительно меняются .

На «макро» подуровне перспективно использование оценки роли лишайников в структуре растительного покрова соответствующих звеньев ландшафтной иерархии, роли лишайников в фитоценозах - ценотического статуса, набора доминантов, видового разнообразия, запаса массы лишайников. Концентрацию поллютантов на этом подуровне можно использовать для анализа распределения поллютантов в ландшафте. На этом уровне выявляются и контролируются тенденции трансформации ландшафтных комплексов на основе синтеза многих данных, поступающих с подуровней более низкого ранга. На «мезо» подуровне те же показатели индицируют процессы на уровне местности – элементарного ландшафта и характеризуют конкретные явления и процессы с намного меньшим уровнем обобщения

Таблица 6.3.2.

Схема лишеномониторинга

Уровень	Ландшафтные единицы	Природные процессы и факторы	Антропогенные воздействия	Предмет контроля	Лишеномониторинг	
					объекты	показатели
Региональный						
Макро-	Область	Климатические флюктуации Широтный температурный градиент	Климатические изменения Выпас оленей Промышленное развитие	Структура растительного покрова. Динамика биogeографических рубежей Характер антропогенной трансформации	Сообщества доминированием лишайников	Доля в структуре растительного покрова
Мезо-	Провинция	Динамика речных бассейнов Высотный градиент	Изменения климата Выпас оленей Атмосферное загрязнение	Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Региональный уровень атмосферного загрязнения	Сообщества доминированием лишайников. Лишайниковый покров	Доля в структуре растительного покрова. Запас массы лишайников. Содержание поллютантов
Микро-	Район	Эрозионно-аккумулятивные процессы	Выпас оленей Кумулятивное техногенное воздействие	Структура, продуктивность и динамика растительного покрова Видовое и ценоотическое разнообразие Степень техногенной трансформации.	Сообщества доминированием лишайников. Видовое ценоотическое разнообразие Степень техногенной нарушенности лишайникового покрова.	Доля в структуре растительного покрова, запас массы Число видов, ценоотический статус лишайников Доля нарушенных и загрязненных территорий
Локальный						

Макро-	Ландшафт-ный комплекс	Динамика ландшафтов	Техногенные воздействия в промышленных зонах	Структура и динамика растительности Распределение поллютантов	Роль и распределение на ландшафтном профиле Лишайниковый покров	Ценотический статус, доминанты, покрытие, запас массы Концентрация поллютантов
Мезо-	Местность	Склоновые процессы, береговая эрозия, динамика озерно-болотных систем	Выпас оленей. Механические нарушения, подтопление, термокарст, загрязнения, пожары.	Структура, продуктивность и динамика растительных комплексов Локальное загрязнение (атмосферное и поверхностное)	Роль в растительных сообществах и их комплексах. Лишайниковый покров	Ценотический статус, доминанты, доля в видовом разнообразии, покрытия, запас массы Концентрация поллютантов, изменение покрытия
Микро-	Урочище	Мерзлотная динамика, выветривание, снеговой режим, поверхностный сток	Выпас оленей Механические нарушения, подтопление, термокарст, загрязнения	Состав, структура, продуктивность и динамика фитоценозов	Роль в фитоценозах Состав, структура, продуктивность и динамика сообществ лишайников. Степень нарушенности	Ценотический статус, доминанты, видовое разнообразие, покрытие, запас массы, жизненность, синузальная структура. Лихеноценометрия. Покрытие, видовой состав
Элементарный	Фация	Микронарушения	То же.	Состав, структура, динамика и продуктивность ценоэлементов	Синузии Ценопопуляции Слоевница	Видовое разнообразие, видовая насыщенность, покрытие, плотность, масса. Численность и структура популяций. Размер, жизненность, прирост, конкурентная активность.

На «микро» подуровне наблюдения становятся более разнообразными и конкретными. Объектами мониторинга становятся сообщества. Учитываются изменения видового богатства, видовой насыщенности, покрытия, массы, набора доминантных видов, ценотического статуса видов, жизненности, доли толерантных видов, синузальной структуры.

На элементарном уровне наблюдаются синузии, ценопопуляции, отдельные слоевища. К оценке ценотических показателей добавляется определение размеров, жизненности, прироста, конкурентной активности особей, используется анализ структуры популяций.

Главные события при антропогенном воздействии всегда будут происходить на уровне микросферы (Walker, Walker, 1991), в связи с чем, именно локальный мониторинг обеспечит информационную основу для контроля изменений растительного покрова на более высоких уровнях.

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, растительного покрова – их структуры, разнообразия, ресурсного потенциала, а с третьей создает основу для оценки риска нарушения экосистем разного уровня.

Заключение

Лишайники являются наиболее чувствительным к антропогенным воздействиям компонентом растительного покрова.

Выпас и рекреационные нагрузки (тремплинг) до определенного уровня увеличивают разнообразие лишайников, приводят к его фрагментации. Затем происходит снижение разнообразия, покрытия и запасов массы. Лишайники дифференцируются по степени чувствительности к антропогенным нагрузкам. Наибольшей чувствительностью характеризуются лишайники рода *Cladina*. В число толерантных видов

можно включить *Cladonia coccifera*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia uncialis*, *Cladonia fimbriata*.

Техногенные механические нагрузки для лишайников губительны, поскольку превышают порог их толерантности.

Восстановительный потенциал лишайников чрезвычайно низок – намного ниже, чем у цветковых растений и мхов. Состав пионерных видов природных и антропогенных сукцессий на каменистом субстрате оказался сходным, тогда как в составе эпигейных пионерных видов выявлены значительные различия, что подтверждает особый характер посттехногенных сукцессий.

Высокая чувствительность лишайников к антропогенному воздействию и низкий восстановительный потенциал служат обоснованием необходимости их охраны и требуют оптимизации использования. Социально-экономическая значимость лишайников как важнейшего вида кормовых ресурсов, основы сохранения и развития оленеводства повышает ответственность за их сохранение.

Чувствительность лишайников к изменению условий среды, антропогенному воздействию с одной стороны требует контроля их состояния, с другой - дает возможность их использования для контроля изменения экосистем. Анализ реакции лишайников на изменение гидротермического режима, свойств субстрата, антропогенные воздействия позволил оценить их индикационные возможности и предложить схему лишайномониторинга, представляющую систему связанных наблюдений на локальном и региональном уровнях.

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 максимально высокой 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 количество 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 сообществ 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

фитоценологичности» 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 ценологических отношений в определении состава и структуры сообществ (Горчаковский, 1975). Лишайниковые тундры стоят в начале ряда, но и для них характерны ценологические отношения, более того, в лишайниковых тундрах, иногда в лишайниковых разностях кустарничковых тундр можно говорить и об эдификаторной роли лишайников.

Сосуществованию видов способствует варьирование баланса конкурентных отношений, основанное на постоянном варьировании среды – временном и пространственном (Василевич, 1992). Для лишайниковых сообществ, практически не имеющих сезонных и многолетних флюктуаций, 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 микрорельефа приводит к сильному изменению режимов среды (гидротермического, ветрового, снегового), а вслед 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 лишеномониторинга, 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 эпигеидов. 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 ± 11 г/м² в поясе горных тундр и 47 ± 9 г/м² 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 кустарниковых и травяно-моховых тундрах число видов сосудистых растений выше, чем лишайников, хотя встречаются сообщества кустарниковых тундр, где лишайники более разнообразны. Эпигейные лишайники создают запас массы, достигающий 900 г/м². 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 индцировать 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 режима, 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, покрытии 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 губительны. Лишайники более чувствительны ко всем видам антропогенного воздействия, 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 лишеномониторинга 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.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамян А.А. К формированию лишайникового покрова обнаженных каменистых грунтов оз. Севан // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты, 1981. С. 74-75.

Абрамян А.А. Формирование лишайникового покрова на обнаженных каменистых грунтах озера Севан // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 9. С. 1249-1254.

Аврамчик М.Н. Зимнее питание оленей на Ямальском Севере // Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Сер. Оленеводство. 1939. Вып. 4. С. 47-66.

Аврамчик М.Н. Прирост ягеля в центральной части бассейна р. Анадырь // Ботан. журн. 1954. Т. 39, № 3. С. 437-441.

Александрова В.Д. Некоторые закономерности размещения растительного покрова в арктической тундре // Проблемы Севера. М.; Л., 1958а. Вып. 1. С. 173-187.

Александрова В.Д. Опыт определения надземной и подземной массы растительности в арктической тундре // Ботан. журн. 1958б. Т. 43, № 12. С. 1748-1761.

Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 300-447.

Александрова В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификац. систем в разных геоботан. школах. Л., 1969. 275 с.

Александрова В.Д. Надземная и подземная масса растений в сообществах разных подзон Арктики // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 13-19.

Александрова В.Д. Опыт анализа структуры растительного покрова на границе фитоценозов пятнистой и бугорковатой тундры в западном Таймыре

// Биogeоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 185-197.

Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с. (Комаровские чтения; Т. 29).

Александрова В.Д., Андреев В.Н., Вахтина Т.В. и др. Кормовая характеристика растений Крайнего Севера М.; Л., 1964. 484 с.

Алисов Б.П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 127 с.

Андреев В.Н. Кормовая база Ямальского оленеводства // Сов. оленеводство. 1935. Вып.1. С. 99-164.

Андреев В.Н. Методика воздушно-глазомерного обследования оленьих пастбищ // Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Сер. Оленеводство, 1940. Вып. 12. С. 13-66.

Андреев В.Н. Арктические и высокогорные пустыни. Тундры // Карта растительности европейской части СССР: Пояснительный текст. М.; Л., 1950. С. 35-40.

Андреев В.Н. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования // Тр. Бин. АН СССР. Сер.3. Геоботаника, 1954. Вып.9. С. 11-74.

Андреев В.Н. Особенности зонального распределения надземной фитомассы на восточноевропейском севере // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 10. С. 1401-1411.

Андреев В.Н. Некоторые географические закономерности в распределении надземной фитомассы в тундровой зоне в связи с продвижением на север древесно-кустарничковой растительности // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 5-12.

Андреев В.Н. Изучение антропогенных воздействий на растительность Арктики и Субарктики // Изучение биogeоценозов тундры и лесотундры. М.; Л., 1972. С. 44-49.

Андреев В.Н. Изучение антропогенных воздействий на растительность тундры и лесотундры в связи с общим направлением развития тундрового биома // Почвы и растительность мерзлотных районов. Магадан, 1973. С. 173-179.

Андреев В.Н. Современная динамика тундровых экосистем // Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. Л., 1975. 176 с.

Андреев В.Н., Игошина К.Н., Лесков А.И. Олени пастбища и растительный покров Полярного Приуралья // Сов. оленеводство. 1935. Вып. 5. С. 171-406.

Андреев М.П. Лишайниковые синузии в лиственничнике у верхней границы леса в Анюйском нагорье // Ботан. журн. 1979. Т.64, № 5. С. 646-653.

Андреев М.П. Анализ комплекса активных видов лишенофлоры Анюйского нагорья // Новости систематики низших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 123-127.

Андреяшкина Н.И. Продуктивность некоторых горнотундровых сообществ // Ботанические исследования на Урале: (Информац. материалы). Свердловск, 1985. С. 43.

Андреяшкина Н.И. Продуктивность основных типов горнотундровых и близких к ним сообществ // Экология. 1988. № 5. С. 43-50.

Андреяшкина Н.И. Устойчивость лишайникового покрова к фактору вытаптывания в условиях высокогорий Южного Урала // Ботанические исследования на Урале: (Информац. материалы). Свердловск, 1988. С. 7.

Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В. Сравнительная характеристика устойчивости горнотундровых сообществ Урала к фактору рекреации // Экология. 1997. № 1. С. 57-59.

Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В. О горизонтальной структуре растительности горных тундр // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 10. С. 94-100.

Антонова И.М. Характерные эпилитные лишайниковые синузии горы Вудъяврчорр (Хибины) и их роль в растительном покрове // Биолого-

флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты, 1980. С. 87-95.

Антонова И.М. Характерные эпилитные синузии Вудъяврчорр (Хибины) // Биолого-флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты, 1981а. С. 87-95.

Антонова И.М. Эпилитная растительность Хибинских гор // Бриолихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981б. С. 77.

Антоновский М.Н., Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Прогноз и оценка состояний эколого-экономических систем // Управление природной средой. М., 1979. С. 73-83.

Арчегова И.Б. Эффективная система природовосстановления – основа перспективного природопользования на крайнем Севере. Сыктывкар, 1998. 12 с. (Сер. “Науч. докл.” / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 412).

Ассинг И. А. Начальные стадии выветривания и почвообразования на массивно-кристаллических породах // Пробл. соврем. почвоведения. 1949. Т. 15. С. 80-94.

Атлас Арктики. М.: ГУГК, 1985. 204 с.

Атлас мира. М.: ГУГК, 1967. 259 с.

Афони́на О.М., Бредкина Л.И., Макарова И.И. Мхи и лишайники лесостепного ландшафта в среднем течении р. Индигирки // Новости систематики низших растений. Л., 1979. Т. 16. С. 175-186.

Афони́на О.М., Бредкина Л.И., Макарова И.И. Распределение лишайников и мхов в лесостепных ландшафтах в среднем течении р. Индигирки // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 1. С. 66-82.

Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А. Географические особенности структуры и функционирования природных систем. М., 1986. 150 с.

Байбулатова Н.Э. Лишайники бассейна р. Сары-Джаз: (Центр. Тянь-Шань): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1991. 22 с.

Баландин С.А. Сухие щебнистые горные тундры Центральной Чукотки // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 4. С. 712-721.

Баландин С.В., Ладыгин И.В. Флора и растительность хребта Басеги: (Сред. Урал). Пермь, 2002. 191 с.

Безруков В.Д., Дубровин Н.И., Янушевич Ю. Д. К вопросу о количественной оценке выветрелости и выветриваемости горных пород // Проблемы инженерной геологии Северного Кавказа. Сочи, 1973. Вып. 5. С. 147-153.

Белоненко Г.В., Попова Н.Б. Тепло- и влагообеспеченность естественных биогеоценозов Северного, Приполярного и Полярного Урала // Освоение Севера и проблема рекультивации: Докл. II Междунар. конф. Сыктывкар, 1994. С. 143-148.

Белорусова Ж.М. Геологическое строение и рельеф // Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 7-12.

Беляева Н.В., Дмитриева Н.В. Состояние оленьих пастбищ Российской Федерации // Раст. ресурсы. 1997. Т. 32, № 3. С. 22-28.

Берг Л.С. Географические зоны Советского Союза. М., 1947. Ч. 1. 397 с.

Берг Л.С. Географические зоны Советского Союза. М., 1952. Ч. 2. 510 с.

Бердюгин К.И. Сообщества грызунов в горах Северного Урала // Экология. 1999. № 2. С. 138-144.

Богатырев К.П. К изучению высокогорных почв верхнего пояса гор // Почвоведение. 1953а. № 5. С. 1-13.

Богатырев К.П. Фрагментарные (грубоскелетные) почвы и предпочвенная стадия выветривания // Вопросы географии. М., 1953б. Сб. 33. С. 152-169.

Богатырев К.П., Ногина Н.А. Почвы горного Урала // О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири. М., 1962. С. 5-48.

Богданов В.Д., Головатин М.Г., Корытин Н.С., Магомедова М.А., Морозова Л.М. Риск утраты биологического разнообразия и биологических

ресурсов в зонах активного промышленного освоения Арктики // Экологический риск-2001: Докл. Второй Всерос. конф. Иркутск, 2001. С. 57-59.

Большаков В.Н., Богданов В.Д., Добринский Л.Н., Жигальский О.А., Кобылин Н.С., Кряжимский Ф.В., Магомедова М.А., Морозова Л.М. Оценка и контроль состояния биологических ресурсов в условиях развития нефтегазового комплекса на севере Западной Сибири // Коренные народы. Нефть. Закон: Сб. тез. докл. междунар. конф. (23-25 марта 1998 г., г. Ханты-Мансийск) М., 1998. С. 20-21.

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

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.

Большаков В.Н., Кряжимский 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.

Боржонов Б.Б., Бороздин Э.К., Дьяченко Н.О., Забродин В.А., Щелкунова Р.П. Влияние домашнего оленеводства на растительный и животный мир тундры // Тез. докл.: Междунар. геогр. конгр. Л., 1976. С. 142-144.

Борисевич Д.В. Рельеф и геологическое строение // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 19-81.

Бредкина Л.И., Голубкова Н.С. Синузии эпигейных лишайников Восточного Памира // Новости систематики низших растений. Л., 1977. Т. 14. С. 163-172.

Булатова И.К. Изменение сезонной ритмики и продуктивности растительности горных тундр в ходе сукцессий: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Свердловск, 1978, 27 с.

Булатова И.К., Горчаковский П.Л. Запасы фитомассы в горных тундрах Северного Урала и их изменение в ходе сукцессий // Экология. 1974. № 6. С. 29-36.

Быков Б.А. О вертикальной поясности в связи с общим законом зональности // Вестн. АН КазССР. 1954. № 8. С. 45-56.

Бязров Л.Г. Синузии эпифитных лишайников в некоторых типах лесных биогеоценозов Марийской АССР // Ботан. журн. 1971а. Т. 55, № 8. С. 1065-1075.

Бязров Л.Г. Эпифитные лишайники в осинниках различного возраста в Подмосковье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971б. Т. 76, вып. 4. С. 111-117.

Бязров Л.Г. Лишайниковые синузии в лиственничнике разнотравном: (Хангайский хребет, МНР) // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 10. С. 1425-1438.

Бязров Л.Г. Группировки лишайников как структурные элементы биогеоценозов (экосистем) // Тез. докл. XII Междунар. Ботан. конгресса. Л., 1975. С. 73.

Бязров Л.Г. Эпифитные лишайниковые синузии елового леса под Москвой // Брио-лихенологические исследования в СССР. Апатиты, 1986. С. 81-85.

Бязров Л.Г. Беспозвоночные животные в эпифитных лишайниках разных жизненных форм в лесах Подмосковья // Биология почв Северной Европы. М., 1988. С. 149-154.

Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Науч. мир, 2002. 336с.

Бязров Л.Г., Мелехина Е.Н. Панцирные клещи в лишайниковых консорциях Северной Скандинавии: (На прим. Варангер-фьорда) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97, вып. 3. С. 73-79.

Бязров Л.Г., Мелехина Е.Н. Панцирные клещи в лишайниковых консорциях лесотундры Северной Лапландии (Финляндия) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 3. С. 40-45.

Бязров Л.Г., Старостина И.Е. Косвенный метод определения массы эпилитных лишайников // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 2. С. 222-225.

Вайнштейн Е.А. Некоторые актуальные вопросы физиологии лишайников // Тез. докл. V делегат. съезда Всесоюз. ботан. об-ва. Киев, 1973. С. 370-372.

Вайнштейн Е.А., Равинская А.П. Поглощение почвой фитотоксичных выделений лишайников // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин, 1978. С. 80-81.

Вайнштейн Е.А., Толпышева Т.Ю. О влиянии экстрактов из лишайников на высшие растения // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 7. С. 1004-1011.

Вальтер Г., Алехин В. Основы ботанической географии. М., 1936. 694 с.

Василевич В.И. О количественной мере сходства между фитоценозами // Проблемы ботаники. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 83-94.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.

Василевич В.И. Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы его определяющие // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 162-171.

Викторов С. В. Лишайники как индикаторы литологических и геохимических условий в пустыне // Вестн. Моск. ун-та. 1956. Вып. 5. С. 115-119.

Викторов С. В. Лишайники пустыни Устюрт и их связь с некоторыми свойствами почв и горных пород // Вопросы индикационной геоботаники. М., 1960. С. 53-60.

Викторов С. В. Индикация природных процессов // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л., 1971. С. 62-70.

Виноградов Б.В. Ботанические критерии зон экологического неблагополучия южно- и средне-таежной зоны // Проблемы оценки состояния почв, растительного и животного мира. Киров, 1995. С. 13-26

Виноградов Б.В. Основы ландшафтной экологии. М.: Геос, 1998. 418 с.

Водопьянова Н.В. Основные лишайниковые группировки Горной Шории // Водоросли, грибы, лишайники лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск, 1973. С. 119-127.

Водопьянова Н.С. Растительность Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 11-31.

Военная топография. М.: Изд-во Мин. обороны СССР, 1976. 280 с.

Волкова А.М. Флора лишайников Косьвинского Камня и смежных гор // Споровые растения Урала // Тр. ИЭРиЖ УФАИ СССР. 1970. Вып. 70. С. 93-133.

Волкова А.М. Эпилитные группировки лишайников в высокогорных поясах Кытлымского массива (Северный Урал) // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1984. С. 38-39.

Воронов А.Г. Влияние животного населения на растительные сообщества // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 451-500.

Воронов А.Г. Современные проблемы ландшафтной индикации // Ландшафтная индикация природных процессов. М., 1976. С. 10-15. (Тр. МОИП; Т. 55).

Востряков П., Броднев М. Оленеводство Ямала. Л., 1964. 98 с.

Вышивкин Д.Д. Некоторые новые понятия и представления в учении об индикаторах // Индикационные географические исследования. 1970. С. 132-136. (Тр. МОИП; Т. 36).

Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. Физическая география СССР. Азиатская часть. М., 1970. 543 с.

Гецен М.В., Иванов, М.А. Азотфиксирующие лишайники в структуре наземного растительного покрова // Структурно-функциональная организация фитоценозов на Крайнем Севере. Сыктывкар, 1994. С. 89-95.

Гёз (Мырзакулова) З.С. Лишайники южного Алтая: (Казах. Алтай): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. СПб., 1993. 17 с.

Гладков В.П. Естественное зарастание нарушенных разведочным бурением участков в северных районах Тимано-Печерского ТПК // Природопользование в системе хозяйства Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1987. С. 78-86.

Глазовская М.А. Участие золы растений в образовании мелкоилюстых продуктов выветривания и почв // Кора выветривания. 1956. Вып. 2. С. 61-76.

Глинка Д.М. Пастбищные сезоны в оленеводстве и условия зимнего питания оленей в Ненецком округе // Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Сер. Оленеводство. 1939. Вып. 4. С. 31-46.

Говорухин В.С. Растительность бассейна р. Ылыча: (Северный Урал) // Тр. О-ва изучения Урала, Сибири и Дальнего Востока. 1929. Т.1, вып.1. С. 1-106.

Говорухин В.С. Пятнистая тундра в горах Северного Урала // Земледелие. 1936. Вып.2. С. 153-161.

Говорухин В.С. По тундрам Малого Ямала и Полярного Урала (описание редкостойных лесов) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1952. Вып. 3. С. 94-95.

Говорушко С.М. Методы определения возраста курумов // Геоморфология. 1985. № 4. С. 71-75.

Голодковская Н.А. Лихенометрия морен и динамика ледников северного макросклона Центрального Кавказа за последние 700 лет // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1981. № 6. С. 82-91.

Голубкова Н.С. Жизненные формы лишайников Антарктиды // Новости систематики низших растений. Л., 1974. Т. 11. С. 55-75.

Голубкова Н.С. Лишайники восточного Памира // Новости систематики низших растений. Л., 1975. Т. 12. С. 794-805.

Голубкова Н.С. Отношение лишайников к субстрату и другим факторам внешней среды // Жизнь растений. М., 1977. Т. 3. С. 426-432.

Голубкова Н.С. Практическое использование лишайников // Жизнь растений. М., 1977. Т. 3. С. 467-470.

Голубкова Н.С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983а. 248 с.

Голубкова Н.С. Лишайники // Природа Ленинградской области и ее охрана. Л., 1983б. С. 74-77.

Голубкова Н.С. Флорогенетический анализ лишайников Монголии. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1984. 49 с.

Голубкова Н.С., Бязров Л.Г. Жизненные формы лишайников и лишеносинузии // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 794-804.

Гольдберг И.Л. Роль мохового покрова в сложении растительных сообществ скалистых обнажений: (На прим. Среднего Урала): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2000. С. 23.

Горбач Н.В. К вопросу об участии лишайников-эпифитов в лесных ценозах // Изв. АН БССР. Сер. биол. 1955, № 3. С. 119-125.

Городков Б.Н. Оленьи пастбища на Севере Уральской области // Урал. Екатеринбург, 1926а. Вып. 8. С. 1-12.

Городков Б.Н. Полярный Урал в верхнем течении р. Соби // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1926б. Вып.19. С. 1-32.

Городков Б. Н. Полярный Урал в верховьях рек Соби и Войкара // Известия АН СССР. 1926. Вып. 9. С. 745-766.

Городков Б. Н. Полярный Урал в верховьях рек Войкара, Сыни и Ляпина // Материалы экспедиционных исследований АН СССР. Урал. Л., 1929. Вып. 7. С. 1-32.

Городков Б.Н. Растительность Полярного и Северного Урала // Природа Урала. Свердловск, 1936. С. 101-108.

Городков Б.Н. Растительность Арктики и горных тундр СССР // Растительность СССР. Л., 1938. Т.1. С. 297-354.

Городков Б.Н. Разреженная растительность осыпей и скал гор Арктики и высокогорий умеренного пояса // Растительный покров СССР. М.; Л., 1956. Т. 1. С. 76-79.

Городков Б.Н. Анализ растительности зоны арктических пустынь на прим. острова Врангеля // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л., 1958. Вып.3. С. 59-94.

Горожанкина С.М. Система наземного эталонирования при дистанционном изучении динамики лесо- и болотообразования // Экология. 1988. №. 6. С. 3-8.

Горчаковский П.Л. Высокогорная растительность заповедника Денежкин Камень. Свердловск, 1950. 120 с.:

Горчаковский П.Л. Растительность горных тундр Урала // Зап. Урал. Отделения геогр. о-ва СССР. 1955. Вып.2. С. 38-158.

Горчаковский П.Л. Горные тундры Урала и пути использования их кормовых ресурсов // Тр. Томского гос. ун-та. 1957. Т. 141. С. 14-24.

Горчаковский П.Л. Растительность хребта Сабли на Приполярном Урале // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л., 1958. Вып.3. С. 95-127.

Горчаковский П.Л. Опят ботанико-географического подразделения высокогорий Урала // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. 5: Материалы по изучению флоры и растительности высокогорий. С. 32-46.

Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. 1966а. Вып. 48. С. 3-269.

Горчаковский П.Л. Сукцессии и динамическая классификация растительности горных тундр Урала (по материалам изучения высокогорий Урала) // Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. Проблемы ботаники. М.; Л., 1966б. Т. 8. С. 155-163.

Горчаковский П.Л. Растительность // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 211-261.

Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 288 с.

Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 284 с.

Горчаковский П.Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология. 1984. N 5. С.3-16.

Горчаковский П.Л., Куваев В.Б. Экологические аспекты вертикальной дифференциации растительного покрова в бореальных высокогорьях // Экология. 1985. № 3. С. 12-20.

Горчаковский П.Л., Никонова Н.Н., Фамелис Т.В., Шарафутдинов М.И. Методические основы составления крупномасштабных карт фитоценозов бореальных высокогорий // Экология. 1977. № 3. С. 22-28.

Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Физиономическая и экологическая дифференциация верхней границы леса на Северном Урале // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1970. С. 14-34. (Зап. Свердловского отд. ВБО; Вып. 5).

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.

Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. шк., 1979. 368 с.

Грамберг И.С., Додин Д.А., Лаверов Н.П. и др. Арктика на рубеже третьего тысячелетия. СПб.: Наука, 2000. 247 с.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 360 с.

Григорьев А.А., Будыко М.И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. Сер. Геогр. 1956. № 5. С. 8-13. № 6. С. 7-11.

Груздев Б.И. Антропогенная трансформация видового состава растительных сообществ Большеземельской тундры // Эколого-ценотическое

и флористическое изучение фитоценозов Европейского Севера. Сыктывкар, 1987. С. 63-66.

Гурская М.А. Патологические структуры в древесине лиственницы сибирской (*Larix sibirica ldb.*) и ели сибирской (*Picea abovata Ldb.*) из различных местообитаний на Полярном Урале и Приобском севере // Биосфера и человечество: Материалы конф. молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского (24-28 апреля 2000 г.). Екатеринбург, 2000. С. 74-78.

Джураева З. Лихенофлора Копетдага и ее эколого-ценотические аспекты: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1993. 52 с.

Добринский Л.Н. Экологическая ситуация на Крайнем Севере в связи с эксплуатацией внедорожной транспортной техники в условиях криогенных ландшафтов // Техничко-экономические вопросы создания и внедрения рациональных и экологически чистых транспортных средств для бездорожных районов Севера. М., 1990. С. 127-132.

Добринский, Л.Н., Магомедова М.А., Богданов В.Д., Госькова О.А., Дедков В.С., Жигальский О.А., Монахов В.Г., Морозова Л.М., Плотников В.В. Комплексная оценка биологических ресурсов Ханты-Мансийского автономного округа// Биологические ресурсы и устойчивое развитие: Тез. докл. междунар. науч. конф. Пушино, 30 окт.-3 нояб. 2001. М., 2001а. С. 68-69.

Добринский Л.Н., Магомедова М.А., Богданов В.Д., Госькова О.А., Дедков В.С., Жигальский О.А., Монахов В.Г., Морозова Л.М., Плотников В.В., Тамплон Е.Ф. Создание атласа «Биологические ресурсы Ханты-Мансийского автономного округа» // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: Тез. докл. V Междунар. конф. Сыктывкар, 2001б. С. 73-74

Добрыш А.А. Лишайники южного побережья острова Врангеля: (бухта Сомнительная) // Новости систематики низших растений. Л., 1988. Т. 25. С. 124-126.

Добрыш А.А. Флора окрестностей бухты Сомнительной: лишайники // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 90-99.

Добрыш А.А. Аннотированный список лишайников острова Врангеля // Новости систематики низших растений. СПб., 1995. Т. 30. С. 52-60.

Добрыш А.А., Макарова И.И. Лишайники рода *Rhizocarpon* Ramond Ex DC. во флоре Чукотки и острова Врангеля: (Северо-Восток России) // Новости систематики низших растений. СПб., 1998. Т. 32. С. 23-27.

Докучаев В.В. К учению о зонах природы: Горизонтальные и вертикальные почвенные зоны // Докучаев В.В. Сочинения. М.; Л., 1951. Т. 6. С. 398-414.

Домбровская А.В. Влияние некоторых экологических факторов на распределение и рост кустистых и листоватых лишайников в Хибинах // Ботан. журн. 1963а. Т. 48, № 5. С. 742-748.

Домбровская А.В. Распределение кустистых и листоватых лишайников в основных типах растительного покрова Хибинского горного массива // Ботан. журн. 1963б. Т. 48, № 9. С. 1321-1331.

Домбровская А.В. Лишайники Хибин. Л., 1970. 184 с.

Домбровская А.В., Шляков Р.П. Лишайники и мхи севера европейской части СССР: Крат. определитель. Л., 1967. 182 с.

Дьяченко А.П. Структура и история становления флоры листостебельных мхов Урала: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2000. 32 с.

Еленкин А.А. Лишайники и почва // Почвоведение. 1901а. № 4. С. 319-324.

Еленкин А.А. Лишайниковые формации в Крыму и на Кавказе // Тр. Петерб. об-ва. естествоиспытателей: Протоколы. 1901б. Т.32, вып.1. С. 1-10.

Еленкин А.А. Лишайниковые формации в Саянах // Тр. Петерб. об-ва естествоиспытателей: Протоколы. 1904. Т.35. Вып.1-2. С. 44-51.

Еленкин А.А. Задачи лихенологических исследований в природе // Русс. ботан. журн. 1908. № 1-2. С. 46-55.

Еленкин А.А. Лишайники как объект педагогики и научного исследования: Работы Павловской экскурсионной станции. Пб., 1921. 132 с.

Ефимов И.И., Ефимова Л.П. Кытлымский платиноносный массив. Материалы по геологии и полезным ископаемым Урала. М.: Недра, 1967. Вып.13. 336 с.

Жигальский О.А., Магомедова М.А., Богданов В.Д., Дедков В.С., Добринский Л.Н., Монахов В.Г., Морозова Л.М. Принципы выделения экологически ценных территорий как основы формирования сети особо охраняемых природных территорий // Коренные народы. Нефть. Закон.: Сб. тез. докл.: Международн. конф. (23-25 марта 1998 г., г. Ханты-Мансийск). М., 1998. С. 26-27.

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.

Житков Б.М. Полуостров Ямал. СПб., 1913. 349 с. (Зап. Императ. русс. геогр. об-ва; Вып. 49).

Журбенко М.П. Лишайники // Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 123-133.

Журбенко М.П. Лишайники северо-запада плато Путорана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 23 с.

Забельшенский А.А., Богданов В.В., Магомедова М.А. Этноприродные парки, этническая территория: проекты и реализация // Коренные народы. Нефть. Закон.: Сб. тез. докл.: Междунар. конф. (23-25 марта 1998 г., г. Ханты-Мансийск). М., 1998. С. 27-28.

Заварицкий В.А. Изверженные горные породы. М., 1955. 480с.

Зеленая книга Сибири / Ред. И.Ю. Коропачинский. Новосибирск, 1996. 398 с.

Золотарев Г.С. Современные задачи инженерно-геологического изучения процессов и кор выветривания // Вопросы инженерно-геологического изучения процессов и кор выветривания. М., 1971. С. 4-25.

Иванов Д.Л. Лишайники гор Пирин и их экология: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1990. 23 с.

Иванова Е.Н. Почвы Урала // Почвоведение. 1947. Вып. 4. С. 213-226.

Ивашин Д.С. Некоторые вопросы терминологии ботанического ресурсоведения // Раст. ресурсы. 1969. Т.5, № 4. С.601-607.

Игошина К.Н. Высокогорная растительность Среднего Урала // Журн. Русс. ботан. об-ва. 1931. Т. 16, № 1. С. 3-69.

Игошина К.Н. Ботаническая и хозяйственная характеристика оленьих пастбищ в районе Обдорской зональной станции // Сов. оленеводство. 1933. № 1. С. 165-211.

Игошина К.Н. Олени пастбища Полярного Урала в верховьях рек Лонготюган и Щучьей // Сов. оленеводство. 1935. № 5. Приложение 1. С. 373-401.

Игошина К.Н. Пастбищные корма и кормовые сезоны в оленеводстве Приуралья // Сов. оленеводство. 1937. Вып. 10. С. 125-195.

Игошина К.Н. Особенности растительности некоторых гор Урала в связи с характером горных пород // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 4. С. 533-546.

Игошина К.Н. Растительность Урала // Геоботаника М.; Л., 1964. Т. 16. С. 83-230.

Игошина К.Н. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала: (На прим. г. Рай-Из) // Ботан. журн. 1966а. Т. 51, вып. 3. С. 322-328.

Игошина К.Н. Растительные ресурсы Урала // Проблемы физической географии Урала. М., 1966б. С. 179-197. (Тр. МОИП.; Т. 18).

Игошина К.Н., Флоровская Е.Ф. Использование пастбищ и выпас на Полярном Урале // Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Сер. Оленеводство. 1939. Вып. 8. С. 7-29.

Ильин Б. Лишайники - разрушители скал // Природа. 1955. № 3. С. 119-120.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб.: СПбГУ, 1999. 314 с.

Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А. Зональные закономерности динамики экосистем. М., 1986. 148 с.

Кавалаяускане Д.И., Брузгулис В.Э., 1989. Фенольные соединения экстрактов лишайника и их влияние на рост ячменя // Микроорганизмы – стимуляторы и ингибиторы роста растений и животных: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Ташкент, 1989. Ч. 1. С. 87.

Каллвайт Д., Шенк Р., Зайдель Э. Фоновый биологический и комплексный мониторинг окружающей среды // Разработка и внедрение на комплексных фоновых станциях методов биологического мониторинга. Рига, 1983. Т. 2. С. 11-15.

Карпов Н.С. Воздействие выпаса оленей на пастбища в весенний период // Кормовая база и продуктивность северных оленей. Новосибирск, 1988. С. 84-97.

Карпов Н.С. Влияние выпаса северных оленей на растительность пастбищ субарктических тундр Якутии. Якутск, 1991. 116 с.

Кеммерих А.О. Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 137 с.

Кеммерих А.О. Воды // Урал и Приуралье. М., 1968. С.118-166.

Кириков С.В. Животный мир // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 262-304.

Ковда В.А. Минеральный состав растений и почвообразование // Почвоведение. 1956. № 1. С. 6-19.

Кожевников Ю.П. Некоторые закономерности распределения растений в чукотских ландшафтах // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 3. С. 327-343.

Коломенский Н.В. Методические указания по изучению процессов выветривания горных пород. М.: Госгеоиздат, 1952. 68 с.

Комар И.В., Чикишев А.Г. Введение // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 7-18.

Кондратьева М.А. Опыт определения фитомассы лишайников в горных тундрах Северного Урала // Биологические проблемы Севера. Ботаника: Тез. докл. VII симп. Петрозаводск, 1976. С. 126-127.

Кондратьева М.А. Фитомасса и продуктивность лишайников в горных тундрах Северного Урала и их изменение в ходе сукцессий // Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Новосибирск, 1977. С. 123-124.

Кондратюк С.Я. Лишайники Приднепровской возвышенности: (Центральная часть): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Киев, 1985. 24 с.

Копачевська Е.Г. Основні угруповання епіфітних лишайників головних дереаних порід Кримського державного заповідно-мислівського госпства // Укр. ботан. журн. 1961. Т. 18, № 6. С. 74-80.

Копачевская Е.Г. Лишайники лесов Крымского государственного заповедно-охотничьего хозяйства: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Киев, 1963. 19 с.

Копцева Е.М., Сумина О.И. Динамика пионерной растительности: (На прим. карьера у г. Лабытнанги, север Западной Сибири) // Освоение Севера и проблемы рекультивации: Тез. V Междунар. конф. Сыктывкар, 2001. С. 133.

Коробейникова В.П. Воздействие гусеничного транспорта на растительность Крайнего Севера // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991. С. 79-85.

Короткевич Е.С. Растительность Северной Земли // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 5. С. 644-663.

Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л., 1976. Т. 5. С. 5-320.

Корытин Н.С. О распространении дикого северного оленя на Среднем и Северном Урале // Экология. 2001. № 1. С. 64-66.

Корытин Н.С., Большаков В.Н., Бурков Н.А., Кряжимский Ф.В., Лугаськов А.В., Магомедова М.А., Ширяев В.В., Чемоданов А.Н. Концепция системы регионального мониторинга биотических компонентов экосистем // Проблемы оценки состояния почв, растительного и животного мира: Материалы регион. Науч.-метод. семинара. Киров, 1995 С. 56-59.

Костяев В.Я., Маковкина Е.Н. Азотфиксирующие лишайники на территории Воркутинского промышленного узла // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. Сыктывкар, 1990. С. 81-89.

Котлов Ю.В. Роль лишайников в сложении растительного покрова Верхнеколымского нагорья // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 11. С. 54-57.

Котлов Ю.В. О моделировании эволюции основных жизненных форм лишайников // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 3. С. 26-30.

Кравчук С.В. Экологический анализ лишайников Западного Саяна // Экология и биология низших растений: Тез. докл. Всесоюз. симп. микологов и лишенологов Прибалт. Сов. респ. и БССР. Минск, 1982. С. 229-231.

Красильников Н.А. Микрофлора лишайников // Микробиология. 1949а. Т. 18, № 3. С. 224-232.

Красильников Н.А. Микрофлора поверхностного слоя скальных пород // Микробиология. 1949б. Т. 18, № 4. С. 318-323.

Красильников Н.А. Очаговое распространение микроорганизмов на поверхности скальных пород // Микробиология. 1949в. Т. 18, № 6. С. 492-497.

Красильников Н.А. Микрофлора высокогорных скальных пород и азотфиксирующая ее деятельность // Успехи советской биологии. 1956. Т. 41, вып. 2. С. 177-192.

Красная книга Бурятской АССР. Улан-Уде, 1988. 416 с.

Красная книга Карелии. Петрозаводск: изд-во «Карелия», 1995. 286 с.

Красная книга Кировской области. Екатеринбург, 2001. 288 с.

Красная книга Новосибирской области: Растения. Новосибирск, 1998. 144 с.

Красная книга Республики Коми. М.-Сыктывкар, 1998. 528 с.

Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 590 с.

Красная книга Среднего Урала / Отв. ред. Л.Н. Добринский. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 1996. 279 с.

Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: Животные, растения, грибы / Отв. ред. Л.Н. Добринский. Екатеринбург, Изд-во Уральского университета, 1997. 240 с.

Крючков В.В. Север на грани тысячелетий. М., 1987. 268 с.

Крючков В.В. Деградация природы полярных регионов // Народ. Хоз-во Респ. Коми: Науч.-техн. журн.. 1994. Т. 3, № 1. С. 44-53.

Куваев В.Б. Растительность Восточного Верхоянья // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.;Л.;, 1956. Вып. 2. С. 133-186.

Куваев В.Б. К характеристике растительности Приполярного Урала // Материалы по классификации растительности Урала. Свердловск, 1959. С. 56-59.

Куваев В.Б. К выделению пояса холодных каменистых пустынь в горах северной Евразии // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 3. С. 337-347.

Куваев В.Б. К геоботанической характеристике Приполярного Урала // Материалы по изучению флоры и растительности Урала. Свердловск, 1962. С. 39-43. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 28).

Куваев В.Б. Лишайники и мхи Приполярного Урала и прилегающих равнин // Споровые растения Урала. Свердловск, 1970. С. 61-92. (Тр. ИЭРиЖ УФАН СССР; Вып. 70)

Куваев В.Б. Некоторые закономерности высотного распределения растений // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 9. С. 1108-1115.

Куваев В.Б. Растительность бассейна оз. Някшингда и ее высотное распределение // Путоранская озерная провинция: Новосибирск, 1975. С.160-186. (Тр. Лимнологич. ин-та СО РАН.; Т. 20).

Куваев В.Б. Очерк растительности южной части гор Путорана // природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск, 1976. С. 68-85. (Тр. Лимнологич. Ин-та СО РАН; Т. 22).

Куваев В.Б. Закономерности высотного распределения растений в приполярных горах Евразии // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 8. С. 1175-1187.

Куваев В.Б. Изменение высотного распределения растений с долготой: (Приполяр. Урал-Путорана-Верхоянье) // Флора и растительность высокогорий. Новосибирск, 1979. С. 6-18. (Пробл. ботаники; Т.14, вып. 1).

Куваев В.Б. Высотное распространение растений в горах Путорана. Л., 1980а. 259 с.

Куваев В.Б. Закономерности высотного распределения растений на Приполярном Урале // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск, 1980б. С. 35-72.

Куваев В.Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах северного полушария. М., 1985. 80 с.

Куваев В.Б., Рябчикова А.И., Гузнякова Н.Б. Важнейшие кормовые лишайники гор Путорана и их высотное распространение // Биологические проблемы Севера. Споровые растения, интродукция растений и полевое кормопроизводство: Тез. докл. VI симп.. Якутск, 1974а. Вып. 4. С. 32-34.

Куваев В.Б., Рябчикова А.И., Гузнякова Н.Б. Закономерности высотного распространения лишайников на прим. гор Путораны: (Север Средней Сибири) // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по вопр. изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Сыктывкар, 1974б. 180-181.

Куваев В.Б., Сонникова А.Е., Бязров Л.Г., Игнатова Е.А. К познанию гольцовых пустынь Западного Саяна // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 4. С. 56-69.

Кувшинова К.В. Климат // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 82-117.

Куницын Л.Ф. Особенности рельефа северных районов Урала и прилегающей части Западной Сибири в связи с тектоническим строением территории // Проблемы физической географии Урала. Москва, 1966. Т. 18. С. 219-228.

Лебедев Ю.В. Эколого-экономическая оценка лесов Урала. Екатеринбург, 1998. 215 с.

Левин Ф. И. Роль лишайников в выветривании известняков и диоритов // Вестн. МГУ. 1949а. № 9. С. 157-166.

Левин Ф. И. Процесс почвообразования под лишайниками на известняках и диоритах // Вестн. МГУ. 1949б. № 10. С. 149-159.

Левина Ф.Я. Растительный покров // Природные условия государственной защитной полосы Сталинград – Степной – Черкесск. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 65-193. (Тр. комплексн. научн. экспедиции по вопр. полезащитного лесоразведения; Т. 2, вып. 7).

Леме Ж. Основы биогеографии. М.: Прогресс, 1976. 309 с.

Лукьянова Л.М., Пономаренко Т.Н., Булычева Т.М. и др. О продуктивности фитоценозов горной тундры Хибин // Экология. 1990. № 4. С. 29-36.

Магомедова М.А. Методика определения фитомассы накипных лишайников // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. 1. Дикорастущая флора и растительность. Свердловск, 1978. С. 29-30.

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

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

Магомедова М.А. Лишайники как индикаторы ландшафтных различий в горных тундрах Северного Урала // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Свердловск, 1980б. С. 55-57.

Магомедова М.А. Послепожарное восстановление лишайникового покрова на Севере Тюменской области // Биологические проблемы. Севера: Тр. IX Симпозиума. Сыктывкар, 1981. Ч. 2. С.17-19.

Магомедова М.А. Изменение роли субстрата в ходе сукцессий сообществ литофильных лишайников // Экология и биология низших растений: Тез. докл. Всесоюз. симп. микологов и лишенологов Прибалт. Сов. респ. и БССР. Минск, 1982. С. 231-232.

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

Магомедова М.А. К вопросу о роли лишайников в горных экосистемах // Грибы и лишайники в экосистеме. Рига, 1985а. С. 80-82.

Магомедова М.А. Лишайниковые группировки на горячих в редколесьях Тюменского Севера // Человек и ландшафты: Информ. материалы Свердловск, 1985б. С. 3-4.

Магомедова М.А. Влияние выпаса оленей на лишайниковый покров редколесий // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1985в. С.75.

Магомедова М.А. Антропогенная динамика лишайникового покрова на Тюменском Севере // Биологические проблемы Севера. Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство: Тез. докл. Всесоюз. симп.. Якутск, 1986а. Вып.2. С. 84-86.

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

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.

Магомедова М.А. К методике эколого-экономической оценки растительного покрова // Эколого-экономические проблемы природопользования в Сибири. Новосибирск, 1992. С. 31-32.

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

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

Магомедова М.А. Изменение разнообразия лишайников в связи с зональной и высотной дифференциацией растительности // Проблемы

изучения биологического разнообразия водорослей, грибов и мохообразных Арктики. СПб., 1995. С. 28-29.

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

Магомедова М.А. Лишайники // Красная книга Среднего Урала: Животные, растения, грибы / Отв. ред. Л.Н. Добринский. Екатеринбург, 1996. С. 229-244.

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

Магомедова М.А. Зональные и высотные особенности сукцессионного процесса в сообществах литофильных лишайников // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков: Тез. докл., представл. II(X) съезду Рус. Ботан. об-ва (26-29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб., 1998. Т. 2. С.71.

Магомедова М.А. Принципы экологической дифференциации территории // Экологические проблемы промышленных регионов. Екатеринбург, 1999. С. 92-93.

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.

Магомедова М.А. Возможности и перспективы лишеномониторинга в Арктике // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симп. по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001а. С. 115.

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

Магомедова М.А. Оценка состояния оленьих пастбищ: инвентаризация или мониторинг // Биологические ресурсы и устойчивое развитие. Тез. докл. межд. конф. М., 2001в. С. 140.

Магомедова М.А. Экологические последствия перевыпаса в Арктике // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: Тез. докл. V Междунар. конф. Сыктывкар, 2001г. С. 173-175.

Магомедова М.А. Лихеноиндикация пояса холодных гольцовых пустынь // Экологические проблемы горных территорий. Екатеринбург, 2002а. С.

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).

Магомедова М.А. Уточнение границ высотных поясов растительности методом лишеноиндикации // Фундаментальные исследования взаимодействия суши, океана и атмосферы: Тез. докл. Москва: МГУ, 2002в. С. 178-179.

Магомедова М.А. Роль химического состава горных пород в распределении лишайников // Геохимическая экология и биогеохимическое изучение таксонов биосферы. М., 2003а.

Магомедова М.А. Формирование лишайниковых тундр // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Рус. ботан. об-ва. Барнаул, 2003б. Т. 1. С. 174-175.

Магомедова М.А., Андрешкина Н.И., Бененсон И.Е., Троценко Г.В., Степанова А.В. Влияние объектов Мингазпрома на растительный покров полуострова Ямал // Экология нефтегазового комплекса: Тез. докл. I Всесоюз. конф. Надым, 1988. С. 207-208.

Магомедова М.А., Большаков В.Н. Богданов В.Д., Добринский Л.Н., Жигальский О.А., Корытин Н.С., Кряжимский Ф.В., Морозова Л.М. Контроль состояния биологических ресурсов в связи с промышленным

освоением Арктики // Город в Заполярье и окружающая среда: Тр. второй междунар конф. Сыктывкар, 1998. С. 244-257.

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 межд. конф. Сыктывкар, 2003. С. 194-199.

Магомедова М.А., Кoryтин 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, 1986а. С. 41-50.

Магомедова М.А., Кoryтин Н.С., А.А. Киселев, Нифонтова М.Г., Ендукин А.Ю. О потенциальных возможностях развития оленеводства на Северном Урале // Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство: Тез. докл. XI Всесоюзного симп. «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1986б. Вып. 1. С. 60-61.

Магомедова М.А., Кoryтин Н.С., Нифонтова М.Г., Ендукин А.Ю. Разработка оптимального режима использования и охраны лишайников // Тез. докл. II симп. микологов и лекнологов Прибалт. Респ. и БССР. Таллинн, 1988. С. 141-144.

Магомедова М.А., Кoryтин 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.

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.

Магомедова М.А., Морозова Л.М. Оценка перспектив естественного восстановления растительности на техногенно нарушенных территориях полуострова Ямал // Освоение Севера и проблемы рекультивации: Тез. докл. III Междунар. конф. Сыктывкар, 1996. С. 106-107.

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. Сыктывкар, 1997а. С. 108-120.

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.

Магомедова М.А., Морозова Л.М. Оценка и контроль состояния растительных ресурсов в связи с промышленным освоением Арктики // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков: Тез. докл., представленных II (X) съезду Рус. ботан. об-ва (26-29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб., 1998а. Т. 1. С.344.

Магомедова М.А., Морозова Л.М. Структура и антропогенная динамика фитомассы напочвенного покрова предтундровых лесов Западной Сибири // Экология таежных лесов: Тез. докл. межд. конфер. Сыктывкар, 1998б. С. 191.

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. 76-80.

Магомедова М.А., Морозова Л.М. Воздействие магистральных газопроводов на почвенно-растительный покров // Экологический риск-2001: Докл. Второй Всерос. конф., 18-21 сент. 2001. Иркутск, 2001а. С. 45-50.

Магомедова М.А., Морозова Л.М. Глава 7. Восстановление оленьих пастбищ // Восстановление земель на Крайнем Севере. Сыктывкар, 2001б. 126-134.

Магомедова М.А., Морозова Л.М. К методике эколого-экономической оценки растительных ресурсов // Биологические ресурсы и устойчивое развитие. Тез. докл. межд. конф. М., 2001в. С. 139.

Магомедова М.А., Морозова, Л.М. Ресурсный потенциал растительного покрова Полярного Урала и его антропогенные изменения // Биологические ресурсы Полярного Урала. Салехард, 2003. (Науч. вестн.; Вып. 3, ч. 2).

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

Магомедова М.А., Морозова, Л.М., Плотников В.В. Принципы выделения нуждающихся в охране растительных комплексов // Коренные народы. Нефть. Закон: Сб. тез. докл. междунар. конф. М., 1998. С. 33-34.

Магомедова М.А., Морозова Л.М., Ребристая О.В., Потемкин А.Д., Чернядьева И.В. Полуостров Ямал: Растительный покров. М.: ВНИИГАЗ. (в печати.)

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

Магомедова М.А., Морозова Л.М., Степанова А.В., Корытин Н.С. Распространение и запасы цетрарии исландской на Урале // Тез. докл. IV межд. конф. по медицинской ботанике. Киев, 1997. С. 109-111.

Макарова И.И. Таксономическая характеристика лишенофлоры Запада Чукотского полуострова // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981. С. 95-96.

Макарова И.И. Лишайники карбонатных местообитаний Усть-Ленского заповедника // Новости систематики низших растений. 1996. Т. 31. С. 126-130.

Макарова И.И., Катенин А.Е. Эколого-ценотическая характеристика лишайников нижнего течения р. Амгуэмы // Ботан. журн. 1979. Т. 64, №. 10. С. 1443-1451.

Макаревич М.Ф. Закономерности распределения лишайников в растительных группировках Советских Карпат // Ботан. журн. 1958. Т.43, № 6. С. 781-787.

Макрый Т.В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 200 с.

Малышева Т.В. Использование напочвенного лишайникового и мохового покрова для индикации стадий рекреационной дигрессии сосняков Подмосковья // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин, 1978. С. 38-40.

Малышева Т.В., Толпышева Т.Ю. Влияние вытаптывания на восстановление напочвенного покрова // Биогеохимические аспекты криптоиндикации: Тез. докл. Таллин, 1982. С. 52-53.

Мартенс Х., Магомедова М.А., Морозова Л.М. Организация системы мониторинга оленьих пастбищ полуострова Ямал // Освоение Севера и проблемы рекультивации: Тез. докл. III Междунар. конф. Сыктывкар, 1996. С. 110-111.

Мартин Ю.Л. О закономерностях вертикального распространения лишайников в высокогорьях // Тез. докл. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Н.И. Кузнецова. Тарту, 1964. С. 62-63.

Мартин Ю.Л. Использование лишайников как индикаторов времени обнажения горных пород // Программа, тезисы и аннотации докл. совещ. по проблемам фитоиндикации. Л., 1967а. С. 57-58.

Мартин Ю.Л. Формирование лишайниковых синузий на моренах ледников Полярного Урала: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Свердловск, 1967б. 22 с.

Мартин Ю.Л. О методике исследования динамики лишайникового покрова в высокогорьях // Материалы Закавказской конф. по спорным растениям, посвящ. 50-летию Великой Окт. Соц. Революции. Тбилиси, 1968а. С. 240-243.

Мартин Ю.Л. Об альпийских сообществах западной части главного Кавказского Хребта // Материалы Закавказской конф. по спорным растениям, посвящ. 50-летию Великой Окт. Соц. Революции. Тбилиси, 1968б. С. 253-225.

Мартин Ю.Л. О перспективах совместного использования дендрохронологии и лишенометрии для познания динамики оледенения горных стран // Материалы Всесоюз. совещ. по вопр. дендрохронологии и дендроклиматологии. Вильнюс, 1968в. С. 98-104.

Мартин Ю.Л. О динамике биомассы в моренных лишайниковых синузиях // Материалы отчетной сессии Института экологии растений и животных УФАН за 1967 год: Ботаника. Свердловск, 1968г. С. 6-7.

Мартин Ю.Л. О применении коэффициента агрессивности для характеристики межвидовых отношений в лишайниковых синузиях // Материалы отчетной сессии Института экологии растений и животных УФАН за 1967 год. Ботаника. Свердловск, 1968д. С. 8-11.

Мартин Ю.Л. О закономерностях высотного распределения лишайников в высокогорьях // Уч. зап. Тартус. ун-та. Тр. по ботанике, 8. 1968е. Вып. 211. С. 115-129.

Мартин Ю.Л. О применении перфокарт для определения лишайников // Уч. зап. Тартус. ун-та. Тр. по ботанике, 8. 1968ж. Вып. 211. С. 130-135.

Мартин Ю.Л. Анализ межвидовых отношений в лишайниковых синузиях // Количественные методы анализа растительности. Тарту, 1969а. С. 67-70.

Мартин Ю.Л. О возрастной структуре лишайникового покрова морен некоторых современных ледников // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1969б. Вып. 69. с. 201-207.

Мартин Ю.Л. Лишенометрическая индикация времени обнажения каменистого субстрата // Экология. 1970а. № 5. С. 16-24.

Мартин Ю.Л. Заметки о лишенофлоре и основных лишайниковых синузиях стационара «Харп» // Споровые растения Урала Свердловск, 1970б. С. 134-139. (Тр. ИЭРиЖ УФАН СССР; Вып. 70).

Мартин Ю.Л. Ординация лишайниковых группировок на молодых ледниковых моренах // Экология растений и геоботаника: Материалы отчет. сес. ИЭРиЖ за 1968 г. Свердловск, 1970в. С. 9-12.

Мартин Ю.Л. Роль лишайников в некоторых биогеоценозах Полярного Урала // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970г. С. 85-89.

Мартин Ю.Л. Использование лишайников как индикаторов времени обнажения горных пород // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л., 1971а. С. 173-179.

Мартин Ю.Л. О некоторых количественных методах при изучении лишайниковых группировок // Материалы I конф. по споровым растениям Украины. Киев, 1971б. С. 16-18.

Мартин Ю.Л. О сопряженности между видами в лишайниковых синузиях // Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М., 1972. С. 96-106.

Мартин Ю.Л. Лиخنотриметрия – методы и возможности применения // Тез. докл. V делегат. съезда ВБО. Киев, 1973. С. 375-377.

Мартин Ю.Л. Формирование первичных биоценозов: (Сукцессии растительности на первично обнаженном субстрате) // Биосфера и человек: Материалы I Всесоюз. симп. «Человек и биосфера». М., 1975. С. 249-252.

Мартин Ю.Л. Биогеохимические аспекты метода лишеноиндикации // Лишноиндикация состояния окружающей среды. Таллин, 1978. С. 19-23.

Мартин Ю.Л. Лишайники в экстремальных условиях среды и их индикаторное значение // Экология и биология низших растений: Тез. докл. Всесоюз. симп. микологов и лишенологов Прибалт. сов. респ. и БССР, Минск, 17-19 ноября 1982 . Минск, 1982а. С. 232-233.

Мартин Ю.Л. Споровые растения как биогеохимические индикаторы // Биогеохимические аспекты криптоиндикации. Таллин, 1982б. С. 35-36.

Мартин Ю.Л. Лихеноиндикационное картирование загрязнения атмосферного воздуха // Международная школа по лихеноиндикации. Таллин, 1984а. С. 15-34.

Мартин Ю.Л. Проблема экстремальности в экологии низших растений // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллинн, 1984б. С. 9-19.

Мартин Ю.Л. Лихенометрическая датировка морен ледников о. Западный Шпицберген // Грибы и лишайники в экосистеме. Рига, 1985а. С. 84-86.

Мартин Ю.Л. Лихенометрическая оценка возраста ледниковых морен в Восточной Антарктиде // Изучение грибов в биогеоценозах. Ташкент, 1985б. С. 134-135.

Мартин Ю.Л. Споровые растения как биогеохимические индикаторы // В.Н. Вернадский и современность. М., 1986. С. 154-169.

Мартин Ю.Л. Динамика лишайниковых синузий и их биогеохимическая роль в экстремальных условиях среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1987. 32 с.

Мартин Ю.Л., Волкова А.М. Математическое выделение элементарных единиц эпилитных лишайниковых сообществ // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965. С. 186-190.

Мартин Ю.Л., Назаров А.Г. Биогеохимические аспекты метода лихеноиндикации // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин, 1978. С. 19-23.

Матвеев Н.П. Морфология и условия формирования осыпей и россыпей массива Денежкин Камень на Северном Урале // Проблемы физической географии Урала. 1966. С. 207-218. (Тр. МОИП; Т. 18).

Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с. (Тр. Ботан. Ин-та им. В.Л. Комарова; Вып. 21).

Махаева Л.В. Очерк растительности окрестностей озер Глубокое и Кета: (Северозапад гор Путорана и прилегающая низменность) // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск, 1976. С. 59-67. (Тр. Лимнологического ин-та СО АН СССР; Т. 22).

Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А. Физическая география СССР. Европейская часть и Урал. М., 1970. 394 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности: (История и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.

Мироненко О.Н. Горные тундры бассейна р. Котуй (Эвенкия) // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 8. С. 1094-1100.

Мироненко О.Н. Растительность юго-восточного сектора гор Путорана // Путоранская озерная провинция. Новосибирск, 1975. С. 141-159.

Мироненко О.Н. Растительность оленьих пастбищ плато Сыверма // Олени пастбища Крайнего Севера. Якутск, 1984. С. 73-76.

Михайлова Р.П., Михайлов И.С. Некоторые геохимические аспекты особенностей подгольцового пояса Косвинского Камня // Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., 1967. С. 146-150.

Морозова Л.М. Динамика кормовых ресурсов на пастбищах северного оленя в тундрах Западной Сибири и Полярного Урала // Биологические ресурсы и устойчивое развитие: Тез. докл. междунар. науч. конф. Пушино. 30 окт.-3 нояб. 2001. М., 2001а. С. 163-164.

Морозова Л.М. Роль выпаса оленей в изменении видового и фитоценотического разнообразия тундр в предгорьях Заполярного Урала // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: Тез. V Междунар. конф. Сыктывкар, 2001б. С. 186-188.

Морозова Л.М. Кормовые ресурсы пастбищ Горно-Хадатинского заказника // Экологические проблемы горных территорий. Екатеринбург, 2002а. С. 93-96.

Морозова Л.М. Современное состояние растительного покрова восточного склона Полярного Урала // Биологические ресурсы Полярного Урала. Салехард, 2002б. С. 78-89. (Научн. вестн.; Вып. 10.).

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.

Морозова Л.М., Магомедова М.А., Степанова А.В. Техногенная трансформация арктических тундр полуострова Ямал // Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал. Екатеринбург, 1995. С. 3-17;

Морозова Л.М., Магомедова М.А. Воздействие населенных пунктов на растительный покров тундр // Освоение Севера и проблемы рекультивации: Тез. докл. III Междунар. конф. Сыктывкар, 1996. С. 125-127.

Морозова Л.М., Степанова А.В., Магомедова М.А. Эколого-фитоценоотическая приуроченность, возрастной состав и запас корневищ ценопопуляций *Rhodiola rosea* L. на Приполярном Урале // Раст. ресурсы. 1997. № 1. С. 1-14.

Мухин В.А. Микоценоячейка как элементарная единица ценоотической организации у ксилотрофных базидиомицетов // Ботанические исследования на Урале: Информ. материалы. Свердловск, 1988. С. 73.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение: Пер. с англ. М.: Мир, 1992. 184 с.

Мяло Е.Г., Горяинова И.Н. Современные проблемы геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Биогеография. М., 1980. Т. 3. С. 22-56.

Никольский П.Н. Лишайниковые формации Медведского бора Вятской Губернии // Изв. Гл. ботан. сада СССР. 1928. Т.28. С. 5-6.

Никонов А.А., Шебалина Т.Ю. Новый способ определения возраста сейсмодислокаций: (На прим. эпицентр. зоны Хантского землетрясения 1949 г.) // Докл. АН СССР. 1978. Т. 242, № 4. С. 808-811.

Никонов В.В. Общие особенности первичной биологической продуктивности и биогеохимических циклов на Крайнем Севере на прим. Кольского полуострова // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 79-90.

Нифонтова М.Г., Магомедова М.А. Содержания кальция, кремния и алюминия в лишайниках горы Косьвинский Камень: (Северный Урал) // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по вопр. изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Магадан, 1985. С. 128-129.

Ниценко А.А. О приемах выделения растительных ассоциаций по комплексу признаков // Методы выделения растительных ассоциаций. Л., 1971. С. 80-104.

Новогрудский Д.М. Лишайники и целлюлозоразлагающие микроорганизмы // Микробиология. 1949. Т. 18, вып. 6. С. 519-524.

Новогрудский Д.М. Микрофлора выветривающихся горных пород и неполивных почв Пирсей Алатау // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1950. Вып. 45. С. 125-143.

Новрузов В.С. Анализ лишенофлоры Большого Кавказа: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Баку, 1984. 44 с.

Норин Б.Н. Сукцессии растительности щебнисто-каменистых осыпей плато Путорана // Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. Свердловск, 1982. С.62.

Норин Б.Н. Формирование тундровых и лесных фитоценологических систем в горах Субарктики // Биологические проблемы Севера. Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство: Тез. докл. XI Всесоюз. симп. Якутск, 1986. Вып. 2. С. 24-25.

Норин Б.Н., Китсинг Л.И. Стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 1. С. 15-25.

Норин Б.Н., Китсинг Л.И., Михайлова О.И., Саввон М.С., Устинова Н.В. Растительность каменных осыпей плато Путорана: (Север Среднесибирского плоскогорья) // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 12. С. 1609-1617.

Овсова Т.А., Грунина Л.К. Азотный обмен у лишайников // Споровые растения Крайнего Севера. Сыктывкар, 1993. С. 84-88.

Одум Ю. Экология: в 2-х т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328с. Т. 2. 376с.

Окснер А.М. До вивчення флори обриси́ків каменистих виходів України // Вісн. Київськ. бот. саду. 1927. № 5-6. С. 23-82.

Окснер А.М. Материалы для лишенофлоры Урала и прилегающих областей // Ботан. журн. АН УССР. 1945. № 3. 217-246.

Окснер А.М. Взаємовідношення між лишайниками в літотичних групуваннях степових заповідників України // Укр. ботан. журн. 1961. Т. 18, № 6. С. 64-73.

Окснер А.М. Епілітні групування лишайників степового заповідника Кам'яни Могили на півдні України // Укр. ботан. журн. 1962. Т. 19, № 1. С.72-83.

Окснер А.М. Флора лишайників України. Київ, 1968. Т.2. 500 с.

Окснер А.Н. Жизненные формы лишайников // Материалы I конф. по споровым растениям Украины. Киев, 1971. С. 22-24.

Окснер А.Н. Определитель лишайников СССР: Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. Вып.2. 248 с.

Определитель лишайников СССР. Л., 1971-1978. Вып. 1-5.

Определитель лишайников России. СПб., 1996. Вып. 6. 151 с.

Определитель лишайников России. СПб., 1998. Вып. 7. 166 с.

Осипов С. В. Растительный покров таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья. Владивосток: Дальнаука, 2002. 377 с.

Павлов А.В., Москаленко Н.Г. Температурный режим почв на севере Западной Сибири // Криосфера Земли. 2001. № 5. С. 11-19.

Паринкина О.М. Микрофлора песчаных и супесчаных почв южного Таймыра // Почвоведение. 1983. № 8. С. 77-84.

Паринкина О.М., Пийн Т.Х. Почвенный микробоценоз как индикатор условий среды под покровом напочвенных лишайников // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин, 1978. С. 107-113.

Паринкина О.М., Пийн Т.Х. Влияние напочвенных лишайников на свойства почвы и ее микрофлору // Биогеохимические аспекты криптоиндикации. Таллин, 1982. С. 47-49.

Паринкина О.М., Пийн Т.Х. Особенности микробоценозов под покровом напочвенных лишайников // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984. С. 51-71.

Паринкина О.М., Пийн Т.Х. Процесс трансформации напочвенных лишайников в лесных экосистемах Эстонской ССР // Актуальные проблемы экспериментальной лихенологии в СССР. Л., 1991. С. 81-89.

Петровский В.В. Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля // Ботан. журн. 1967. Т.52, № 3. С. 332-343.

Пийн Т.Х. Напочвенные лишайники мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979а. С. 61-73.

Пийн Т.Х. Напочвенные лишайники окрестностей бухты Марии Прончищевой // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979б. С.140-143.

Пийн Т.Х. Напочвенные лишайники и их местообитания на мысе Челюскин // Структура растительности полярных пустынь и болот. Тарту, 1982а. С. 22-36. (Уч. Зап. Тартус. гос. Ун-та; Вып. 590).

Пийн Т.Х. Закономерности распространения почвенных лишайников на Таймыре // Экология и биология низших растений. Тез. докл. Всесоюзного

симп. микологов и лишенологов Прибалт. сов. респ. и БССР. Минск, 17-19 нояб. 1982 г. Минск, 1982б. С. 242-243.

Пийн Т.Х. Адаптация лишайников к арктическим условиям // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллинн, 1984. С. 130-135.

Пийн Т.Х., Сдобникова Н.В., Паринкина О.М. Начальные стадии зарастания пятен голого грунта в южных тундрах Таймыра // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллинн, 1984. С. 20-50.

Пийн Т.Х., Трасс Х.Х. Напочвенные лишайники окрестностей Тареи (Западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 151-159.

Погодина Г.С., Розов Н.Н. Почвы // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 167-210.

Подани Я. Мспользование высших растений в мониторинге окружающей среды // Разработка и внедрение на комплексных фоновых станциях методов биологического мониторинга. Рига, 1983. Т. 2. С. 32-39.

Полежаев А.Н. Изменения растительности на пастбищах Чукотки под влиянием выпаса // Экология. 1980. N 5. С. 5-13.

Полежаев А.Н. Структура биомассы лишайников в тундрах Северо-Востока // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981. С. 109-110.

Полежаев А.Н. Особенности роста и распространения лишайников на оленьих пастбищах Чукотки // Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток, 1983. С. 128-134.

Полежаев А.Н. Оленьи пастбища Чукотки – перспективы освоения, мероприятия по рациональному использованию и охране // Оленьи пастбища Крайнего Севера. Якутск, 1984. С. 115-127.

Полежаев А.Н. Растительность Севера Дальнего Востока и ее использование в оленеводстве: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1993. 48 с.

Полынов Б.Б. Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах // Почвоведение. 1945. № 7. С. 327-339.

Полынов Б.Б. Руководящие идеи современного учения об образовании и развитии почв // Почвоведение. 1948а. № 1. С. 3-13.

Полынов Б.Б. К вопросу о роли элементов биосферы в эволюции организмов // Почвоведение. 1948б. № 10. С. 594-607.

Порядина Л.Н. Лихенофлора Алдано-Индибирского междуречья: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Новосибирск, 2000. 16 с.

Предбайкалье и Забайкалье: Природ. условия и естественные ресурсы. М., 1965. 492 с.

Природа Ямала / Коллектив авторов. Екатеринбург: УИФ "Наука", 1995. 436.

Пристяжнюк С.А. Лишайники среднего течения реки Сэбаяха: (Зап. Ямал) // Ботан. журн. 1994. Т. 79, № 11. С. 12-18.

Пристяжнюк С.А. Жизненные формы лишайников Субарктических тундр полуострова Ямал. I. Система жизненных форм // Ботан. журн. 1996а. Т. 81, № 3. С. 34-42.

Пристяжнюк С.А. Жизненные формы лишайников Субарктических тундр полуострова Ямал. II. Связь с экологическими факторами // Ботан. журн. 1996б. Т. 81, № 4. С. 48-55.

Пристяжнюк С.А. Синузии напочвенных лишайников субарктических тундр полуострова Ямал // Ботан. журн. 2001а. Т. 86, № 5. С. 30-38.

Пристяжнюк С.А. Сравнительный анализ напочвенных лишайниковых синузий в субарктических тундрах полуострова Ямал // Ботан. журн. 2001б. Т. 86, № 7. С. 15-25.

Программа и методика биогеоэкологических исследований. М., 1974. 404 с.

Прокаев В.И. О теоретических основах физико-географического районирования Урала // Известия ВГО. 1959. Т. 91, №. 2. С. 120-137.

Прокаев В.И. О высотной поясности и методике учета зональных различий при физико-географическом районировании горных стран // Известия ВГО. 1962. Т. 94, №. 2. С. 150-159.

Пушкина Л.М. Естественное возобновление растительности на лесных горях // Тр. Лапланд. заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5-125.

Пыстина Т.Н. Лихенофлора равнинной части Республики Коми: (Подзоны юж. и сред. тайги): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Сыктывкар, 2000. 18 с.

Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1987. 160 с.

Работнов Т.А. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1992. 350 с.

Равинская А.П. Лишайниковые кислоты и их биологическая роль // Новости систематики низших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 160-179.

Равинская А.П. Действие экологических факторов на содержание усниновой кислоты и атранорина у лишайников // Актуальные проблемы экспериментальной лихенологии в СССР. Л., 1991. С. 93-99.

Равинская А.П., Вайнштейн Е.А. Влияние некоторых экологических факторов на содержание лишайниковых веществ // Экология. 1975. № 3. С. 82-85.

Равинская А.П., Вайнштейн Е.А. Влияние экстрактов из лишайников и лишайниковых кислот на водоросли // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 10. С. 1410-1416.

Раменский Л.Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. 98 с.

Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. С. 620 с.

Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. 1952. Т. 37, №2. С. 181-201.

Рандлане Т.В. О лишайниках гольцового пояса хребта Баджал: (Хабаровский край) // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984. С. 120-132.

Рандлане Т.В. Анализ лишенофлоры западных островов Эстонии: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Тарту, 1986. 21 с.

Рассадина К.А. О лишайниках бывшего Петроградского Уезда Ленинградской губернии // Тр. ботан. музея АН СССР. 1930. Вып. 22. С. 223-271.

Рассадина К.А. Материалы к флоре лишайников Алтая // Тр. БИН АН СССР. Сер. Споровые растения. 1940. Вып. 4. С. 295-321.

Рассадина К.А. Сем. Parmeliaceae // Определитель лишайников СССР. Л., 1971. Вып. 1. С. 282-386.

Реймерс Н.Ф. Надежды на выживание человечества: Концептуальная экология. М.: Россия молодая, 1992. 362 с.

Реутт А.Т. Растительность // Север Дальнего Востока. М., 1970. С. 257-291.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии: (Учеб. пособие). Самара: Самар. НЦ РАН, 1999. 396с.

Российская Арктика на пороге катастрофы / А.А. Яблоков (ред.). М.: Центр экол. политики России, 1996. 207 с.

Рыкова Ю.В. Запасы кустистых лишайников на северо-востоке Якутии // Биологические проблемы Севера: Тез. докл VI симп. Якутск, 1974. Вып. 1. С. 34-39.

Рыкова Ю.В. Запасы кустистого лишайника *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach. в Северо-Восточной Якутии // Ботанические исследования в Якутии. Якутск, 1975. С. 68-71.

Рыкова Ю.В. Распространение и запасы кустистых лишайников на северо-востоке Якутии // Растительность и почвы субарктической тундры. Новосибирск, 1980. С. 124-139.

Рябицева Н. Ю. Состав и структура эпифитных лишайносинузий на верхней границе леса на Полярном Урале // Биосфера и человечество: Материалы конф. молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского (24-28 апр. 2000 г.). Екатеринбург, 2000. С. 227-230.

Рябкова К. А. Лихенологический очерк северо-восточного склона «Денежкин Камень» // Ботан. журн. 1965а. Т. 50, № 1. С. 16-21.

Рябкова К.А. Лишайники горного узла “Денежкин Камень”: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1965б. 17 с.

Рябкова К.А. Систематический список лишайников Урала // Новости систематики низших растений. СПб, 1998. Т. 32. С. 81-87.

Савельев В.Д. К вопросу о роли диких и домашних северных оленей в тундровых биоценозах // 7 Всесоюз. геогр. конф.: Тез. докл. М., 1979. С. 273-275.

Савич В.П. Из жизни лишайников юго-западной части Петербургской губернии и прилегающей части Эстляндской // Тр. Петерб. об-ва естествоиспытателей. 1909. Т.40, № 2. С. 129-130.

Савич В.П. К изучению лишайниковых формаций и лишайниковой флоры восточного болотного района Псковской губернии // Изв. Петерб. ботан. сада. 1913. Т. 13, № 5-6. С. 132-148.

Савич В.П. К изучению лишайников Новгородской области // Изв. Петерб. ботан. сада. 1914. Т. 14. Прил. 1. С. 1-105.

Савич В.П., Еленкин А.А. Введение к флоре лишайников азиатской части СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1950. Вып. 2. С. 181-343.

Салазкин А.С. Естественные кормовые угодья Мурманского округа // Сов. оленеводство. 1933. Вып. 1. С. 9-63.

Салазкин А.С., Рихтер В.Д., Чернолуцкий В.В. Пастбища и приемы выпаса оленей. М.: Сельхозгиз, 1932. 72 с.

Салмина Н.П., Минеева О.Н. Высотное распределение высших сосудистых растений и их жизненных форм на г. Косьвинский Камень // Флора и растительность эталонных и охраняемых территорий. Свердловск, 1986. С. 59-77.

Самбук Ф.В. Геоботаническая характеристика зимних оленьих пастбищ у устья Печоры // Оленьи пастбища Северного края. Архангельск, 1931. С. 136-167.

Седельникова Н.В. Фитомасса лишайниковых синузий гольцового пояса Кузнецкого Алатау // Раст. ресурсы. 1974. Т. 10, № 1. С. 120-122.

Седельникова Н.В. Лишайниковые синузии карбонатных местообитаний Кузнецкого нагорья // Материалы VI конф. по спорным растениям Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1978. С. 296-297.

Седельникова Н.В. Лишайники карбонатных местообитаний Кузнецкого нагорья // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. Новосибирск, 1980. С. 137-144.

Седельникова Н.В. Роль лишайников в щебнистых тундрах нагорья Сангилен // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981. С. 110-112.

Седельникова Н.В. Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.

Седельникова Н.В. Анализ лихенофлоры Алтая // Тез. VIII делегатского съезда РБО. Алма-Ата, 1988. С. 27-34.

Седельникова Н.В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья: Конспект флоры. Новосибирск: Наука, 1990. 173с.

Седельникова Н.В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Новосибирск, 1991. 33 с.

Седельникова Н.В. Оценка биологического разнообразия лишайников Сибири // Сиб. биол. журн. 1994. № 6. С. 563-573.

Седельникова Н.В. Систематический список лишайников Восточного Саяна // Новости систематики низших растений. СПб., 1996. Т. 31. С. 144-151.

Седельникова Н.В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 190 с.

Седельникова Н.В., Седельников В.П., Роль лишайниковых синузий в высокогорных фитоценозах северной части Алтае-Саянской горной области // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 5. С. 671-679.

Селиванова-Городкова Е.А. Эпифитные лишайники как дополнительный корм для диких копытных на южном Урале // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. 1965. Вып. 42. С. 113-120.

Серебряков И.Г., Куваев В.Б. Материалы о высотном распределении растений в условиях Хибинских гор // Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. Тр. каф. ботаники. 1951. Т.19, вып.1. С. 49-74.

Серебряная Т.А. Фитоиндикационные методы в геоморфологии. М., 1989. 156 с. (Итоги науки и техники. Сер. Геоморфология / ВИНТИ; Т. 8).

Слонов Т.Л. Лихенофлора Кабардино-Балкарии и ее анализ: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Краснодар, 1999. 18 с.

Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д., Шадрин Г.Д. Экология заповедных территорий России. М.: Янус-К, 1997. 576 с.

Сочава В.Б. Закономерности географии растительного покрова горных тундр СССР // Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.;Л., 1956. С.522-536.

Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск, 1978. 320 с.
Средняя Сибирь: Природ. условия и естеств. ресурсы. М.: Наука, 1964. 480 с.

Станюкович К.В. Основные типы поясности в горах СССР // Изв. ВГО. 1955. Т.87, вып.3. С. 232-243.

Станюкович К.В. Растительность гор СССР. Душанбе: Дониш, 1973. 310 с.

Стебаева С.К., Седельникова Н.В. Население коллембол (Hexapoda, Collembola) лишайниковых консорциев нагорья Сангилен // Сиб. экол. журн. 1999. № 5. С. 509-513.

Стебаева С.К., Седельникова Н.В., Андриевский В.С., Волонихина И.И. Сообщества микроартропод под лишайниками на хребте Восточный Танну-Ола (Тува) // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 2. С. 170-182.

Сторожева М.М. Отчет по обследованию оленьих пастбищ госпромхоза Денежкин Камень. 1967. 40 с. (Рукопись.)

Сторожева М.М. Растительность дунитовых обнажений Кытлымских гор: (Средний Урал) // Ботан. журн. 1978. Т.63, № 5. С. 729-736.

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

Сукачев В.Н. О некоторых основных вопросах фитоценологии // Проблемы ботаники, 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 936 с.

Таргульян В.О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М., 1971. 266 с.

Тимирязев К.А. Избранные сочинения. М.: Сельхозгиз, 1948. Т. 1. 723 с., Т.2. 947 с.

Тишков А.А. Лишайники западного побережья Шпицбергена // Бриолихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981. С. 117-118.

Тишков А.А. Ценофонд: пути формирования и роль сукцессий // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 21-34.

Толмачев А.И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Ботан. журн. 1948. Т. 33, № 2. С. 161-180.

Толпышева Т.Ю. Влияние лишайников на видовой состав почвенных микроскопических грибов лишайниковых сосняков // Ботан. журн. 1979. Т.64, № 5. С. 705-709.

Толпышева Т.Ю. Влияние лишайников на микрофлору почв боров беломошников: (На прим. Кандалакшского заповедника): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Москва, 1980. 24 с.

Толпышева Т.Ю. К вопросу о влиянии лишайников на кислотность почвы // Экология и биология низших растений: Тез. докл. Всесоюз. симп. микологов и лишенологов Прибалт. сов. респ. и БССР. Минск, 17-19 нояб. 1982 г. Минск, 1982. С. 251-252.

Трасс Х.Х. Вопросы теоретического обоснования метода синузий и фитоценологии // Изучение растительного покрова о. Сааремаа. Тарту, 1964. С.82-111.

Трасс Х.Х. Лишайниковые синузии как компонент биогеоценозов (экосистем) // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965. С. 207-211.

Трасс Х.Х. Некоторые вопросы фитоценологического изучения лишайников // Уч. зап. Риж. ун-та. Ботаника. 1966а. Т.74, вып.2. С. 123-133.

Трасс Х.Х. О дискретности и непрерывности растительного покрова (краткий обзор проблемы) // Естественные кормовые угодья СССР. 1966б. С. 167-182. (Тр. МОИП; Т. 27).

Трасс Х.Х. Анализ лишенофлоры Эстонии: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Тарту, 1968. 38 с.

Трасс Х.Х. Полеотолерантность лишайников // Материалы 6 симп. микологов и лишенологов Прибалт. респ. Рига, 1971. Т. 1. С. 66-70.

Трасс Х.Х. Роль лишайников в природе // Жизнь растений. М., 1977. Т.3. С. 432-433.

Трасс Х.Х. Некоторые вопросы изучения лишайниковых синузий Арктики // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981а. С. 70-72.

Трасс Х.Х. Проблемы синузальной синтаксономии лишайниковых группировок // Флористические критерии при классификации растительности: Тез. докл. 6 Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Уфа, 1981б. С. 158-159.

Трасс Х.Х. Лихенологические заказники. Надо ли? // Экология и биология низших растений. Тез. докл. Всесоюз. симп. микологов и лихенологов Прибалт. сов. респ. и БССР. Минск, 17-19 нояб. 1982 г. Минск, 1982а. С. 252-253.

Трасс Х.Х. Частные методы лишайноиндикации // Биогеохимические аспекты криптоиндикации. Таллин, 1982б. С. 33-34.

Трасс Х.Х. Классы полеотолерантности лишайников и экологический мониторинг // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1985. С.144-159.

Турманина В.Н. Растительность как индикатор лавин, селей, оползней // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л., 1971. С. 92-96.

Уникальные территории в культурном наследии. М.: 1994. 216 с.

Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.-Л., 1965. Т.1. С. 251-254.

Урбанавичене И.Н. Лишайники Байкальского заповедника: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. СПб., 1997. 18 с.

Урбанавичене И.Н. Аннотированный список лишайников Байкальского заповедника // Новости систематики низших растений. 1998. Т. 32. С. 110-127.

Уткин В.В. Влияние выпаса и других факторов на растительность лесотундры // Тр. НИИСХ Сев. Зауралья. 1975. Вып. 18. С. 95-106.

Филиппова Л.М., Инсаров Г.Э. Задачи фонового экологического мониторинга и оптимизация системы наблюдений за биологическими объектами // Разработка и внедрение на комплексных фоновых станциях методов биологического мониторинга. Рига, 1983. Т. 2. С. 4-10.

Фирсова В.П. Особенности горного почвообразования на массивно-кристаллических породах в таежной зоне Урала // Материалы отчетной сессии лаборатории лесоведения и лесного почвоведения за 1967 г. Свердловск, 1968. С. 18-20.

Фирсова В.П., Дедков В.С. Почвы высоких широт горного Урала. Свердловск, 1983. 95 с.

Харючи Г.П. Традиции и инновации в культуре ненецкого этноса: (Вторая половина XX века). Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 228 с.

Хермансон Я., Пыстина Т.Н., Кудрявцева Д.И. Предварительный список лишайников Республики Коми. Сыктывкар, 1998. 136 с.

Чернядзева И.В. Растительность горных тундр северо-запада плото Путорана // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 6. С. 803-812.

Чернядзева И.В. Растительность гольцового пояса // Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 253-278.

Чертовской В.Г., Семенов Б.А., Цветков В.Ф. и др. Предтундровые леса.- М., 1987.- 168 с.

Чибилев А.А. Природное наследие и его содержание как стратегия выживания // Наука Урала. Свердловск, 1966. № 14. С. 3.

Чикишев А.Г. Природное районирование // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 305-349.

Шапиро. И.А. Влияние экологических факторов на ферменты азотного обмена у лишайников // Экология. 1979. № 6. С. 82-85.

Шапиро И.А. Об участии лишайников в круговороте азота // Биогеохимические аспекты криптоиндикации. Таллин, 1982. С. 50-51.

Шапиро И.А. Азотный обмен у лишайников и его регуляция // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 7. С. 834-844.

Шахов А.А. О степени использования летних пастбищ оленями в Ямало-Ненецком округе // Омская область. 1940. № 1. С. 29-32.

Шмакова Н.Ю., Кудрявцева О.В. Запас и структура фитомассы растительных сообществ горной тундры Хибин // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 6. С. 84-91.

Шуберт Р. Возможности применения растительных биоиндикаторов в биолого-технической системе контроля окружающей среды // Разработка и внедрение на комплексных фоновых станциях методов биологического мониторинга. Рига, 1983. Т. 2. С. 89-98.

Щелкунова Р.П. Делихенизация растительного покрова под влиянием хозяйственной деятельности человека на Таймыре // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. VII симп.. Петрозаводск, 1976а. С. 254-256.

Щелкунова Р.П. Закономерности распределения кормовых запасов на Таймыре // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. VII симп. Петрозаводск, 1976б. С. 257-258.

Щелкунова Р.П. Воздействие промышленности и транспорта на олени пастбища: (На прим. Таймыра) // География и природные ресурсы. 1992, № 4. С. 49-55.

Щербаков Ю.А. Из опыта изучения роли экспозиции в ландшафтоведении // Уч. зап. Перм. ун-та. 1970а. Вып. 240. С. 3-99.

Щербаков Ю.А. Поступление и отражение прямой солнечной радиации на неодинаково ориентированных склонах в разных условиях // Уч. зап. Перм. ун-та. 1970б. Вып. 240. С. 100-133.

Щербаков Ю.А., Кириллова Г.К. О роли адвективной экспозиции в формировании климатических различий склонов // Уч. зап. Перм. ун-та. 1970. Вып. 240. С. 134-149.

Щербакова Т.А. О роли лишайников в лесных биогеоценозах // Природа болотно-лесных систем Карелии и пути ее освоения. Петрозаводск, 1982. С. 52-73.

Щукина О.Е. О климатических факторах формирования ландшафтной поясности в горных странах // Известия ВГО. 1960. Т.92, вып.1. С. 16-23.

Экологические проблемы индустрии туризма на Приполярном Урале / Сост. В.С. Дедков. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2002. 176 с.

Экология Ханты-Мансийского автономного округа. Тюмень: Софтдизайн, 1997. 288 с.

Южаков А.А., Мухачев А.Д. Этническое оленеводство Западной Сибири: ненецкий тип. Новосибирск, 2001. 112 с.

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

Юрпалов С.Ю., Логинов В.Г., Магомедова М.А., Богданов В.Д. Традиционное природопользование в условиях промышленной экспансии: (На прим. Ямало-Ненец. автоном. окр.). Препр. Екатеринбург, 2001б. 53 с.

Юрпалов С.Ю., Логинов В.Г., Магомедова М.А., Богданов В.Д. Традиционное природопользование в условиях промышленной экспансии: (На прим. Ямало-Ненецкого автономного округа) // Биологические ресурсы и устойчивое развитие: Тез. докл. междунар. науч. конф. Пушино. 30 окт.-3 нояб. 2001. М., 2001в.

Юрпалов С.Ю., Логинов В.Г., Магомедова М.А., Морозова, Л.М. Факторы экологического риска в оленеводстве в условиях развития газодобывающей промышленности // Экологический риск – 2001: Докл. Второй Всерос. конф.. 18-21 сентяб. 2001. Иркутск, 2001г. С. 112-117.

Ярг Л.А. Изменение физико-механических свойств пород при выветривании. М.: Недра, 1974. 142 с.

Ярилова Е.Н. Роль литофильных лишайников в выветривании массивно-кристаллических пород // Почвоведение. 1947. № 9. С. 533-548.

Ярошенко П.Д. Геоботаника. М.: Просвещение, 1969. 200 с.

Adamo P., Violante P. Weathering of volcanic rocks from Mt. Vesuvius associated with lichen *Stereocaulon vesuvianum* // *Pedobiologia*. 1991. Vol. 35. P. 209-217.

Adams D. B., Risser P.G. Some factors, influencing the frequency of bark lichens in north central Oklahoma // *Amer. J. Bot.* 1971. Vol. 58, № 8. P. 752-757.

Aghamiri R., Schwartzman D.W. Weathering rates of bedrock by lichens: a mini watershed study // *Chemical Geology.* 2002. Vol. 188. P. 249-259.

Ahmadjian V. Lichens // *Ann. Rev. Microbiol.* 1965. Vol. 19. P. 1-20.

Ahmadjian V. Adaptations of Antarctic terrestrial plant // *Antarctic Ecology.* 1970. Vol. 2. P. 801-811.

Ahmadjian V. *The lichen symbiosis.* New York: John Wiley & Sons, Inc., 1993. 250 p.

Ahmadjian V. Lichens are more important than you think // *BioScience.* 1995. Vol. 45. P. 124.

Ahti T., Oksanen J. Epigeic lichens of taiga and tundra regions // *Vegetatio.* 1990. Vol. 86. P. 39-70.

Aitken R.D. The effect of slope exposure upon the climate and vegetation of a hill near Maritzburg // *S.Afr. J. Sci.* Vol. 19. P. 207-217.

Almborn O. *Distribution and ecology of some South scandinavian lichens.* Lund, 1948. 252 p.

Almborn O. *Lavvegetation och lavflora pa Hallands Vadero (S. Sweden)* // *Kungl. Svenska Vetens akad. Avhandlingar i Naturskyddsarenen.* 1955. Vol. 11. P. 1-92.

Alvin K. L. Observation on the lichen ecology of south haven Peninsula Studland Hath, Dorset // *J. Ecology.* 1960. Vol. 48, № 2. P. 331-339.

An ecological framework for environmental impact assessment in Canada / Ed. G.E. Beanlands, P. N. Duinker. Canada, Halifax: Dalhouse University, 1983. 132 p.

Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic // *The Bryologist,* 1996. P. 137-169.

Andreas J. T., Webber P.J. A lichenometrical study of the north-western margin of the Barnes Ice Cap: a geomorphological technique // *Geogr. Bull.* 1964. Vol. 22. P. 80-104.

Andrews J.T., Webber P.J. A review of lichenometry and the dating of weathered rock surfaces in the High Cordillera // The Geological Survey of Wyoming. Report of Investigations // Applied Geology and Archaeology: The Holocene history of Wyoming. 1974. N 10. P. 65-70.

Aptroot A., James P.W. Monitoring lichens on monuments // Monitoring with lichens - Monitoring lichens. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 239-254.

Arino X., Ortega-Caivo J.J., Gomez-Bolea A., Saiz-Jimenez C. Lichen colonization of the Roman pavement at Baelo Claudia (Cadiz, Spain): Biodeterioration vs. bioprotection // Sci. Total Environ. 1995. Vol. 167. P. 353-363.

Armstrong R. A. The descriptive ecology of saxicolous lichens in an area of South Merionethshire, Wales // J. Ecology. 1974. Vol. 62, № 1. P. 33-45.

Armstrong R.A. The response of lichen growth to transplantation to rock surfaces of different aspect // New Phytologist. 1977. Vol. 78. P. 473-478.

Armstrong R.A. Competition between three saxicolous species of *Parmelia* (lichens) // New Phytologist. 1982. № 21. P. 115-120.

Armstrong R.A. Competition between three lichen species using a factorial experimental design // New Phytologist. 1986. № 104. P. 637-641.

Ascaso C., Galvan J. Studies on the pedogenetic action of the lichen asides // Pedobiologia. 1976. Vol.16, № 5.

Ascaso C., Galvan J., Rodriguetz-Pascual C. The weathering of calcareous rocks by lichens // Pedobiologia. 1982. Vol. 24. P. 219-229.

Assessment system for environment and industrial activities in Svalbard / R. Hansson, P. Prestrud, N.A. Oritsland (eds). Norway, Oslo: Norwegian Polar Research Institut, 1990. 267 p.

Azuaga T., Barbero M., Gomes-Bolea A. The lichen genus *Cladonia* Hill ex Browne and its lichenicolous fungi in the alpine belt from Andorra (Pyrenees) // The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium. Barcelona, 2000. P. 86.

Bachmann E. Die Rhizoidenzone Granitbewohnen der Flechten // *Jahrb. Wiss. Bot.* 1907. Vol. 44. P. 1-5.

Bachmann E. Die Beziehungen der Keiselflechten zu ihrem Unterlage. III. Granit and Quartz // *Ber. Deut. Bot. Ges.* 1911. Vol. 27. P. 261-273.

Banfield J.E., Barker W.B., Welch S.A., Tauton A. Biological impact on mineral dissolution: application of the lichen model to understanding mineral weathering in the rhizosphere // *Proc. Acad. Sci.* 1999. Vol. 96. P. 3404-3411.

Barkman J.J. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes.* Assen: van Gorcum, 1958. 628 p.

Barbalic L. Beitrag zur Kenntnis der Einwirkung von L-Usninsäure auf höhere Pflanzen // *Qualitas Plant et Mater. Vegetabiles.* 1967. Vol. 9, № 3.

Barrett P.E., Tomson J.W. Lichens from a high arctic coastal lowland, Devon Island, N.W.T. // *Bryologist.* 1975. Vol. 78. P. 160-167.

Barri R.G., Courtin G.M., Labine C. *Tundra climates* // Bliss L.C., Heal O.W., Moore J.J. (eds) *Tundra ecosystems: A comparative Analysis.* Cambridge: Cambridge University Press, 1981. P. 81-114.

Beget J. Tephrochronology, lichenometry and radiocarbon dating at Gulkana Glacier, central Alaska Range, USA // *The Holocene.* 1994. Vol. 4. P. 307-313.

Benedict J. B. Recent glacial history of an alpine area in the Colorado Front Range, U.S.A. I. Establishing a lichen-growth curve // *J. Haeol.* 1967. Vol. 6. P. 817-832.

Benedict J. B. Recent glacial history of an alpine area in the Colorado Front Range, U.S.A. II. Dating the glacial deposits // *J. Haeol.* 1968. Vol. 7. P. 77-84.

Berg B., Staaf H. Decomposition rate and chemical changes of Scots pine needle litter. II. Influence of chemical composition: Structure and functions of northern coniferous forests. An ecosystem study // *Ecol. Bull.* 1980. Vol. 32. P. 373-390.

Berner L. Combien faut-il de temps aux lichens et aux mousses corticoles pour occuper une surface neuve // *Rev. briol. et lichenol.* 1973. Vol. 39, № 3. P. 473-477.

Beschel R. E. Individuum und Alter bei Flechten // *Phyton*. 1955. Bd. 6, № 1-2. S. 60-68.

Beschel R. E. A project to use lichens as indicators of climate and time // *Arctic*. 1957. Vol. 10, № 1. P. 1-60.

Beschel R. E. Lichenometrical studies in West Greenland // *Arctic*. 1958a. Vol.11, № 4. 254 p.

Beschel R. E. Ricerche lichenometriche sulle morene del Gran Paradiso // *Nuovo giorn. Bot. Ital. N.S.* 1958b. Vol. 65, № 3. P. 538-591.

Beschel R. E. Glacier foreland succession in West Greenland // *Proc. 9th Int. Bot. Congress. Montreal, 1959*. Vol. 2. P. 29-30.

Beschel R. E. Dating rock surface by lichens growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry) // *Geology of the Arctic*. 1961. Vol. 2. P. 1044-1062.

Beschel R.E. Observation on the time factor in interactions of permafrost and vegetation // *Proc. First Can. Conf. of permafrost, Nat. Research Council Can., Assoc. Committee on Soil and Snow Mech. Tech. Mem.* 1963. № 76. P. 43-56.

Beschel R. E. Lichens as a measure of age of recent moraines // *Arct. Alp. Res.* 1973. Vol. 5. P. 303-310.

Beschel R. E., Weidick A. Geobotanical and geomorphological reconnaissance in West Greenland // *Arct. Alp. Res.* 1973. Vol. 5. P. 311-320.

Billings W.D. Challenges for the future: arctic and alpine ecosystems in a changing world // *Global change and arctic terrestrial ecosystems*. New York: Springer-Verlag, 1997. P. 1-18.

Billings W.D., Bliss L.C. An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plant development, and productivity // *Ecology*. 1959. Vol. 40. P. 388-397.

Bird C.D., Marsh A.H. Phytogeography and ecology of lichen family Cladoniaceae in South-Western Alberta // *Can. J. Bot.* 1972. Vol. 50, № 5. P. 915-933.

Bird C.D., Marsh A.H. Phytogeography and ecology of lichen family Parmeliaceae in South-western Alberta // *Can. J. Bot.* 1973a. Vol. 51, № 1. P. 261-288.

Bird C.D., Marsh A.H. Phytogeography and ecology of lichen family Umbilicariaceae in Southern Alberta // *Can. J. Bot.* 1973b. Vol. 51, № 11. P. 2169-2175.

Birkeland P. W. Use of relative age-dating methods in a stratigraphic study of rock glacial deposits, Mt. Sopris, Colorado // *Acct. Alp. Res.* 1973. Vol. 5, № 4. P. 401-416.

Bliss L.C. A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras // *Ecol. Monogr.* 1956. Vol. 26, № 4. P. 303-337.

Bliss L.C. A, Hadly E.B. Photosynthesis and respiration of alpine lichens // *Am. J. Bot.* 1964. Vol. 51, № 8. P. 870-874.

Bliss L.C. North American and Scandinavian tundras and polar deserts // L. C. Bliss, D.W. Heal, J.J. Moore (eds). *Tundra ecosystems: a comparative analysis.* Cambridge: Cambridge University Press, 1981. P. 8-24.

Bliss L.C. Arctic ecosystems of North America // F.E. Wielgolaski (ed.) *Ecosystems of the world. 3: Polar and alpine tundra.* Amsterdam: Elsevier Science, 1997. P. 551-683.

Bliss L.C., Henry G.H.R., Svoboda J., Bliss D.I. Patterns of plant distribution within two polar desert landscapes // *Arctic and Alpine Research.* 1994. Vol. 26, № 1. P. 46-55.

Blum O. B. Water relation // *The lichens.* New York; London, 1973. P. 381-400.

Boertje R. Seasonal diets of the Denali caribou herd // *Arctic.* 1984. Vol. 37. P. 161-165.

Böcher T.W. Phytogeography of Middle West Greenland // *Meddr. Gronland.* 1963. Vol. 148, № 3. P. 1-339.

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. Moscow: Nauka, 1990. P. 2. P. 75-82.

Bolshakov V.N., Kryazhimsky 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.

Brodo I. Substrate ecology // The lichens. New York; London, 1973. P. 401-441.

Brown D.H., Avalos A., Miller J.E., Bargagli R. Interactions of lichens with their mineral environment // Cryptogamic Botany. 1994. Vol. 5. P. 135-142.

Brown R., Mikola P. The influence of fruticose lichens upon the mycorrhizae and seedling growth of forest trees // Acta forestalia fennica. 1974. Vol. 141. P. 1-23.

Büdel B., Scheidegger C. Thallus morphology and anatomy // Lichen biology. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. P. 37-64.

Bull W.B., Schiter P., Brogaard S. Lichenometric analyses of Karkerieppe slush-avalanche fan. Karkevagge, Sweden // Geografiska annaler. 1996. Vol. 77A. P. 231-240.

Calkin P.E., Ellis J.M. A lichenometric dating curve and its application to Holocene glacier studies in the central Brooks Range. Alaska // Arctic and Alpine Research. 1980. Vol. 12. № 3. P. 245-264.

Calkin P.E., Kaufman D.S., Przybyl B.J., Whitford W.B., Peck B.J. Glacial regimes, periglacial landforms, and Holocene climate change in the Kigluak Mountains, Seward Peninsula, Alaska, U.S.A. // Arctic and Alpine Research. 1998. Vol. 30, № 2. P. 154-165.

Canters K.J., Schöller H., Ott S., Jahns H.M. Microclimatic influences on lichen distribution and community development // Lichenologist. 1991. Vol. 23. P. 237-252.

Carcia-Rowe J., Saiz-Jimenez C. Lichens and bryophytes as agents of deterioration of building material in Spain cathedrals // *Int. Biodeterior.* 1991. Vol. 28. P. 151-163.

Carrara P.E., Andreus J.T. Problems and application of lichenometry to geomorphic studies, San Julian Mountains, Colorado // *Arctic and Alpine Research.* 1973. Vol. 5, № 4. P. 373-384.

Caseldine C., Baker A. Frequency distribution of *Rhizocarpon geographicum* s.l., modelling, and climate variation in Tröllaskagi, Northern Island // *Arctic and Alpine Research.* 1998. Vol. 30, № 2. P. 175-183.

Chachak M., Jones C.G., Granot Y. Herbivory in rocks and the weathering of a desert // *Science.* 1987. Vol. 236. P. 1098-1099.

Chen J., Blume H.P., Beyer L. Weathering of rocks induced by lichen colonization – a review // *Cattena.* 2000. Vol. 39. P. 121-146.

Churchill E.D., Hanson H.C. The concept of climax in arctic and alpine vegetation // *Bot. Review.* 1958. Vol. 24, № 2-3. P. 127-191.

Clements F.E. *Plant succession and indicators.* N.Y.: Hafner press, 1973. 453 p.

Clauzade G., Rondon E. Aperçu sur la végétation lichénique alpine dans la région Lautaret et du galibier // *Rev. Bryol. et Lichenol.* 1959. Vol. 28.

Cochran M.D., Berner R.A. Promotion of chemical weathering by higher plants field observation on Hawaiian basalts // *Chem. Geol.* 1996. Vol. 132. P. 71-77.

Conti M.E., Ceccetti G. Biological monitoring: lichens as bioindicators of air pollution assessment – a review // *Environ. Pollut.* 2001. Vol. 114. P. 471-492.

Cooper D.J. Alpin-arctic tundra vegetation of the Arrigetch Creek Valley, Brooks Range, Alaska // *Phytocenologia.* 1986. Vol. 14, № 4. P. 467-555.

Cooper D.J., Rudolph W.S. The role of lichens in soil formation and plant succession // *Ecology.* 1953. Vol. 34, № 4. P. 805-807.

Cooper E., Smith F.M., Wookey P.A. Increase rainfall on Svalbard will ameliorate the growth of damaged foliose lichen thalli // *The Fourth IAL*

Symposium: Progress and Problems in Lichenogy at the Turn of the Millennium. Barcelona, 2000. P. 57-58.

Cooper E., Smith F.M., Wookey P.A. Increase rainfall ameliorates the growth of damaged High Arctic foliose lichens // *Symbiosis*. 2001. Vol. 31. P. 153-171.

Cooper E.J., Wookey P.A. Field measurements of the growth rates of foliose lichens, and the implications of grazing by Svalbard reindeer // *The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenogy at the Turn of the Millennium*. Barcelona, 2000. P. 54.

Cornelissen J.H.C., Callaghan T.V., Alatalo J.M. et. al. Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? // *Journ. of Ecology*. 2001. Vol. 89. P. 984-994.

Crittenden P.D. The role of lichens in the nitrogen economy of subarctic woodlands: nitrogen loss from the nitrogen-fixing lichen *Stereocaulon paschale* during rainfall // *Nitrogen as an ecological factor*. Oxford: Blackwell, 1983. P. 43-68.

Crittenden P.D. Nitrogen relations of mat-forming lichens // *Nitrogen, Phosphorus and Sulphur Utilisation by fungi*. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. P. 243-268.

Crittenden P.D., Kershaw K.A. Studies on lichen dominated systems. XXII. The environmental control of nitrogenase activity *Stereocaulon paschale* in spruce-lichen woodland // *Can. J. Bot.* 1978. Vol. 57. P. 236-254.

Culberson W.L. Qualitative and quantitative studies on the distribution of corticolous lichens and bryophytes in Wisconsin // *Lloydia*. 1955a. Vol. 18, № 1.

Culberson W.L. The corticolous communities of lichens and bryophytes in the upland forests of northern Wisconsin // *Ecol. Monogr.* 1955b. Vol. 25, № 2. P. 215-231.

Culberson W.L. Chemosystematics and ecology of lichen-forming fungi // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1970, № 1. P. 153-170.

Culberson C.F., Culberson W.L., Johnson A. Second supplement to "Chemical and Botanical Guide to Lichen Products. St. Louis, 1977. 400 p.

Danell K, Utsi P.M., Palo R.T., Eriksson O. Food plant selection by reindeer during winter in relation to plant quality // *Ecogeography*. 1994. Vol. 17. P. 153-158.

Daniëls F.J.A. Vegetation of the Angmagssalik District, Southeast Greenland. VI. Shrub, dwarf shrub and terricolous lichens // *Meddr. Gronland, Bioscience*. 1982. Vol. 10. P. 1-78.

Degelius G. The lichen flora of calcareous substrata in Southern and central Nordland (Norway) // *Acta Horti Moteburg*. 1955. Vol. 20, № 1-2. P. 35-56.

De los Rios A., Wierzchos J., Ascaso C. Microhabitats and chemical microenvironments under saxicolous lichens growing on granite // *Microb. Ecol*. 2002. Vol. 43. P. 181-188.

Denton G.H., Karlen W. Lichenometry: its application to Holocene Moraine studies in Southern Alaska and Swedish Lapland // *Arct. Alp. Res*. 1973. Vol. 5. P. 347-372.

De Sloover J.R. Vegetaux epiphytes et pollution de l'air // *Rev. Quest. Scient*. 1964. Vol. 25. P. 531-561.

Dodge C.W. Lichens // *Monogr. Biol*. 1965. Vol. 15. P. 194-200.

Du Riets G.E. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie / Akademische Abhandlung. Acad. Abhandl. Uppsala; Wein. 1921. 267 p.

Du Riets G.E. Zur Vegetationsökologie der ostschwedischen Küstenfelsen // *Beihefte zum Bot. Centralblatt*. 1932. Vol.49. P. 61-112.

Du Riets G.E. Om fattigbarc - och rikbarksamhallen // *Svensk. Bot. Tidskr*. 1945. Vol. 39. № 1. P. 147-150.

Du Riets G.E. Biozoenosen und Synusien in der Pflanzensoziologie // *Biozoologie*. Haag. 1965. P. 23-39.

During H.J. Ecological classification of bryophytes and lichens // *Bryophytes and lichens in changing environment*. Oxford, 1992. P. 1-31.

Duvigneaud P. Les association epiphytiques de la Belgique // Bull.Soc. Roy. Belg. 1942. Vol. 74. P. 32-52.

Egea J.M., Llimona X. The lichen communities of the non-volcanic siliceous rocks in SE Spain // Acta botanica Barcinonensia. 1987. Vol. 36. P. 1-123 .

Elvebakk A. Higher phytosociological syntaxa on Svalbard and their use in subdivision of the Arctic // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 5. № 3. P. 273-284.

Esken D. L., Ting L.P. Nitrogen fixation by legumes and blue-green algal-lichen crusts in a Colorado desert environment // Amer. J. Bot. 1978. Vol.65, № 8. P. 850-856.

Fabirzevski J. East Canadian peat bog ecosystems and the biological role of the lichens // Phytocenosis. 1975. Vol.4. P. 1-94.

Farrar J.F. A method for investigating lichen growth rates and succession // Lichenologist. 1974. Vol. 6. P. 151-155.

Farrar J.F. The lichens as an ecosystems: observation and experiment // Lichenology: progress and problems. London; New York: Acad. Press, 1976. P. 385-406.

Felfoldy L. A debreceni Nagyerdo epiphyta vegetacioja // Acta geobot. Hung,1941. Vol. 4, № 1. P. 332-349.

Felfoldy L. A varosi levego hatasa az epiphyton-zuzmovegetaciokra Debrecenben // Acta geobot. Hung. 1942. Vol. 4. P. 332-349.

Fletcher A.A. a method for estimating the dry weight of crustaceous saxicolous lichens // Lichenologist. 1972. Vol. 5, № 3-4. P. 314-316.

Foote K.G. The vegetation of lichens and bryophytes on limestone outcrops in the Driftless area of Wisconsin // Bryologist. 1966. Vol. 69, № 3. P. 265-292.

Forbes B.C. Cumulative impacts of vehicle traffic on high arctic tundra: soil temperature, plant biomass, species richness and mineral nutrition // Nordicana. 1998. Vol. 57. P. 269-274.

Forbes B.C., Ebersole J.J., Strandberg B. Anthropogenic disturbance and patch dynamics in circumpolar arctic // Conserv. biol. 2001. Vol. 15. № 4. P. 954-969.

Forbes B.C., Sumina O.I. Comparative ordination of low Arctic vegetation recovering from disturbance: recoclining two contrasting approaches for field data collection // Arctic, Antarctic and Alpine Research. 1999. Vol. 31. № 4. P. 389-399.

Fos S., Calatayud A., Guera A., Barreno E. Bioclimatological influence on the floristic composition of epiphytic lichen communities on *Quercus suber* L. in Spain // The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium. Barcelona, 2000. P.71.

Frey E. Die Flechtengesellschaften der Alpen. Vorläufige Mitteilung // Ber. Geobot. Inst. Rubel, 1932. 1933. P. 36-51.

Frey E. Die Flechtenvegetation des Hetschesservates und seiner Umgebun // Bull. Murthienne Soc. Valais Sci. Natur St. Maurice. 1937. Vol. 54.

Frey E., Ocshner F. Contribution a la Connaissance de la Vegetation lichenique et muscinale. II. La vegetation epiphytique. Etudes phytosociologiques en Auvergne. Arvenia. 1926. Vol. 2.

Friedmann E.I. Endolithic microorganisms in the Antarctic cold desert // Science. 1982. Vol. 215. P. 1045-1053.

Friedman E.I. Microorganisms in the Antarctic desert: a mode for possible life on early Mars // Antarctic challenge II: Conflicting Interests, Cooperation, Environmental protection, Economic development: Proceedings of Interdisciplinary Sym. Berlin: Dunker; Humboldt, 1985. P. 445-450.

Friedman I.E., Weed R. Microbial trace-fossil formation, and abiotic weathering in the Antarctic cold desert // Science. 1987. Vol. 236. P. 703-705.

Fry E.J. A suggested explonation of the mechanical action of lithophytic lichens on rocks (shale) // Ann.Bot. (London). 1924. Vol. 38. P. 175-196.

Fry E.J. The mechanical action of corticolous lichens // Annales of Botany. 1926. Vol. 40. P. 397-417.

Fry E.L. The mechanical action of crustaceous lichens on substrata of schale, schist, gneiss, limestone and obsidian // Ann. Bot. 1927. Vol. 40. P. 437-460.

Gaare P., Scogland T. Wild reindeer food habitat and range use at Hardangervidda // *Ecological studies. Analyses and synthesis*. Berlin: Springer-Verlag, 1975. Vol. 17. Fennoscandian tundra ecosystems. P. 2. P. 195-205.

Gaare E., Tommervik H. Are the reindeer pastures at Finnmarksvidda overgrazed? // *The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium*. Barcelona, 2000. P. 130.

Galloway D.J. Biogeography and ancestry of lichens and other ascomycetes // *Ascomycet Systematics. Problems and perspectives in the Nineties*. New York: Plenum, 1994. P. 175-184.

Gannutz T.P. Effects of environmental extremes on lichens // *Met. Soc. Bot. France*. 1969. P. 169-179.

Garty J., Gal M., Galun M. The relationship between physicochemical soil properties and substrate choice of "multisubstrate" lichen species // *Lichenology*. 1974. Vol. 6. P. 146-150.

Garty G., Galun M. Selectivity in lichen-substrate relationships // *Flora*. 1974. Vol. 163, № 6. P. 530-534.

Gassmann A., Ott S. Adaptive system between lichens, phanerogams and abiotic factors in a high mountain region in Norway // *The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium*. Barcelona, 2000. P. 58

Gerson U., Seaward M.R.D. Lichen-invertebrate associations // *Lichen ecology*. London; New York: Acad. Press, 1979. P. 69-119.

Getsen M.V., Kostyaev V.Ja., Patova E.N. Role of nitrogen-fixing // Crawford R.M.M. (ed.) *Disturbance and Recovery in Arctic Lands*. Netherland: Kluwer Acad. Publ.. 1997. P. 135-150.

Golovnev A. V., Osherenko G. *Siberian survival: the Nenets and their story*. Ithaca; London, 1999. 176 p.

Gordon J.E., Sharp M.J. Lichenometry in dating recent deposits, south-east Iceland // *Boreas*. 1983. Vol. 12. P. 191-200.

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley; Sons, Ltd. The Pitman Press, Bath. 1979. 222 p.

Haeberli W., King L., Flotron A. Surface movement and lichen-cover studies at the active rock glacier near the Grunbengletscher, Wallis, Swiss Alps // Arctic and Alpine Research. 1979. Vol. 11, № 5. P. 421-441.

Haines F.N. Lichens // Viewpoints Biol. 1964. Vol. 3. P. 64-115.

Hale M.E. Vertical distribution of cryptogams in a virgin forests in Wisconsin // Ecology. 1952. Vol. 33, № 3. P. 398-406.

Hale M.E. Phytosociology of corticolous cryptogams in the upland forests of Southern Wisconsin // Ecology. 1955. Vol. 36, № 1. P. 45-63.

Hale M.E. Studies on lichen growth rate and succession // Bull. Torrey Bot. Club. 1956a. Vol. 86. P. 126-129.

Hale M.E. Studies on the chemistry and distribution of North American lichens // Bryologist. 1956b. Vol. 59, № 2. P. 114-117.

Hale M.E. Vertical distribution of cryptogams in a Red Maple Swamp in Connecticut // Bryologist. 1965. Vol. 68, № 2. P. 193-197.

Hale M.E. The biology of the lichens. 2nd ed. Baltimor: Edward Arnold, 1974. 181 p.

Hansen E.S. Notes to vertical distribution of lichens on three mountains in the Angmagssalik district, South-East Greenland // Bot. Tidskrift. 1978. Vol. 73, № 1. P. 55-61.

Hansen K. Lichens in South Greenland. Distribution and ecology // Meddr Gronland. 1971. Vol. 178, № 6. P. 1-84.

Hanson H.C. Characteristics of some grassland, march, and other plant communities in Western Alaska // Ecological monographs. 1951. Vol.21, № 4. P. 317-378.

Hanson H.C. Vegetation types in northwestern Alaska and comparisons with communities in other Arctic regions // Ecology. 1953. Vol. 34, № 1. P. 111-140.

Harper, K.T. Pendleton, R.L. Cyanobacteria and cyanolichens: can they enhance availability of essential minerals for higher plants? // *Great Basin Nat.* 1993. Vol. 53. P. 59-72.

Harris G. P. The ecology of corticolous lichens. I. The zonation on oak and birch in South Devon // *J. of Ecology.* 1971a. Vol. 59, № 2. P. 431-439.

Harris G. P. The ecology of corticolous lichens. II. The relationship between physiology and the environment // *J. of Ecology.* 1971b. Vol. 59, № 2. P. 441-452.

Hawksworth D.L. Lichens as litmus for air pollution: a historical review // *International Journal of Environmental Studies.* 1971. Vol. 1. P. 281-296.

Hawksworth D.L. The variety of fungal- algal symbioses, their evolutionary significance and the nature of lichens // *Botan. J. Linnean Soc.* 1988. Vol. 96, № 1. P. 3-20.

Hawksworth D.L., Chater A.O. Dynamics and equilibrium in a saxicolous lichen mosaic // *Lichenologist.* 1979. Vol. 11. P. 75-80.

Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C., Pegler D.N. *Dictionary of the Fungy.* CAB International, 1995. 616 p.

Hawksworth D.L., Rose F. Lichens as pollution monitors // *Studies in biology.* 1976. № 66. P. 1-60.

Haynes F.N., Morgan D.L., Hums K. The importance of field studies in determining the factors influencing the occurrence and growth of lichens // *Lichenologist.* 1970. Vol. 4. P. 362-368.

Helle T. Foraging behavior of the semi-domesticated reindeer in relation to snow in Finnish Lapland // *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 1984. Vol.19. P. 35-47.

Heilmann A., Sharp A. J. A probable antibiotic effect of some lichens on bryophytes // *Rev. Bryol. et Lichenol N. Z.* 1963. Vol. 32. № 1-4. P. 1-215.

Henriksson E. Sumi B. Nitrogen fixation by lichen // *Oikos.* 1971. Vol. 22. P. 199-211.

Hilitzer A. Etude sur la vegetation epiphyte de la Boheme // *Publ. Fac. Sci. Univ. Charles, Prag.* 1925. Vol. 41. P. 1-202.

Hill D.J. The succession of lichens on gravestones: a preliminary investigation // *Cryptogamic Botany*. 1994. Vol. 4. P. 179-186.

Hitch C.J.B., Stewart W.D. P. Nitrogen fixation by lichens in Scotland // *New Phytologist* 1973. Vol. 72, № 3. P. 509-524.

Holland, P.G., Steyn, D.G. Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect // *J. Biogeogr.* 1975. Vol. 2, № 3. P. 179-183.

Hopkins A.D. The bioclimatic law // *Mon. Weath. Rev US Dep. Agric.* 1920. Vol. 48. P. 1-355.

Hosokawa T., Omura M., Nishihara Y. Social units of the epiphytic communities in forests // *PaP. Comm. 8me Congr. Int. Bot. Paris, 1953. Sect. 7. P. 11-16.*

Hovenden M.J., Seppelt R.D. Exposure and nutrients as delimiters of lichen communities in continental Antarctica // *Lichenologist*. 1995. Vol. 27. P. 505-516.

Hrapko J.O., LaRoi G.H. The alpine tundra vegetation of Signal Mountain, Jasper National Park // *Can. J. Bot.* 1978. Vol. 56. P. 309-332.

Humboldt A. Die distribution geographica plantarum, secundum coeli temperiem et altitudinem montium. Prolegomena. Paris, 1817.

Hurka H., Fuch H., Treb A. Quantitative analyse der flechtenvegetation entlang der geplanten Bodensee autobahn bei Tübingen // *Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengeogr.* 1974. Bd. 94, № 3. S. 413-436.

Innes J.L. Size frequency distribution as a lichenometric technique: an assessment // *Arctic and Alpine Research*. 1983. Vol. 15, № 3. P. 285-294.

Innes J.L. The use of percentage cover values in lichenometric dating // *Arctic and Alpine Research*. 1986. Vol. 18, № 2. P. 209-216.

Insarov G., Schroeter B. Lichen monitoring and climate change // *Monitoring with lichens - Monitoring lichens*. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 2002. P. 183-201.

Iscander I., Syers J. Metal-complex formation by lichen compounds // *J. Soil. Sci.*, 1972. Vol. 23, № 3. P. 255-265.

Isernant R., De Sloover J.R. Le concept de bioindicateur // Mem. Soc. Roy. Bot. Belg. 1976. Vol. 7. P. 15-24.

Jacks G. The role of organisms in early stage of soil formation // Experimental Pedology. Butterworth; London, 1965. P. 219-226.

Jackson T.A. A study of the ecology of pioneer lichens, mosses and algal on recent Hawaiian lava flows // Pacif. Sci. 1971. Vol. 25, № 1. P. 22-32.

Jackson T.A., Keller W.D. A comparative study of the role of lichens and “inorganic” process in the chemical weathering of recent Hawaiian lava flows // Amer. J. Sci. 1970. Vol. 269. P. 446-466.

Jones D., Wilson M.J. Chemical activity of lichens on mineral surface – a review // Int. Biodeterior. 1985. Vol. 21. P. 99-104.

John E.A. As assessment of the role of biotic interactions and dynamic processes in the organization of species in a saxicolous lichen community // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 2025-2037.

John E.A. Fine scale patterning of species distribution in a saxicolous lichen community at Jonas rockslide, Canadian Rocky Mountines // Holarctic Ecology. 1990. Vol. 13. P. 187-194.

John E.A., Dale M.R.T. Environmental corellates of species distribution in saxicolous lichen community //J. Veget. Sci. 1990. Vol.1, № 3. P. 385-392.

Jonasson S. Plant communities and spesies distribution of low alpine Betula and heath in nothernmost Sweden // Vegetatio. 1981. Vol. 44. P. 51-64.

Jones D., Wilson M.J. Chemical activity of lichens on mineral surfaces – e review // Int. Biodet. 1985. Vol. 21. P. 99-104.

Kalgutcar R.M., Bird C.D. Lachens found on *Larix lyallii* and *Pinus albicaulis* in Southwestern Alberta, Canada // Canad. J. Bot. 1969. Vol. 47, № 5. P. 627-648.

Kappen N. G. L. Response to extrem environments // The lishens. Acad. Press. New York; London, 1973. P. 310-380.

Kappen L., Friedmann E.I., Garty J. Ecophysiology of lichens in the Dry Valleys of Southern Victoria Land, Antarctica. I. Microclimate of cryptoendolithic lichen habitat // *Flora*. 1981. Vol. 171. P. 216-235.

Kappen L., Lange O.L. The cold resistance of phycobionts from macrolichens of various habitats // *Lichenologist*. 1970. Vol. 4. P. 289-293.

Kappen N. G., Lange O.L. Die Kalteresistenz einiger Makrolichenen // *Flora*. 1972. Vol. 161, № 1. P. 1-29.

Kappen L., Schroeter B., Hestmark G., Winkler J.B. Field measurements of photosynthesis of umbilicarioid lichens in winter // *Botanica Acta*. 1996. Vol. 109. P. 292-298.

Karenlampi L. The successions of the lichen vegetation on the rocky shore geolithral and adjacent parts of the epilittoral in the southwestern archipelago of Finland // *Annales botanici Fennici*. 1966. Vol. 3, № 4. P. 79-85.

Karenlampi L. Studies on the relative growth rate of some fruticose lichens // *Reports Kevo Subarctic Research Station*. 1971. Vol. 7. P. 33-39.

Kauppi M. The gathering of lichens as a trade // *Aquila Series Bot.* 1993. Vol. 31. P. 89-91.

Keever C., Oosting H.G., Anderson L.E. Plant succession on exposed granite of rocky Face mountain, Alexander Country, North Carolina // *Bull. Torrey Bot. Club*. 1951. Vol. 78. P. 401-421.

Kennedy A.D. Antarctic fellfield response to climate change: a tripartite synthesis of experimental data // *Oecologia*. 1996. Vol. 107. P. 141-150.

Kershaw K.A. Preliminary observation of the distribution and ecology of epiphytic lichens in Wales // *Lichenologist*. 1964. Vol. 2, № 3. P. 263-276.

Kershaw K.A. Studies on lichen dominated systems. XIV. The comparative ecology of *Alectoria nitidula* and *Cladina alpestris* // *Can. J. Bot.* 1975. Vol. 53. P. 393-410.

Kershaw K.A. The role of lichens in Boreal Tundra. Transition Areas // *Bryologist*. 1978. Vol. 81, № 2. P. 294-306

Kershaw K.A. The thermal operating-environment of a lichen // *Lichenologist*. 1983. Vol. 15. P. 191-207.

Kershaw K.A. *The physiological ecology lichens*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.

Kershaw K.A., Larson D.W. Studies on lichen dominated systems. IX. Topographic influences on microclimate and species distribution // *Can. J. Bot.* 1974. Vol. 52, № 8. P. 1935-1945.

Kershaw K.A., Rouse W.R. Studies on lichen dominated systems. II. The growth pattern of *Cladonia alpestris* and *Cladonia rangiferina* // *Can. J. Bot.* 1971. Vol. 49. P. 1401-1410.

Kershaw K.A., Rouse W.R. Studies on lichen dominated systems. Vol. A primary survey of a raised-beach system in northwestern Ontario // *Can. J. Bot.*, 1973. Vol. 51. P. 1285-1307.

Khodosovtsev A.Ye., Pilipenko I.O., Redchenko A.A. Environmental factors and lichen desert on the carbonaceous rocks of Crimean coast (Ukraine) // *The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenogy at the Turn of the Millennium*. Barcelona, 2000. P. 92.

King L., Lehmann R. Beobachtungen zur Ökologie und Morphologie von *Rhizocarpon geographicum* (L.) Dc. und *R. Alpicola* (HeP.) Rabenh. Im Gletschervorfeld des Steingletschers // *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 1973. Vol. 83, № 2. P. 139-147.

Klein D.R. Tundra of reindeer to obstructions and disturbances // *Science*. 1971. Vol. 173. P. 393-398.

Klein D.R., Baskin L., Dannel K., Gunn A., Irons D., Kofinas G., Kovacs K.M., Magomedova M.A., Mehan R., Russell D. Chapter 10: Wildlife management and conservation // *ACIA. Arctic Climate Impact Assessment*. (In press.)

Klein D.R., Magomedova M.A. Industrial development and wildlife in Arctic ecosystems: can learning from the past lead to a brighter future? // *Methodologies in Evaluation of Socio-Economic and Environmental Consequences of Mining and*

Energy Production in the Arctic and Sub-Arctic. Kluwer Academic Publishers. (In press.)

Klein D.R., Vlasova T.J. Lichen, a unique forage resource threatened by air pollution // Rangifer. 1992. Vol. 12, № 1. P. 21-27.

Klement O. Prodromus de mitteleuropaischen Flechtengesellschaften // Feddes Rept. Beih. 1955. Bd. 135. P. 5-194.

Klement O. Zur Sociologie subarctischer Flechtengesellschaften // Nova Hedwigia. 1959. Vol.1. P. 131-159.

Klepper B. A comparison of the water relations of a moss and lichen // Nova Hedwigia. 1968. Vol. 15. P. 13-20.

Kohle U., Winkler S. Production und Konkurrenzverhältnisse der Flechten am Marchensee bei Tübingen (SW-Deutschland) // Beitr. Biol. Pflanz. 1973. Bd. 49, № 2. S. 251-267.

Kojola I., Helle T., Niskanen M., Aikio P. Effects of lichen biomass on winter diet, body mass and reproduction of semidomesticated reindeer Rangifer t. tarandus in Finland // Wildlife biology. 1995. Vol. 1. P. 33-38.

Lange O.L. Hitze und Frockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung // Flora. 1953. Vol. 140, № 1. P. 39-97.

Lange O.L. Die funktionellen Anpassungen der Flechten an die ökologischen Bedingungen arider Gebiete // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1969. Vol. 82, № 1-2. P. 3-22.

Lange O.L. Flechten-pionierpflanzen in Kaltewüsten // Umschau. 1972. Vol. 72, № 20. P. 650-654.

Lange O. Pflanzenleben unter Stress: Flechten als Pioniere der Vegetation an Extremstandorten der Erde. Rostra Universitatis Wirceburgensis. 1992. 59 s.

Lange O.L., Bertsch A. Photosynthese der Wüstenflechte *Ramalina maciformis* (Del.) Borg. Nach Wasserdampfanahme aus dem Luftraum // Naturwissenschaften. 1965. Vol. 52. P. 215-216.

Lange O.L., Hahn S.C., Müller G., Meyer A., Tenhunen J.D. Upland tundra in the foothills of the Brooks Range, Alaska: influence of light, water content and

temperature on CO₂ exchange of characteristic lichen species // Flora. 1996. Vol. 191. P. 67-83.

Lange O.L., Hahn S.C., Meyer A., Tenhunen J.D. Upland tundra in the foothills of the Brooks Range, Alaska, USA. lichen long term photosynthesis CO₂ uptake and net carbon gain // Arctic and Alpine Research. 1998. Vol. 30. P. 252-261.

Lange O.L., Kappen L. Photosynthesis of lichens from Antarctica // Antarctic Research Series. 1972. Vol. 20. P. 83-95.

Lange O.L., Schulze E.D., Kappen L., Bushblom U., Evenari D. Adaptations of desert lichens to drought and extreme temperatures // Environmental physiology of desert organisms. Stroutsburg, 1975. P. 20-37.

Lange O.L., Schulze E.D., Koch W. Photosyntheses von Wristenflechten am naturlichen Standortnash Wasserdampfanfnahme ausdem Luftraum // Naturmissenschaften. 1968. Vol. 55. P. 658-659.

Lange O.L., Schulze E.D., Koch W. Experimentell-okologisdu Untesuchungen an Flechtender negel-wiste II. CO₂- gesmechsel und wasserhausshalt von *Ramalina maciformis* (Del.) Borg. Am naturlichen Standort wahrend des somucerlichen Trockenperiode // Flora. 1970. Vol. 159. P. 38-62.

Lange O.L., Schulze E.D., Kappen L., Bushblom U., Evenari D. Adaptations of desert lichens to drought and extreme temperatures // Environmental physiology of desert organisms. Stroutsburg, 1975. P. 20-37.

Larson D.W. The absorption and release of water by lichens // Progress and problems in lichenology in the eighties. Berlin: J. Cramer. 1987. P. 351-360.

Larson D.W., Kershaw K.A. Studies on lichen dominated systems. XI. Lichen heath and winter snow cover // Can. J. Bot. 1975. Vol. 52. P. 1163-1176.

Lawrey J. D. Inhibition of moss spore germination by acetone extracts of terricolous *Cladonia* species // Bull. Torrey. Bot. Club. 1977. Vol. 104. P. 49-52.

Lawrey J.D. Evidence for competitive release in simplified saxicolous lichen communities // Am. J. Bot. 1981 Vol. 68. P. 1066-1067.

Lechowicz M.J. The effects of climatic pattern on lichen productivity: *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach. in the arctic tundra of northern Alaska // *Oecologia*. 1981. Vol. 50. P. 210-216.

Lechowicz M.J., Adams M. Ecology of *Cladonia* lichens. I. Preliminary assessment of the ecology of terricolous lichen-moss communities in Ontario and Wisconsin // *Can. J. Bot.* 1974a. Vol. 52, № 1. P. 55-64.

Lechowicz M.J., Adams M. Ecology of *Cladonia* lichens II. Comparative physiological ecology of *Cladonia mitis*, *C. rangiferina*, *C. uncialis* // *Can. J. Bot.* 1974b. Vol. 52, № 2. P. 411-422.

Lindhal P. The taxonomy and ecology of some *Peltigera* species (*P. canina* (L.) Willd., *P. rufescens* (Weis.) Humb., *P. praetextata* (Flk.) Vain. // *Sv. Bot. Tidskr.* 1953. Vol. 47, № 1. P. 94-108.

Lindsay D.C. Estimates of lichen growth rates in the Maritime Antarctic // *Arct. Alp. Res.* 1973. Vol. 5. P. 341-346.

Lindsay D.C. Lichens of cold deserts // *Lichen ecology*. London, 1977. P. 183-209.

Link S.O., Nash T.N. An analysis of an arctic lichen community with respect to slope on silicious rocks at Anaktuvuk Pass, Alaska // *Bryologist*. 1984. Vol. 87. № 1. P. 162-166.

Longton R.E. The role of bryophytes and lichens in polar ecosystems // *Ecology of Arctic Environments*. Oxford: Blackwell Science, 1997. P. 69-96.

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 Res. in the Arctic*, Leningrad, Dec. 1988. M.: Nauka, 1990. P. 2. P. 114-115.

Magomedova M.A. Assessment of the effects of gas production on the vegetation in the north of West Siberia // *Ecological effects of Arctic airborne contaminants*. Reykjavik, Iceland, 1993. P. 52

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. 1994. P. 106.

Magomedova M. A. Lichen monitoring in the Arctic: experience of two decades // *Lichen monitoring: NATO Advanced Res. Workshop, 16-22 aug. 2000: Abstr. Pembroke, 2000*. P. 42.

Magomedova M.A., Korytin N.S., Bogdanov Vol.D., Benenson I.Y. Assessment of the effects of gas production on ecosystems in the north of West Siberia // *Ecological effects of Arctic airborne contaminants, Reykjavik, Iceland, 1993*, p. 17.

Magomedova M., Morozova L. Overgrazing: signes and tendencies // *Rangifer*. 1999. № 4. P. 61.

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. Abstracts of NATO Advanced Research Workshop. 16-22nd August, 2000. Orielton Field Centre Pembroke. London, 2000*. P. 43.

Magomedova M.A., Morozova L.M., Martens H. Analysis of pasture land monitoring system // *Sustainable development: system analysis in ecology. Conf. Abstr. 2nd Practical conf. (Sevastopol, Ukraine, Sept. 9-12, 1996)*. Sevastopol, 1996. P. 79-80.

Magomedova M.A., Safonov Vol.S., Martin Y.L., Martin L.N. Assessment, prognosis and monitoring of soil-vegetation cover contamination on the Yamal peninsula // *Proceedings of the AMAP Intern. Symp. on Environmental Pollution of the Arctic. Oslo-Tromso, 1997*. P. 54-60.

Martin J.L. Succession of primary ecosystems in extreme Antarctic conditions // *Abstracts of the papers presented at the XII Intern. Botanical Congr. Leningrad, 1975*. P. 64.

Martin J., Martin L. Large scale lichen indication in the central Ural's industrial region // *The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenogy at the Turn of the Millennium. Barcelona, 2000a*. P. 111.

Martin J., Martin L. Lichen diversity in forested ecosystems in the Baltic Area // The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium. Barcelona, 2000b. P. 73.

Matthes U., Ryan B.D., Larson D. Vol. Community structure of epilithic lichens on the cliffs of the Niagara Escarpment, Ontario, Canada // Microb. Ecol. 2000. Vol. 42. P. 233-244.

McCarol D., Viles H. Rock-weathering by the lichen *Lecidea auriculata* in an arctic alpine environment // Earth Surf. Processes Landforms. 1995. Vol. 20. P. 199-206.

McCarty D. Lichenometry // Monitoring with lichens - Monitoring lichens. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 379-383.

McKendric, J.D., Batzli, G.O., Everett, K.P., Swanson, J.C. Some effects of mammalian herbivores and fertilization on tundra soil and vegetation // Arctic and Alpine Research. 1980. Vol. 12. P. 565-578.

Millbank J.W., Kershaw K.A. Nitrogen metabolism // The Lichens. Acad. Press. New York; London, 1973. P. 289-307.

Miller G.H. Variation in lichens growth from Direct measurements: Preliminary curves for *Alectoria minuscula* from Eastern Baffin Island, Canada // Arct. Alp. Research. 1973. Vol. 5, № 4. P. 333-349.

Monitoring with lichens - Monitoring lichens Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 7-10.

Morre P.D. Changes in species diversity // Nature. 1975. Vol. 254. P. 104-105.

Moses C.A., Smith B.J. A note on the role of lichen *Collema auriforma* in solution basin development on a carboniferous limestone substrate // Earth Surf. Processes Landforms. 1993. Vol. 18. P. 363-368.

Mottershead d.N., White I.D. The lichenometric dating of glacier recession Tunsbergdal, Southern Norway // Geogr. Annales. 1972. Vol. 54a, № 2. P. 47-52.

Muller C.H. Plant succession in arctic heath and tundra in northern Scandinavia // Bull. Torrey Bot. Club. 1952. Vol.79. P. 296-309.

Munn R.E. The design of integrated monitoring systems to provide early indications of environmental ecological changes // *Environ. Mon. and Assess.* 1988. Vol. 11. P. 203-217.

Nash T.H. III Lichen biology. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 361 p.

Nash T.N., Gries C. Lichens as indicator of air pollution // *The Handbook of Environmental Chemistry*. New York: Springer-Verlag, 1991. Vol. 5. P. C. P. 1-29.

Nellemann C. Terrain selection by reindeer in late winter // *Arctic*. 1996. Vol. 49, № 4. P. 339-347.

Nellemann C. Range ecology of the arctic ungulates during winter and spring: relation to terrain structure and anthropogenic disturbance / Dr. agric. thesis. Agricultural University of Norway. 1997. 90 p.

Nellemann C. Habitat use by muskoxen during winter in an alpine environment // *Can. J. Zoology*. 1998. Vol. 76, № 1. P. 110-116.

Nellemann C., Kullerud L., Vistnes I., Forbes, B.S., Foresman, T., Husby, E., Kofinas, G.P., Kaltenborn B.P., Rouaud, J., Magomedova, M., 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.

Nienov J.A., Friedmann E.L. Terrestrial lithophilic (rock) communities // *Antarctic Microbiology*. New York: Wiley-Liss, 1993. P. 343-412.

Nimis P.L. Epigeous lichen synusia in the Yukon Territory // *Cryptogamie Bryol. Lichenol.* 1981. V.2. P. 127-151.

Nimis P.L., Scheidegger C., Wolsley P. Monitoring with lichens - Monitoring lichens. An Introduction // *Monitoring with lichens - Monitoring lichens*. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 7-10.

Nöske N., Zedda L., Sipman H., Gradstein S.R., Camarda I. The biodiversity of lichens on granite in the arboretum in the south of the Monte Limbara in Sardinia

(Italy) // The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium. Barcelona, 2000. P. 82.

Nuss R.F. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach // Conservation Biol. 1990. Vol. 4. P. 155-364.

Oksanen L. Lichen grounds of Finnmarksvidda, northern Norway, in relation to summer and winter grazing by reindeer // Kevo Subarctic Stat. Rep. 1978. Vol. 14. Pp. 64-71.

Oksanen L. Structure and ecology of dry hemiarctic meadow vegetation in northernmost Fennoscandia // Acta Bot. Fennica. 1995. Vol. 153. P. 107-110.

Oksanen L., Ahti H. Lichen pine forest vegetation in Finland // Ann. Bot. Fennici. 1982, № 19. P. 275-301.

Oksanen L., Virtanen R. Topographic, altitudinal and regional patterns in continental and suboceanic heath vegetation of northern Fennoscandia // Acta Botanica Fennica. 1995. Vol. 153. P. 1-80.

Ollier C.D. Weathering. New York: Longman, 1984. 270 p.

Omura M. Life-forms of epiphytic lichens // Bot. Mag. Tokyo. 1950. Vol. 63. № 1. P. 43-51.

O'Neill R., Krummel J.R., Gardner R.H., Sugihara G., Jackson B., De Angelus D.L., Milne B.T., Turner M.G., Zigmunt B., Christensen S.W., Dale V.H., Graham R.L. Indices of landscape pattern // Landscape Ecol. 1988. Vol.1. P. 153-162.

Orwin J. Lichen succession on recently deposited rock surfaces // N.Z. J. Bot. 1970. Vol. 8, № 4. P. 452-477.

Orwin J. The effect of environment on assemblages of lichen growing on rock surfaces // New Zeal. Journ. Bot. 1972. Vol. 10. № 1. P. 37-47.

Ostrem G. Problems of dating ice-cored moraines // Geogr. Annales. 1965. Vol. 47a, № 1. P. 75-86.

Palmer W.H., Miller A.K. Botanical evidence for the recession of a glacier // Oikos. 1961. Vol. 12, № 1. P. 75-86.

- Paracer S., Ahmadjian Vol. Symbiosis. Oxford: University Press, 2000. 292 p.
- Pearson L.C. Influence of temperature and humidity on distribution of lichens in a Minnesota bog // Ecology. 1969. Vol. 50, № 4. P. 740-746.
- Pearson L.C., Lawrence D.B. Lichens as microclimate indicators in northwestern Minnesota // Amer. Midland Naturalist. 1965. Vol. 74, № 2. P. 257-268.
- Pegau R.E. Effect of reindeer trampling and grazing on lichens // J. of Range Management. 1970. Vol. 23, № 2. Pp. 95-97.
- Pentecost A. Aspect and slope preference in saxicolous lichen community // Lichenologist. 1979. Vol. 11. P. 81-83.
- Pentecost A. Aspects of competition in saxicolous lichen communities // Lichenologist. 1980. Vol. 12. P. 135-144.
- Perez-Llano G.A. Lichens: their biological and economical significance // Bot. Rev. 1994. Vol. 10. P. 2-65.
- Persson A. The vegetation at the margin of the receding glacier Skaltafellsjokull, south-eastern Iceland // Bot. Notiser. 1964. Vol. 117, № 4.
- Pintado A., Sancho L.G., Valladares F. The influence of microclimate on the composition of lichen communities following an altitudinal range in the maritime Antarctic // The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium. Barcelona, 2000. P. 59.
- Pickett S.T.A. Succession: an evolutionary interpretation // Amer. Natur. 1976. Vol. 140. P. 4-45.
- Platt R.B., Amster F.P. A basic method for the immediate study of lichen growth rate and succession // J. Tennessee Acad. Sci. 1955. Vol. 30, № 2. P. 177-183.
- Plitt C. C. Succession in lichens // Bryologist. 1927. Vol. 30. P. 1-4.
- Prieto B., Rivas T., Silva B. Colonization by lichens of granite dolmens in Galicia (NW Spain) // Int. Biodeterior. Biodegrad. 1994. Vol. 34. P. 47-60.

Prieto B., Rivas T., Silva B. Colonization by lichens of granite churches in Galicia (north-west Spain) // *Sci. Total Environ.* 1995. Vol. 167. P. 343-351.

Prieto B., Silva B., Rivas T., Wierzchos J., Ascaso C. Mineralogical transformation and neoformation in granite caused by the lichens *Tephronella atra* and *Ochrolechia parella* // *Int. Biodet. Biodeg.* 1997. Vol. 40. P. 191-199.

Pruitt W.O. Snow as a factor in the winter ecology of the barren-ground caribou (*Rangifer arcticus*) // *Arctic.* 1959. Vol. 12. № 3. P. 159-179.

Purvis O.W., Coppins B.J., Hawksworth D.L., James P.W., Moore D.M. The lichen flora of Great Britain and Ireland. London: Natural History Musiem, 1992. 710 p.

Rassel D.E., Martell A.M., Nixon W.A.C., Range ecology of the Porcupine caribou herd in Canada // *Rangifer.* 1993. Special issue № 8. P. 1-168.

Renault G., Marrache P., Trotet G., Lanotion de "spectre biologique" adaptee aux lichens // *Mem Soc. Bot. France.* 1968. P. 197-203.

Richardson D.N.S., Finegan E.Y. Primary production of plant communities of the Truelove Lowland, Devon Island, Canada. Lichen communities // Primary production and production processes. Tundra Biome. Oslo, 1973. P. 47-55.

Riitters K.H., Law B.E., Kucera R.C., Gallant A.L., DeVelice R.L., Palmer C.J. A selection of forest condition indicators for monitoring // *Environmental Monitoring and Assessment.* 1992. Vol. 20. P. 21-33.

Rudolph E.D. Terrestrial vegetation of Antarctica: past and present studies // *Antarctic research series.* 1966. Vol. 8. P. 109-124.

Rune S. Regional aspects or the flora // *Acta phytogeogr. Suec.* 1965. Vol. 50. P. 221-226.

Rychert R.C. Skujins J. Nitrogen fixation by blue-green algae-lichen crusts ib the Great Basin desert // *Soil Sci. Amer. Proc.* 1974. Vol. 38. P. 768-771.

Sand W. Microbial mechanisms of deterioration of inorganic substrates – a general mechanistic overview // *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 1997. Vol. 40. P. 183-190.

Sanders W.D., Ascaso C., Wierzos J. Physical interaction of two rhizomorph-forming lichens with their rock substrate // *Bot. Acta*. 1994. Vol. 107. P. 432-439.

Santesson R. The lichens of Sweden and Norway. Swedish Museum of Natural History. Stockholm ; Uppsala, 1984. 333 p.

Schatz A. Pedogenetic (soil-forming) activity of lichen acids // *Die Naturwissenschaften*. 1962. Vol. 49(22). P. 518-519.

Schatz A. Soil microorganism and soil chelation. The pedogenic action of lichens and lichen acid // *J. Agr. Food. Chem.* 1963. Vol.11. P. 112-118.

Schatz A. The importance of metal-binding phenomena in the chemistry and microbiology of soil: Part I. The helating properties of lichen and lichen acids // *Adv. Front. Plant. Sci.* 1963b. Vol. 6. P. 118-134.

Schatz A., Cheronis N.D., Schatz Vol., Trelawny G.S. Chelation (sequestration) as a biological weathering factor in pedogenesis // *Proc. Pennsylvania Acad. Sci.* 1954. Vol. 28. P. 44-51.

Schatz A., Schatz Vol., Trelawny G.S., Barth K. Significance of lichens as pedogenic (soil-forming) agent // *Proc. Pa. Acad. Sci.* 1956. Vol.30. P. 62-69.

Scheidegger C., Govard T. Monitoring lichens for conservation: red lists and conservation action plans // *Monitoring with lichens - Monitoring lichens*. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 163-181.

Scott G.D. Further investigations of some lichens for fixation of nitrogen // *New. Phytol.* 1956. Vol. 55. P. 111-116.

Scott M.G., Hutchinson T.C. The use of lichen growth abnormalities as an early warning indicator of forest dieback // *Environ. Monit. and Assessment*. 1990. Vol. 15, № 3. P. 213-218.

Scotter G.H. The winter diet of Barren-Ground Caribou in Northern Canada // *Can. Field-Naturalist*. 1966. Vol. 81. P. 33-39.

Seaward M.R.D. Major impact made by lichens in biodeterioration processes // *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 1997. Vol. 40. P. 269-273.

Seaward M.R.D., Diacobini C., Guiliani M.R., Roccardi A. The role of lichens in the biodeterioration of ancient monuments with particular reference to central Italy // *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 1989. Vol. 25. P. 49-55.

See M.G., Bliss L.C. Alpine lichen-dominated communities in Alberta and Yucon // *Can. J. Bot.* 1980. Vol. 58. P. 2148-2170.

Shields L.M., Mitchell C., Drowet F. Alga- and lichen- stabilized surface crusts as soil nitrogen sources // *Am. J. Bot.* 1957. Vol. 44, № 16. P. 489-498.

Silva B., Prieto B., Rivas T., Sanchez-Biezma M.J., Paz G., Carballal G. Rapid biological colonization of a granitic building by lichens // *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 1997. Vol. 40. P. 263-267.

Silva B., Rivas T., Prieto B. Effects of lichens on the geochemical weathering of granitic rocks // *Chemosphere.* 1999. Vol. 39. № 2. P. 379-388.

Slokombe D.S. Environmental monitoring for protected areas: review and prospect // *Environmental Monitoring and Assessment.* 1992. Vol. 21. P. 49-78.

Smith A.L. *Lichens.* London; New York: Cambridge Univ. Press, 1921.

Smith D. The biology of lichen thalli // *Biol. Rev.*, 1962. Vol. 37, № 3-4. P. 1-22.

Smith D.C. *Symbiosis and the biology of lichenized fungi* // *Symposia Soc. Exper. Biol.* Cambridge: Cambridge University Press, 1975. Vol. 29. P. 373-405.

Smith R.I.L. Vascular plants as bioindicators of regional warming in Antarctica // *Oecologia.* 1994. Vol. 99. P. 322-328.

Söchting U., Gjelstrup P. Lichen communities and the associated fauna on a rocky sea shore on Bornholm in the Baltic // *Holarctic ecology.* 1990. Vol. 8. P. 66-75.

Stewart W.D.F., Rowell P. Modification of nitrogen-fixing algae in lichen symbioses // *Nature.* 1977. Vol. 265. P. 371-372.

Stork A. Plant immigration in front of retreating glaciers with examples from Kobnekajse area, Northern Sweden // *Geogr. Annales.* 1963. Vol. 45, № 1. P. 1-22.

Suter G.W.II Endpoints for regional ecological risk assessment // Environ. Msnage. 1990. Vol. 14. P. 9-23.

Sweinbjornsson B. Reindeer lichens productivity as a function of mat thickness // Arctic and Alpine Research. 1987. Vol. 19, № 4. P. 437-441.

Syers J.K. Chelation ability of fumarprotocetraric acid and *Parmelia conspersa* // Plant Soil. 1969. Vol. 31. P. 205-208.

Syers J.K., Iscandar I.K. Pedogenetic significans of lichens // The Lishens. New York; London: Acad. Press., 1973. P. 225-248.

Taylor T.N., Hass H., Remy W., Kero H. The oldest fossil lichen // Nature. 1995. Vol. 378. P. 244.

Thomas D.S., Hervieux D.P. The late winter diets of barren-ground caribou in north-central Canada // Rangifer. Special Issue. 1986, № 1. P. 305-310.

Thomson J.W. Distribution pattens of American Arctic lichens // Can. J. Bot. 1972. Vol.50, № 5. P. 1135-1156.

Thomson J.W. Lichens of the Alaskan Arctic slope. Toronto Ont.: University Toronto press, 1979. 314.

Thompson D.C., McCourt K.H. seasonal diets of the Porcupine Herd // Am. Midl. Nat. 1980. Vol. 105. P. 70-76.

Thorisson S. The history of reindeer in Iceland and reindeer study 1979-1981 // Rangifer. 1984. Vol. 4. № 2. P. 22-38.

Tilman D. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession // Oicos. 1990. Vol. 58. P. 3-15.

Tilman D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats // Ecology. 1994. Vol. 75. P. 2-16.

Ugolini F.C., Perdu W.J. Biological weathering in Antarctica // Antarctic J. U.S. 1968. Vol.3, № 5. P. 1-116.

Valcuria Passadore M., Zarli M., Rossi G., Pirola A., Zucca F. Distribution pattern of lichens in a field of earth hummocks at eira pass in the central alps (Livigno, Italy) // The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenogy at the Turn of the Millennium. Barcelona, 2000. P. 58.

Vestal J.R. Biomass of the cryptoendolithic microbiota from the Antarctic desert // *Appl. Environ. Microbiol.* 1988. Vol. 54. P. 957-959.

Virtanen R., Poyhtari P, Oksanen L., Topographic and altitudinal patterns of heath vegetation on Vannoya and the northern Varanger Peninsula, Northern Norway // *Acta Botanica Fennica.* 1999. Vol. 167. P. 3-28.

Walker D.A., Everett K.R., Acevedo Vol., Gavdos L., Brown J., Webber P.J. Landsat-assisted environmental mapping in the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska / CRREL Report 82-27. U.S.A., Hanover, NH, 1982. 59 p.

Walker D.A., Webber P.J., Everett K.R., Brown J. Effects of crude and diesel oil spills on plant communities at Prudhoe Bay, Alaska, and the derivation of oil spill sensitivity maps // *Arctic.* 1978. Vol. 31, № 3. P. 242-259.

Walker D.A., Webber P.J., Walker M.D., Lederer N.D., Meehan R.H., Nordstrand E.A. Use of geobotanical maps and automated mapping techniques to examine cumulative impacts in the Prudhoe Bay Oilfield, Alaska // *Environmental conservation.* 1986. Vol. 13, № 2. P. 149-160.

Walker D.A., Walker M.D. History and Pattern of Disturbance in Alaskan Arctic Terrestrial Ecosystems: A Hierarchical Approach to Analyzing Landscape Change // *J. of Applied Ecology.* 1991. Vol.28. P. 244-276.

Waragai T. Effects of rock surface temperature on exfoliation, rock varnish, and lichens on a Boulder in the Hunza Valley, Karakoram Mountains, Pakistan // *Arctic and Alpine Research.* 1998. Vol. 30, № 2. P. 184-192.

Warscheid T., Braams J. Biodeterioration of stone: a review // *Int. Biodet. Biodeg.* 2000. Vol. 46. P. 343-368.

Watson W. The bryophytes and lichens of calcareous soil // *J. Ecology.* 1918. Vol. 6. P. 295-302.

Weaver G.E., Clements F.E. *Plant Ecology.* New York-London, 1938.

Webber P.J., Andreus J.T. Lichenometry: a commentary // *Arct. Alp. Res.* 1973. Vol. 5. P. 295-302.

Weber W.A. Environmental modifications and the taxonomy of the crustose lichens // *Svensk. Bot. Tidsks.* 1962. Vol. 56, № 2. P. 293-333.

Weber W.A. Environmental modifications in crustose lichens. II. Fruticose growth forms in *Aspicilia* // *Aquilo*. 1967. Ser. Botany. Vol. 6. P. 43-51.

Wessels, D.C.J., Schoeman, B. Mechanism and rate of weathering of Clarens sandstone by an endolithic lichen // *S. Afr. J. Sci.* 1988. Vol. 84. P. 274-277.

Wessels, D.C.J., Wessels, L.A. Erosion of biogenetically weathered Clarens sandstone by lichenophagous bagworm larvae (*Lepidoptera; Psychidae*) // *Lichenologist*. 1993. Vol. 23. P. 283-291.

Wetmore C.M. Lichen decomposition in a black spruce bog // *Lichenologist*. 1982. Vol. 14. P. 267-271.

White P.S., Bratton S.P. After preservation: Philosophical and practical problems of change//*Biological Conservation*. 1980. Vol. 18. P. 241-255.

Whittaker R.H. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern // *Ecol. Monogr.* 1953. Vol. 23, № 4. P. 41-78.

Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. 1972. Vol.21. № 2/3. P. 213-251.

Whittaker R.H. Climax concept and recognition // *Handbook of vegetation science*. 1974. Pt. 8. Vegetation dynamics. The Hague. P. 139-154.

Wielgolaski F.E., Kjølsvik S. Production of plants (vascular plants and cryptogams) in alpine tundra, Hardangervidda // *Primary Production and Production Processes, Tundra Biome*. Edmonton: IBP Tundra Biome Steering Committee, 1975. P. 75-86.

Wierzchos J., Ascaso C. Application of back scattered electron imaging to the study of the lichen rock interface // *J. Microsc.* 1994. Vol. 175. P. 54-59.

Wierzchos J., Ascaso C. Morphological and chemical features of bioweathered granitic biotite induced by lichen activity // *Clays Clay Miner.* 1996. Vol. 44. P. 652-657.

Wierzchos J., Ascaso C. Mineralogical transformation of bioweathered granitic biotite, studied by HRTEM: evidence for a new pathway in lichen activity // *Clays Clay Miner.* 1998. Vol. 46. P. 446-452.

Williams M.E., Rudolph E.D. The role lichens and associated fungi in the chemical weathering of rock // *Mycologia*. 1974. Vol. 66, № 4. P. 648-660.

Wilson, M.J., Interactions between lichens and rocks. *Cryptogam. Bot.* 5. 299-305.

Wilson M.J., Jones D., McHardy W.J. The weathering of Serpentinite // *Lichenologist*. 1981. Vol. 13. C. 167-176.

Winkler J.B., Kappen L. Effects of snow cover on lichen vegetation in the maritime Antarctic // *The Fourth IAL Symposium: Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium*. Barcelona, 2000. P. 45.

Winteringez G.S., Vestal A.G. Rock-ledge vegetation in Southern Illinois // *Ecol. Monogr.* 1956. Vol. 26. P. 105-130.

Wirth Vol. *Die flechten Baden-Württemberg*. Stuttgart: Eugen Ulmer, 1995. 1006 p.

Wistrand G. Vegetation and flora of alpine outliers // *Acta phytogeogr. Suecica*. 1965. Vol. 50. P. 219-221.

Yarranton G.A. A quantitative study of the bryophyte and macrolichen vegetation of the Dartmoor granite // *Lichenologist*. 1967. Vol. 3, № 3. P. 392-408.

Yarranton G.A., Green W.G. E. The distributional pattern of crustous lichens on limestone cliffs at Rattlesnake Point, Ontario // *Bryologist*. 1966. Vol. 69, № 4. P. 450-461.

Yochimsen M. Ist die Grosse des Flechten-thallus wirklich ein brauchbarer Masstab zur Daterung von glazialmorphologischen relikten // *Geogr. Annaler*. 1966. Bd. 48 a, № 3. S. 157-164.

Yochimsen M. Does the size of lichen thalli really constitute a valid measure for dating glacial deposits // *Arct. Alp. Res.* 1973. Vol. 5. P. 417-424.

Zimov, S.A., Chuprynin, Vol.I., Oreshko, F.S., Chapin III, F.S., Reynolds, J.F. & Chapin, M.C. Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene // *The American Naturalist*. 1995. Vol. 146. P 765-794.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 0.1

Климатическая характеристика арктических и бореальных высокогорий (по: Григорьев, Будыко, 1959)

Географический район, горная система	Климатический индекс
Скандинавия, плоскогорье Финмаркен, север	I 2 E*
Скандинавия, плоскогорье Финмаркен, юг	II 3 E
Кольский полуостров, Хибинский север	I 2 E
Кольский полуостров, Хибинский юг	II 3 E
Урал, Полярный Урал	I 2 Д
Урал, остальная часть	II 3 Д
Алтае-Саянская горная страна	II 3 С
Центральная Сибирь, Путорана	I 2 В
Восточная Сибирь, Верхоянский хребет	I 2 В
Восточная Сибирь, Байкальский хребет	II 3 С
Дальний Восток, Чукотское нагорье, восточная часть	I 2 Д
Дальний Восток, Чукотское нагорье, западная часть	I 2 В
Дальний Восток, Камчатка	I 2 Д
Аляска, Хребет Брукс	I 2 Д
Аляска, Аляскинский хребет, Мак Кинли	II 3 В
Юкон	I 2 Д
Восточная Гренландия	I 2 E
Западная Гренландия	II 2 E

* Условные обозначения характеристик климата:

Индекс сухости

I - избыточно влажный – индекс сухости до 0.45

II - влажный - индекс сухости 0.45-1.00

Сумма летних температур

2 - холодный – сумма температур земной поверхности за период с температурой воздуха выше 10°C менее 1000°

3 - умеренно теплый – сумма температур земной поверхности за период с температурой воздуха выше 10°C равна 1000°-2200°

Характер зимы

В - суровая (температура ниже -32°), снежная (высота снежного покрова более 50 см)

С - умеренно суровая (температура от -13° до -32°), малоснежная (высота снежного покрова менее 50 см)

Д - умеренно суровая (температура от -13° до -32°), снежная (высота снежного покрова более 50 см)

Е - умеренно мягкая (температура от 0° до -13°)

Таблица 0.2

Климатическая характеристика некоторых арктических и бореальных горных районов *

Район, горная система	Средняя температура, °		Количество осадков, мм/год	Длительность периода, дни	
	января	июля		безмо- розного	с температурой воздуха ниже 0°
Скандинавия, плоскогорье Финмаркен	-16--8**	8-16 0-8***	500-1000	60-90	240-180 180-120
Кольский полуостров, Хибины	-16--8	8-16	450	60-90	240-180
Урал	-24--16	9-16	500-800 1000***	<60** 60-90	270-240 240-180
Алтае-Саянская горная страна	-20--14	14-16 6-8***	500-1000 1000-2000***	60-90 <60***	270-240
Центральная Сибирь, Путорана	-36--30	12-14	420-700	<60	180-240 300***
Восточная Сибирь, Верхоянский хребет	-48--40	8-16 0-8***	300-500 600-700***	<60	180-240 300***
Восточная Сибирь, Байкальский хребет	-26--16	8-18	250-500	60-90	270-240
Восточная Сибирь, Сангилен	-30.5	14	300-400	60-90	180-240
Дальний Восток, Чукотское нагорье	-24--32 (вост.) -32--40 (зап.)	4-7 0-8***	250-500	<60	180-240 300***
Дальний Восток, Камчатка	-24--16 -32--24***	8-16 0-8***	500-1000	60-90 <60***	180-240 270***
Аляска, Хребет Брукс	-32--24	8-16	250-500 500-1000***	<60	240-180
Юкон	-32--24--16	10	428	<60	240-180
Восточная Гренландия	-24--16--32	0-8	250-1000	<60	более 300
Западная Гренландия	-16--8	8-16	100-200	<60	более 300

по: Hanson, 1951; Алисов, 1956; Атлас Арктики, 1985; Атлас СССР, 1985; Средняя Сибирь, 1964; Предбайкалье и Забайкалье, 1965; Атлас мира, 1967; Кувшинова, 1968; Гвоздецкий и др., 1970; Гвоздецкий, Михайлов, 1970; See, Bliss, 1980; Vagyu et al., 1981 и др.

** первая цифра – на севере, вторая – на юге; *** в высокогорьях

Алфавитный список лишайников, упомянутых в тексте, таблицах и приложениях

Adelolecia pilati (Hepp.) Hertel & Hafellner
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.
A. ochroleuca (Hoffm.) A. Massal.
Allantoparmelia alpicola (Th. Fr.) Essl.
A. sibirica (Zahlbr.) Essl.
Amygdalaria panaeola (Ach.) Hertel & Brodo
Arctocetraria andrejevii (Oxner) Kärnefelt & Thell
Arctoparmelia centrifuga (L.) Hale
A. incurva (Pers.) Hale
A. separata (Th.Fr.) Hale
Asahinea chrysantha (Tuck.) C.F. Culb. & W.L. Culb.
A. scholanderi (Llano) C.F. Culb. & W.L. Culb.
Aspicilia caesiocinerea (Malbr.) Arnold
A. cinerea (L.) Körb.
A. cupreoatra (Nyl.) Arnold
A. gibbosa (Ach.) Körb.
A. verruculosa Kremp.
Arthrorhaphis alpina (Schaer.) R. Sant.
A. citrinella (Ach.) Poelt
Baeomyces carneus Flörke *
B. placophyllus Ach.
B. rufus (Huds.) Rebent.
Bellemerea alpina (Sommerf.) Clauzade & Roux
B. cinereorufescens (Ach.) Clauzade & Roux
Biatora sphaeroides (Dicks.) Körb.
B. vernalis (L.) Fr.
Brodoa intestiniformis (Vill.) Govard
B. oroarctica (Krog) Govard
Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnefelt
Bryonora castanea (Hepp) Poelt **
Bryoria chalybeiformis (L.) Brodo & D. Hawksw.
B. nitidula (Th.Fr.) Brodo & D. Hawksw.
Buellia aethalea (Ach.) Th. Fr.
B. badia (Fr.) A. Massal.
B. insignis (Nageli & Hepp) Th. Fr.
Caloplaca jungermanniae (Vahl.) Th. Fr.

C. variabilis (Rers.) Müll. Arg.
C. vitellinula (Nyl.) H. Olivier
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.
C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg.
Carbonea vorticiosa (Flörke) Hertel
Catapyrenium cinereum (Pers.) Körb.
Catillaria chalybeia (Borrer) A. Massal.
Cetraria aculeata (Schreb.) Fr.
C. ericetorum Opiz.
C. islandica (L.) Ach.
C. laevigata Rass.
C. muricata (Ach.) Eckfeldt
C. nigricans Nyl.
C. odontella (Ach.) Ach.
Cetrariella delisei (Schaer.) Kärnefelt & Thell
C. fastigiata (Nyl.) Kärnefelt & Thell *
Chrysothrix chlorina (Ach.) J. R. Laundon
Cladina arbuscula (Wallr.) Hale & W.L. Culb.
C. arbuscula (Wallr.) Hale & W.L. Culb. ssp. *mitis* (Sandst.) Burgaz
Cladina ciliata var. *tenuis* (Flörke) Ahti & M.J. Lai
C. portentosa (Dufour) Follman
C. rangiferina (L.) Nyl.
C. stellaris (Opiz) Brodo
C. stygia (Fr.) Ahti *
Cladonia acuminata (Ach.) Norrl.
C. amaurocraea (Flörke) Schaer.
C. bacilliformis (Nyl.) Gluck.
C. bellidiflora (Ach.) Schaer.
C. botrytes (K.G. Hagen) Willd.
C. cariosa (Ach.) Spreng.
C. carneola (Fr.) Fr.
C. cenotea (Ach.) Schaer.
C. cervicornis (Ach.) Flot.
C. cervicornis (Ach.) Flot. ssp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti
C. chlorophaea (Sommerf.) Spreng.
C. coccifera (L.) Willd.
C. coniocraea (Flörke) Spreng.
C. cornuta (L.) Hoffm.
C. crispata (Ach.) Flot.
C. cyanipes (Sommerf.) Nyl.
C. decorticata (Flörke) Spreng.
C. deformis (L.) Hoffm.
C. digitata (L.) Hoffm.
C. ecmocyna Leight.

C. fimbriata (L.) Fr.
C. floerkeana (Fr.) Flörke
C. foliacea (Huds.) Willd.
C. furcata (Huds.) Schrad.
C. glauca Flörke
C. gracilis (L.) Willd.
C. gracilis (L.) Willd. ssp. *elongata* (Wulfen.) Vain.
C. macilenta Hoffm.
C. macroceras (Delise) Hav.
C. macrophylla (Schaer.) Stenh.
C. macrophyllodes Nyl.
C. ochrochlora Flörke
C. parasitica (Hoffm.) Hoffm.
C. peziziformis (With.) J.R. Laundon
C. phyllophora Hoffm.
C. pleurota (Flörke) Schaer.
C. polydactyla (Flörke) Spreng.
C. pocillum (Ach.) Grognot
C. pyxidata (L.) Hoffm.
C. ramulosa (With.) J.R. Laundon
C. rangiformis Hoffm.
C. rei Schaer.
C. squamosa Hoffm.
C. strepsilis (Ach.) Grognot
C. stricta (Nyl.) Nyl.
C. subfurcata (Nyl.) Arnold
C. subulata (L.) F.H. Wigg.
C. sulphurina (Michx.) Fr.
C. turgida Hoffm.
C. uncialis (L.) F.N. Wigg.
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.
D. madreporiformis (Jacq.) Tuck.
D. ramulosa (Hook.) Tuck. *
Dermatocarpon miniatum (L.) W. Mann
Dibaeis baeomyces (L. f.) Rambold & Hertel
Diploschistes muscorum (Scop.) R. Sant.
D. scruposus (Schreb.) Norman
Flavocetraria cucullata (Bellardi) Kärnefelt & Thell
F. nivalis (L.) Kärnefelt & Thell
Foraminella ambigua (Wulfen) S.L.F. Meyer
Fulgensia bracteata (Hoffm.) Räsänen
Fuscidea kochiana (Hepp) V. Wirth & Vězda
F. mollis (Wahlenb.) V. Wirth & Vězda
Hypogymnia austerodes (Nyl.) Räsänen

H. bitteri (Lynge) Ahti
H. duplicata (Ach.) Rass.
H. physodes (L.) Nyl.
H. sibirica (Zahlbr.) Rassad.
H. vittata (Ach.) Parrique
Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr.
Lasallia pennsylvanica (Hoffm.) Llano
L. pustulata (L.) Merat
L. rossica Dombr.
Lecanora albescens (Hoffm.) Branth & Rostr.
L. bicinkta Ramond
L. cenisia Ach.
L. epibryon (Ach.) Ach.
L. intricata (Ach.) Ach.
L. polytropa (Hoffm.) Rabenh.
L. rupicola (L.) Zahlbr.
Lecidea confluens (Weber) Ach.
L. fuscoatra (L.) Ach.
L. lapicida (Ach.) Ach.
L. lapicida (Ach.) Ach. var. *pantherina* Ach.
L. limosa Ach.
L. silacea (Hoffm.) Ach.
Lecidella stigmatea (Ach.) Hertel & Leuckert
L. wulfenii (Hepp) Körb.
Lecidoma demissum (Rutstr.) Gotth. Schneid. & Hertel
Leciophysma finmarkicum Th.Fr.
Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl.
Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm.
Lopadium pezizoideum (Ach.) Körb.
Megaspora verrucosa (Ach.) Hafellner & V. Wirth
Melanelia commixta (Nyl.) Thell
M. hepatizon (Ach.) Thell
M. infumata (Nyl.) Essl.
M. olivacea (L.) Essl.
M. panniformis (Nyl.) Essl.
M. stygia (L.) Essl.
Micarea assimilata (Nyl.) Coppins *
M. crassipes (Th. Fr.) Coppins *
M lignaria (Ach.) Hedl.
M. sylvicola (Flot.) Vězda & V. Wirth
Miriquidica garovaglii (Schaer.) Hertel & Rambold
Mycobilimbia berengeriana (A. Massal.) Hafellner & V. Wirth
M. hypnorum (Lib.) Kalb. & Hafellner
M. lobulata (Sommerf.) Hafellner

Mycoblastus sanguinarius (L.) Norman
Neofuscelia loxodes (Nyl.) Essl. R
Nephroma arcticum (L.) Torss.
N. bellum (Spreng.) Tuck.
N. expallidum (Nyl.) Nyl.
N. helveticum Ach.
N. isidiosum (Nyl.) Gyeln.
N. parile (Ach.) Ach.
N. resupinatum (L.) Ach.
Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold
O. frigida (Sw.) Lynge
O. grimmiae Lynge
O. inaequatula (Nyl.) Zahlbr.
O. lactea (L.) Hafellner & Matzer
O. tartarea (L.) A. Massal.
O. upsaliensis (L.) A. Massal.
Omphalina hudsoniana (H. S. Jenn.) Bigelow
Ophioparma ventosa (L.) Norman
Orphniospora moriopsis (A. Massal.) D. Hawksw.
Pannaria hookeri (Sm.) Nyl.
P. pezizoides (Weber) Trevis.
P. rubiginosa (Ach.) Bory
Parmelia fraudans (Nyl.) Nyl.
P. omphalodes (L.) Ach.
P. saxatilis (L.) Ach.
P. sulcata Taylor
Peltigera aphthosa (L.) Willd.
P. canina (L.) Willd.
P. didactyla (With.) J.R. Laundon
P. horizontalis (Huds.) Baumg.
P. lepidophora (Vain.) Bitter.
P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln.
P. malacea (Ach.) Funck
P. neckeri Müll. Arg.
P. polydactylon (Neck.) Hoffm.
P. rufescens (Weiss) Humb.
P. scabrosa Th.Fr.
P. venosa (L.) Hoffm.
Pertusaria albescens (Huds.) M. Choisy & Werner
P. bryontha (Ach.) Nyl.
P. dactylina (Ach.) Nyl.
P. geminipara (Th. Fr.) Brodo
P. oculata (Dicks.) Th. Fr.
P. panyrga (Ach.) A. Massal.

Phaeophyscia endococcina (Körb.) Moberg
Ph. Hispidula (Ach.) Moberg
Ph. Sciastra (Ach.) Moberg
Physcia caesia (Hoffm.) Fűrnr.
Ph. dubia (Hoffm.) Lettau
Physconia muscigena (Ach.) Poelt
Pilophorus robustus Th. Fr.
Placynthium nigrum (Huds.) Gray
Platismatia glauca (L.) W.L. Culb. & C.F. Culb.
Porpidia albocoerulescens (Wulf.) Hertel & Knoph d
P. cinereoatra (Ach.) Hertel & Knoph
P. crustulata (Ach.) Hertel & Knoph
P. flavicunda (Ach.) Gowan
P. macrocarpa (DC.) Hertel & A.J. Schwab
P. melinodes (Körb.) Govan & Ahti
P. superba (Körb.) Hertel & Knoph
Protoparmelia badia (Hoffm.) Hafellner
Pseudephebe minuscula (Arnold.) Brodo & D. Hawksw.
P. pubescens (L.) M. Choisy
Psora rubiformis (Ach.) Hook.
Psoroma hypnorum (Vahl) Gray
Ramalina capitata (Ach.) Nyl.
R. pollinaria (Westr.) Ach.
R. roesleri (Schaer.) Hue
Rhizocarpon alpicola (Anzi) Rabenh.
R. atroflavescens Lynge
R. badioatrum (Spreng.) Th. Fr.
R. distinctum Th. Fr.
R. eupetraeum (Nyl.) Arnold
R. eupetraeoides (Nyl.) Blomb. & Forss.
R. geminatum Körb.
R. geographicum (L.) DC.
R. grande (Flörke) Arnold
R. hochstetteri (Körb.) Vain.
R. obscuratum (Ach.) A. Massal.
R. petraeum (Wulfen) A. Massal.
R. plicatile (Leight.) A.L. Sm.
R. subgeminatum Either
Rinodina mniaraea (Ach.) Körb.
R. turfacea (Wahlenb.) Körb.
Solorina crocea (L.) Ach.
S. saccata (L.) Ach.
S. spongiosa (Ach.) Anzi
Sphaerophorus fragilis (L.) Pers.

S. globosus (Huds.) Vain.
Sporastatia testudinea (Ach.) A. Massal.
Stereocaulon alpinum Laurer
S. botryosum Ach.
S. condensatum Hoffm.
S. dactylophyllum Flörke
S. evolutum Graewe
S. glareosum (Savicz) H. Magn.
S. grande (H. Magn.) H. Magn.
S. paschale (L.) Hoffm.
S. rivulorum H. Magn.
S. subcoralloides (Nyl.) Nyl.
S. tomentosum Fr.
S. vesuvianum Pers.
Tephromela aglaea (Sommerf.) Hertel & Rambold
T. armeniaca (DC.) Hertel & Rambold
T. atra (Huds.) Hafellner
Thamnotia vermicularis (var. *vermicularis*) (Sw.) Schaer.
T. vermicularis (Sw.) Schaer. var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer.
Trapeliopsis granulosa (Hoffm.) Lumbsch
Tremolecia atrata (Ach.) Hertel
Tuckermannopsis sepincola (Ehrh.) Hale
Umbilicaria arctica (Ach.) Nyl.
U. crustulosa (Ach.) Frey
U. cylindrica (L.) Duby
U. decussata (Vill.) Zahlbr.
U. deusta (L.) Baumg.
U. hirsuta (Westr.) Hoffm.
U. hyperborea (Ach.) Hoffm.
U. polyphylla (L.) Baumg.
U. proboscidea (L.) Schrad.
U. subglabra (Nyl.) Harm.
U. torrefacta (Lightf.) Schrad.
U. vellea (L.) Hoffm.
U. virginis Schaer.
Varicellaria rhodocarpa (Körb.) Th. Fr.
Vulpicida juniperinus (L.) L.-E. Mattsson & M.J. Lai
V. tilesii (Ach.) L.-E. Mattsson & M.J. Lai
Xanthoparmelia conspersa (Ach.) Hale
X. somploensis (Gyeln.) Hale
X. tinctina (Mah. A. Gillet.)
Xanthoria elegans (Link.) Th. Fr.
X. soredata (Vain.) Poelt

* впервые отмечен на Урале

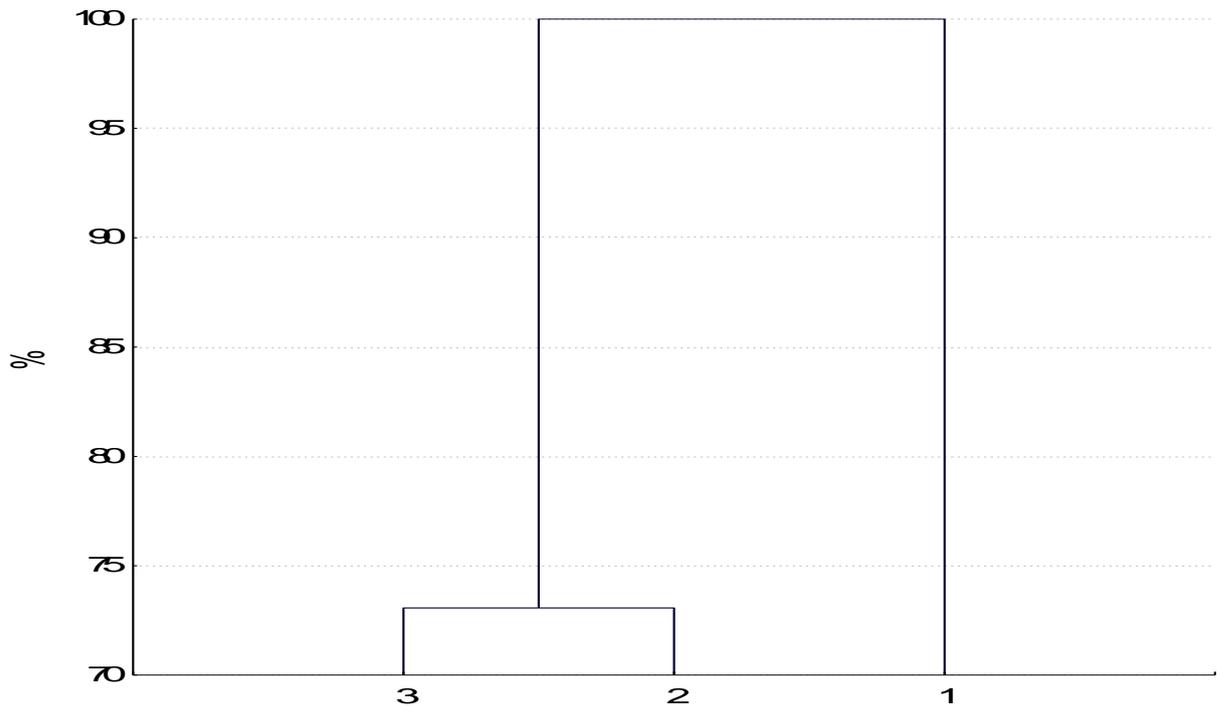


Рисунок 3.0.1 Распределение лишайников Уральских плоскогорий по субстратам (Евклидовы дистанции)

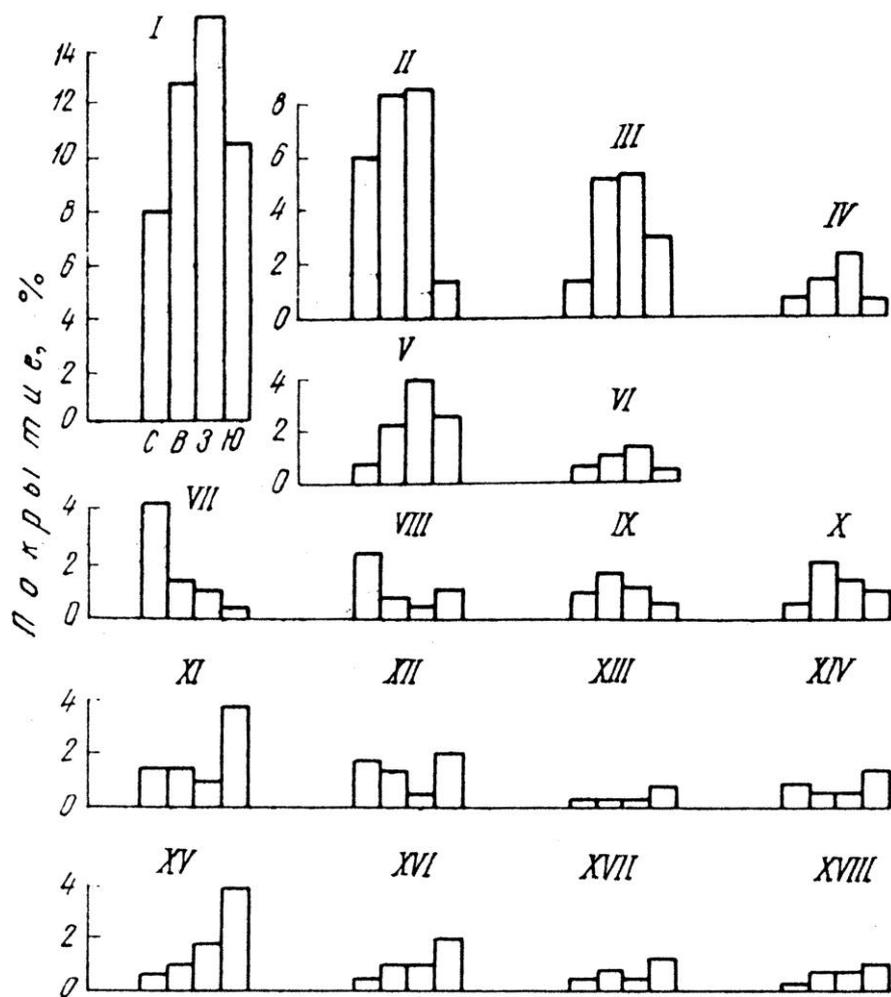


Рисунок 0.2 Зависимость покрытия некоторых лишайников на пироксенитах от ориентации склона

I – *Rhizocarpon geographicum*, II – *Lecidea pantherina*, III – *Porpidia flavicunda*, IV – *Tremolecia atrata*, V – *Arctoparmelia centrifuga*, VI – *Rhizocarpon badioatrum*, VII – *Ophioparma ventosa*, VIII – *Umbilicaria cylindrica*, IX – *U. proboscidea*, X – *Sphaerophorus fragilis*, XI – *Lecanora polytropa*, XII – *Protoparmelia badia*, XIII – *Tephromela armeniaca*, XIV – *Ochrolechia lactea*, XV – *Lasallia pustulata*, XVI – *L. pensylvanica*, XVII – *Parmelia omphalodes*, XVIII – *Melanelia hepatizon*.

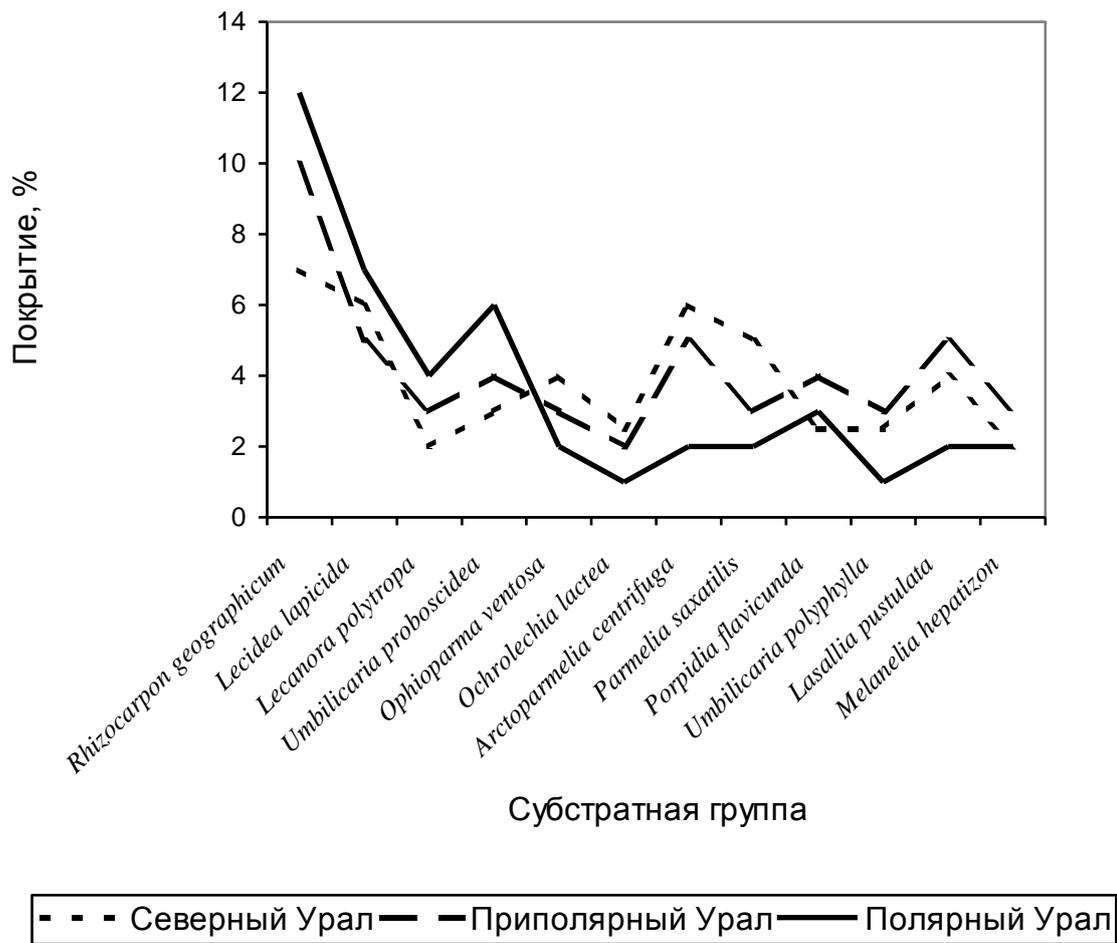


Рисунок 3.3 Изменение покрытия некоторых видов эпилитных лишайников в центральной части пояса горных тундр на разных широтах

Распределение лишайников Уральских высокогорий по субстратам

Минеральные субстраты: **S** – изверженные кислые горные породы, **K** – изверженные основные горные породы, **T** – метаморфические горные породы; **R** – щебень, примитивные каменистые почвы, **P** – почва, **M** – мелкозем, **N** – песок.

Органические субстраты: **B** - мхи, **E** - одревесневшие части растений, **V** - мертвая древесина, **A** - растительные остатки, **L** – лишайники

Виды	Горные породы	Мелкозем и почва	Органический субстрат
<i>Adelolecia pilati</i>	T	-	-
<i>Alectoria nigricans</i>	SKT	P,M (SKT)	-
<i>A. ochroleuca</i>	SKT	P,M (SKT)	L
<i>Allantoparmelia alpicola</i>	SKT	-	-
<i>A. sibirica</i>	SKT	-	-
<i>Amygdalaria panaeola</i>	SKT	-	-
<i>Arctocetraria andrejevii</i>	-	P(T)	-
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	SKT	-	-
<i>A. incurva</i>	SKT	-	-
<i>A. separata</i>	ST	-	-
<i>Arthrorhaphis alpina</i>	-	P (KT)	B
<i>A. citrinella</i>	-	-	B
<i>Asahinea chrysantha</i>	-	P,M(SKT)	-
<i>A. scholanderi</i>	-	P,M(ST)	B
<i>Aspicilia caesiocinerea</i>	SKT	-	-
<i>A. cinerea</i>	SKT	-	-
<i>A. cupreoatra</i>	T	-	-
<i>A. gibbosa</i>	SKT		
<i>A. verruculosa</i>	T	-	-
<i>Baeomyces carneus</i>	-	P (T)	-
<i>B. placophyllus</i>	K	P (KT)	-
<i>B. rufus</i>	ST	P (ST)	-
<i>Bellemeria alpina</i>	SKT	-	-
<i>B. cinereorufescens</i>	ST	-	-
<i>Biatora sphaeroides</i>	-	-	B
<i>B. vernalis</i>	-	P(K)	V
<i>Brodoa intestiniformis</i>	SKT	P,R (SKT)	-
<i>Bryocaulon divergens</i>	SKT	P,M (SKT)	B,L
<i>Bryonora castanea</i>	-	-	B
<i>Bryoria chalybeiformis</i>	ST	M(T)	B

<i>B. nitidula.</i>	T	P,M (KT)	-
<i>Buellia aethalea</i>	ST	-	-
<i>B. badia</i>	SKT	-	-
<i>B. insignis</i>	SKT	-	V
<i>Caloplaca jungermanniae</i>	-	P (T)	B
<i>C. vitellinula</i>	SKT	-	-
<i>Candelariella aurella</i>	K	-	V
<i>C. vitellina</i>	SKT	-	-
<i>Carbonea vorticosa</i>	K	-	-
<i>Catapyrenium cinereum</i>	-	P (S)	-
<i>Catillaria chalybeia</i>	S	-	-
<i>Cetraria aculeata</i>	K	P(SKT)	-
<i>C. ericetorum</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. islandica</i>	-	M,P (SKT)	-
<i>C. laevigata</i>	-	P,M (SKT)	-
<i>C. muricata</i>	SKT	P (ST)	-
<i>C. nigricans</i>	-	P,M (SKT)	-
<i>C. odontella</i>	SKT	M (KT)	-
<i>Cetrariella delisei</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. fastigiata</i>	-	P (T)	-
<i>Chrysothrix chlorina</i>	SKT	-	B
<i>Cladina arbuscula</i>	-	P,M (SKT)	V,B
<i>C. arbuscula ssp. mitis</i>	-	M,N,P (SKT)	-
<i>C. ciliata var. tenuis</i>	-	P (T)	-
<i>C. portentosa</i>	-	P (T)	-
<i>C. rangiferina</i>	-	P,M (SKT)	-
<i>C. stellaris</i>	-	P,M,N (SKT)	-
<i>C. stygia</i>	-	P (T)	-
<i>Cladonia acuminata</i>	-	M (KT)	-
<i>C. amaurocraea</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. bacilliformis</i>	-	P (ST)	V
<i>C. bellidiflora</i>	K	M (SKT)	-
<i>C. botrytes</i>	-	M (KT)	V
<i>C. cariosa</i>	-	P (KT)	-
<i>C. carneola</i>	-	P (KT)	-
<i>C. cenotea</i>	-	P (KT)	-
<i>C. cervicornis</i>	-	P (KT)	-
<i>C. cervicornis ssp. verticillata</i>	-	P(KT)	-
<i>C. chlorophaea</i>	-	P(KT)	-
<i>C. coccifera</i>	-	M,P (SKT)	-
<i>C. coniocraea</i>	-	P(KT)	-
<i>C. cornuta</i>	-	P(KT)	-

<i>C. crispata</i>	-	P(SKT)	-
<i>C. cyanipes</i>	-	P(KT)	-
<i>C. decorticata</i>	-	P (KT)	-
<i>C. deformis</i>	-	P,M (SKT)	-
<i>C. digitata</i>	-	P (KT)	-
<i>C. ecmocyna</i>	-	M,P (SKT)	-
<i>C. fimbriata</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. floerkeana</i>	-	P (KT)	-
<i>C. foliacea</i>	-	P (K)	-
<i>C. furcata</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. glauca</i>	-	P (T)	-
<i>C. gracilis</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. gracilis. ssp. elongata</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. macilenta</i>	-	P (K)	-
<i>C. macroceras</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. macrophylla</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. macrophyllodes</i>	-	P (K)	-
<i>C. ochrochlora</i>	-	P (T)	-
<i>C. peziziformis</i>	-	P (KT)	-
<i>C. phyllophora</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. pleurota</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. pocillum</i>	K	P (K)	-
<i>C. pyxidata</i>	-	P (SKT)	-
<i>C. ramulosa</i>	-	P (KT)	-
<i>C. rangiformis</i>	-	P (K)	-
<i>C. rei</i>	-	P (K)	V
<i>C. squamosa</i>	-	P (KT)	-
<i>C. strepsilis</i>	-	P (S)	-
<i>C. stricta</i>	-	P (S)	-
<i>C. subfurcata</i>	-	P (ST)	-
<i>C. subulata</i>	S (ST)	P(K)	V
<i>C. sulphurina</i>	-	P (T)	-
<i>C. turgida</i>	SKT	P (SKT)	-
<i>C. uncialis</i>	-	M,N,P (SKT)	-
<i>Dactylina arctica</i>	-	P,R,M (SKT)	B
<i>D. madreporiformis</i>	-	M,P,R (T)	-
<i>D. ramulosa</i>	-	P (T)	-
<i>Dermatocarpon miniatum.</i>	K	-	-
<i>Dibaeis baeomyces</i>	T	P (KT)	-
<i>Diploschistes muscorum</i>	-	-	B
<i>D. scruposus</i>	K	M (K)	-
<i>Flavocetraria cucullata</i>	-	M,P (SKT)	-

<i>F. nivalis</i>	-	M,N,P (SKT)	-
<i>Foraminella ambigua</i>		M (K)	E,B
<i>Fulgensia bracteata</i>	-	P (K)	-
<i>Fuscidea kochiana</i>	K	-	-
<i>F. mollis</i>	S	-	-
<i>Hypogymnia austerodes</i>	-	P (T)	V
<i>H. bitteri</i>	-	P (T)	V
<i>H. physodes</i>	K	M (KT)	V
<i>H. vittata</i>	ST	P (ST)	B
<i>Icmadophila ericetorum</i>	-	P (SKT)	-
<i>Lasallia pensylvanica</i>	SKT	-	-
<i>L. pustulata</i>	SKT	-	-
<i>L. rossica</i>	K	-	-
<i>Lecanora bicinkta</i>	ST	-	-
<i>L. cenisia</i>	SKT	-	-
<i>L. epibryon</i>	-	P (K)	B
<i>L. intricata</i>	ST	-	-
<i>L. polytropa</i>	SKT	-	-
<i>L. rupicola</i>	ST	-	-
<i>Lecidea confluens</i>	SKT	-	-
<i>L. fuscoatra</i>	ST	-	-
<i>L. lapicida</i>	SKT	-	-
<i>L. pantherina</i>	SKT	-	-
<i>L. limosa</i>	-	P (T)	B
<i>L. silacea</i>	ST	-	-
<i>Lecidella stigmatea</i>	T	-	-
<i>Lecidoma demissum</i>	K	M (KT)	-
<i>Leciophysma finmarkicum</i>	-	M (T)	-
<i>Leptogium saturninum</i>	K	-	-
<i>Lopadium pezizoideum</i>	-	-	B
<i>Megaspora verrucosa</i>	-	M (K)	B
<i>Melanelia commixta</i>	SKT	-	-
<i>M. hepatizon</i>	SKT	-	-
<i>M. infumata</i>	ST	-	-
<i>M. olivacea</i>		M (K)	E,B
<i>M. panniformis</i>	SKT	-	-
<i>M. stygia</i>	SKT	-	-
<i>Micarea assimilata</i>	-	-	B,A
<i>M. crassipes</i>	-	-	B
<i>M lignaria</i>	-	-	B,A
<i>M. sylvicola</i>	-	-	B,E
<i>Miriquidica garovaglii</i>	ST	-	-

<i>Mycobilimbia berengeriana</i>	-	-	B
<i>M. hypnorum</i>	-	P,M (T)	-
<i>M. lobulata</i>	-	-	B
<i>Mycoblastus sanguinarius</i>	K	-	-
<i>Neofuscelia loxodes</i>	-	P (T)	-
<i>Nephroma arcticum</i>	-	P,M (SKT)	B
<i>N. bellum</i>	-	P (T)	-
<i>N. expallidum</i>	-	P (T)	-
<i>N. helveticum</i>	-	P (T)	-
<i>N. isidiosum</i>	T	-	B
<i>N. parile</i>	KT	-	B
<i>N. resupinatum</i>	T	-	B
<i>Ochrolechia androgyna</i>	SKT	-	B
<i>O. frigida</i>	-	P (SKT)	B,A
<i>O. grimmiae</i>	SKT	-	B
<i>O. inaequatula</i>	-	P (ST)	B,A
<i>O. lactea</i>	SKT	-	-
<i>O. tartarea</i>	SKT	-	B
<i>O. upsaliensis</i>	-	P (KT)	B,A
<i>Ophioparma ventosa</i>	SKT	-	-
<i>Orphniospora moriopsis</i>	ST	-	-
<i>Pannaria hookeri</i>	KT	M (T)	-
<i>P. pezizoides</i>	-	M (KT)	B
<i>P. rubiginosa</i>	T	-	-
<i>Parmelia fraudans</i>	K	-	-
<i>P. omphalodes</i>	SKT	-	-
<i>P. saxatilis</i>	SKT	-	-
<i>P. sulcata</i>	-	-	E,B
<i>Peltigera aphthosa</i>	-	P,M (SKT)	B
<i>P. canina</i>	-	P,M (SKT)	-
<i>P. didactyla</i>	-	P (SKT)	-
<i>P. horizontalis</i>	-	P,M (SK)	-
<i>P. lepidophora</i>	-	P (K)	B
<i>P. leucophlebia</i>	-	P (SKT)	B,V
<i>P. malacea</i>	-	P (SKT)	B
<i>P. polydactylon</i>	-	P (SKT)	B,V
<i>P. rufescens</i>	-	P,M (SKT)	-
<i>P. scabrosa</i>	-	P (KT)	B
<i>P. venosa</i>	-	P (KT)	-
<i>Pertusaria albescens</i>	-	-	V
<i>P. bryontha</i>	-	P (T)	B,A
<i>P. dactylina</i>	SKT	M,P (SKT)	B,A

<i>P. geminipara</i>	K	P (SKT)	B
<i>P. oculata</i>	-	P (T)	A
<i>P. panyrga</i>	-	P (KT)	B,A
<i>Phaeophyscia endococcina</i>	K	-	-
<i>Ph. hispidula</i>	K	-	-
<i>Ph. sciastra</i>	K	-	-
<i>Physcia caesia</i>	K	P (K)	B,A
<i>Ph. dubia</i>	K	-	-
<i>Physconia muscigena</i>	K	-	-
<i>Pilophorus robustus</i>	ST	-	-
<i>Placynthium nigrum</i>	K	-	-
<i>Platismatia glauca</i>	K	-	-
<i>Porpidia albocoerulescens</i>	K	-	-
<i>P. cinereoatra</i>	ST	-	-
<i>P. crustulata</i>	ST	-	-
<i>P. flavicunda</i>	SKT	-	-
<i>P. macrocarpa</i>	ST	-	-
<i>P. melinodes</i>	SKT	-	-
<i>P. superba</i>	K	-	-
<i>Protoparmelia badia</i>	SKT	-	-
<i>Pseudephebe minuscula</i>	KT	-	-
<i>P. pubescens</i>	SKT	-	-
<i>Psora rubiformis</i>	-	M (K)	-
<i>Psoroma hypnorum</i>	-	P (KT)	B
<i>Ramalina capitata</i>	K	-	-
<i>R. pollinaria</i>	K	-	-
<i>R. roesleri</i>	K	-	-
<i>Rhizocarpon alpicola</i>	KT	-	-
<i>R. atroflavescens</i>	K	-	-
<i>R. badioatrum</i>	SKT	-	-
<i>R. distinctum</i>	K	-	-
<i>R. eupetraeum</i>	K	-	-
<i>R. eupetraeoides</i>	K	-	-
<i>R. geminatum</i>	K	-	-
<i>R. geographicum</i>	SKT	-	-
<i>R. grande</i>	ST	-	-
<i>R. hochstetteri</i>	ST	-	-
<i>R. obscuratum</i>	ST	-	-
<i>R. petraeum</i>	K	-	-
<i>R. plicatile</i>	ST	-	-
<i>R. subgeminatum</i>	T	-	-
<i>Rinodina mniaraea</i>	-	M (K)	-

<i>R. turfacea</i>	-	P (SKT)	B,A
<i>Solorina crocea</i>	-	P,M (SKT)	-
<i>S. saccata</i>	-	P (T)	-
<i>S. spongiosa</i>	-	P (T)	-
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	SKT	M,P (SKT)	-
<i>S. globosus</i>	SKT	P,M (SKT)	-
<i>Sporastatia testudinea</i>	KT	-	-
<i>Stereocaulon alpinum</i>	SKT	M,P (SKT)	-
<i>S. botryosum</i>	ST	-	-
<i>S. condensatum</i>	-	M,P (KT)	-
<i>S. dactylophyllum</i>	KT	-	-
<i>S. glareosum</i>	-	P (T)	-
<i>S. grande</i>	-	P,N,M (T)	-
<i>S. paschale</i>	SKT	P,R,N,M (SKT)	-
<i>S. rivulorum</i>	-	P (T)	-
<i>S. subcoralloides</i>	SKT	-	-
<i>S. tomentosum</i>	-	P,R (SKT)	-
<i>S. vesuvianumt</i>	SKT	-	-
<i>Tephromela aglaea</i>	ST	-	-
<i>T. armeniaca</i>	SKT	-	-
<i>T. atra</i>	SKT	-	-
<i>Thamnotia vermicularis</i>	-	P,M (SKT)	-
<i>T. vermicularis ssp. subuliformis</i>	-	P (T)	-
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	-	P (KT)	-
<i>Tremolecia atrata</i>	SKT	-	-
<i>Tuckermannopsis sepincola</i>		M (KT)	E
<i>Umbilicaria arctica</i>	SKT	-	-
<i>U. crustulosa</i>	T	-	-
<i>U. cylindrica</i>	SKT	-	-
<i>U. decussata</i>	SKT	-	-
<i>U. deusta</i>	SKT	-	-
<i>U. hirsuta</i>	SKT	-	-
<i>U. hyperborea</i>	SKT	-	-
<i>U. polyphylla</i>	SKT	-	-
<i>U. proboscidea</i>	SKT	-	-
<i>U. subglabra</i>	K	-	-
<i>U. torrefacta</i>	SKT	-	-
<i>U. vellea</i>	SKT	-	-
<i>U. virginis</i>	K	-	-
<i>Varicellaria rhodocarpa</i>	-	P (T)	B,A,E
<i>Vulpicida juniperinus</i>	K	-	V

<i>V. tilesii</i>	КТ	Р (КТ)	-
<i>Xanthoparmelia conspersa</i>	К	-	-
<i>X. somploensis</i>	К	-	-
<i>X. tinctina</i>	К	-	-
<i>Xanthoria elegans</i>	К	-	-
<i>X. sorediata</i>	К	-	-

Таблица 0.2

Видовое разнообразие и встречаемость эпилитных лишайников на горных породах

Горная порода:

D – дуниты, P – пироксениты, G – габбро, R – граниты, K – кварциты, A – амфиболиты, S – сланцы (хлорит-серицитовые)

Класс встречаемости:

P – постоянные, N – нередкие, S - спорадически встречающиеся, U - редко встречающиеся, O - единичные находки

Виды	Горные породы						
	D	P	G	R	A	S	K
<i>Adelolecia pilati</i>	-	-	-	-	U	-	-
<i>Alectoria nigricans</i>	-	O	-	O	-	U	-
<i>A. ochroleuca</i>	-	S	U	U	S	U	U
<i>Allantoparmelia alpicola</i>	-	U	-	U	-	S	-
<i>A. sibirica</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>Amygdalaria panaeola</i>	-	U	O	U	U	U	U
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	-	P	P	P	P	N	P
<i>A. incurva</i>	-	U	N	S	S	U	N
<i>A. separata</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>Aspicilia caesiocinerea</i>	P	S	U	U	S	U	S
<i>A. cinerea</i>	N	S	U	U	S	U	N
<i>A. cupreoatra</i>	-	-	-	-	U	U	U
<i>A. gibbosa</i>	-	U	-	-	U	-	-
<i>A. verruculosa</i>	-	-	-	-	U	-	O
<i>Baeomyces placophyllus</i>	-	-	U	-	-	-	-
<i>B. rufus</i>	-	-	-	U	-	U	-
<i>Bellemerea alpina</i>	U	-	-	U	-	U	-
<i>B. cinereorufescens</i>	-	-	-	U	-	U	-
<i>Brodoa intestiniformis</i>	S	U	O	U	U	U	U
<i>Bryocaulon divergens</i>	-	S	S	S	S	U	U
<i>Bryoria chalybeiformis</i>	-	-	-	S	U	U	-

<i>B. nitidula</i>	-	-	-	-	S	U	-
<i>Buellia aethalea</i>	-	-	-	O	U	O	-
<i>B. badia</i>	U	S	U	U	S	U	U
<i>B. insignis</i>	-	U	O	O	O	U	O
<i>Caloplaca vitellinula</i>	N	-	-	O	U	O	-
<i>Candelariella aurella</i>	O	-	-	-	-	-	-
<i>C. vitellina</i>	P	S	U	O	S	U	O
<i>Carbonea vorticosa</i>	-	-	U	-	-	-	-
<i>Catillaria chalybeia</i>	-	-	-	U	-	-	-
<i>Cetraria aculeata</i>	O	-	-	-	-	-	-
<i>C. muricata</i>	-	U	U	S	U	S	O
<i>C. odontella</i>	-	S	S	U	S	S	U
<i>Chrysothrix chlorina</i>	-	O	O	U	U	O	O
<i>Cladonia bellidiflora</i>	-	U	-	-	-	-	-
<i>C. pocillum</i>	O	-	-	-	-	-	-
<i>C. subulata</i>	-	-	-	O	-	O	-
<i>C. turgida</i>	-	O	-	O	O	U	-
<i>Dermatocarpon miniatum</i>	U	-	-	-	-	-	-
<i>Dibaeis baeomyces</i>	-	-	-	-	-	U	-
<i>Diploschistes muscorum</i>	O	-	-	-	-	-	-
<i>D. scruposus</i>	-	U	-	-	-	-	-
<i>Fuscidea kochiana</i>	-	U	-	-	-	-	-
<i>F. mollis</i>	-	-	-	O	-	-	-
<i>Hypogymnia physodes</i>	-	U	O	-	-	-	-
<i>H. vittata</i>	-	-	-	O	-	U	-
<i>Lasallia pensylvanica</i>	-	N	N	N	N	S	S
<i>L. pustulata</i>	-	S	S	U	S	S	S
<i>L. rossica</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>Lecanora bicinkta</i>	-	-	-	O	U	O	-
<i>L. cenisia</i>	-	N	N	U	S	U	U
<i>L. intricata</i>	-	-	-	U	-	U	-
<i>L. polytropa</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>L. rupicola</i>	-	-	-	O	U	O	-
<i>Lecidea confluens</i>	S	N	S	S	S	U	O
<i>L. fuscoatra</i>	-	-	-	S	-	U	-
<i>L. lapicida</i>	P	N	N	S	N	S	S
<i>L. pantherina</i>	N	P	P	N	N	N	S
<i>L. silacea</i>	-	-	-	O	-	O	O
<i>Lecidella stigmatea</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>Lecidoma demissum</i>	-	U	-	-	-	-	-
<i>Leptogium saturninum</i>	U	-	-	-	-	-	-
<i>Melanelia commixta</i>	-	S	S	S	N	S	U

<i>M. hepatizon</i>	-	N	N	N	N	N	N
<i>M. infumata</i>	-	-	-	U	-	U	-
<i>M. panniformis</i>	-	U	U	S	S	S	U
<i>M. stygia</i>	-	S	S	N	N	N	S
<i>Miriquidica garovaglii</i>	-	-	-	U	-	-	U
<i>Mycoblastus sanguinarius</i>	U	-	-	-	-	-	-
<i>Nephroma isidiosum</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>N. parile</i>	O	-	-	-	-	O	-
<i>N. resupinatum</i>	-	-	-	-	O	O	-
<i>Ochrolechia androgyna</i>	-	O	-	O	-	O	-
<i>O. grimmiae</i>	-	U	U	O	O	U	-
<i>O. lactea</i>	S	S	U	S	U	U	U
<i>O. tartarea</i>	-	U	-	U	U	U	-
<i>Ophioparma ventosa</i>	-	P	N	P	P	N	N
<i>Orphniospora moriopsis</i>	-	-	-	O	-	-	O
<i>Pannaria hookeri</i>	-	-	O	-	O	-	-
<i>P. rubiginosa</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>Parmelia fraudans</i>	-	-	O	-	-	-	-
<i>P. omphalodes</i>	U	S	U	U	S	U	O
<i>P. saxatilis</i>	-	N	N	P	N	S	S
<i>Pertusaria dactylina</i>	-	U	U	U	S	O	-
<i>P. geminipara</i>	-	S	S	-	-	-	-
<i>Phaeophyscia endococcina</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>Ph. hispidula</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>Ph. sciastra</i>	S	U	-	-	-	-	-
<i>Physcia caesia</i>	S	U	-	-	-	-	-
<i>Ph. dubia</i>	U	O	-	-	-	O	-
<i>Physconia muscigena</i>	O	O	-	-	-	-	-
<i>Pilophorus robustus</i>	-	-	-	O	U	U	-
<i>Placynthium nigrum</i>	N	U	-	-	-	-	-
<i>Platismatia glauca</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>Porpidia albocoerulescens</i>	-	-	-	U	-	-	-
<i>P. cinereoatra</i>	-	-	-	O	-	O	-
<i>P. crustulata</i>	-	-	-	U	-	O	-
<i>P. flavicunda</i>	-	P	N	P	P	N	N
<i>P. macrocarpa</i>	-	-	-	U	-	U	-
<i>P. melinodes</i>	-	-	O	-	U	O	-
<i>P. superba</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>Protoparmelia badia</i>	-	N	N	S	N	S	U
<i>Pseudephebe minuscula</i>	-	-	O	-	-	U	-
<i>P. pubescens</i>	-	N	N	S	N	S	S
<i>Ramalina capitata</i>	U	-	-	-	-	-	-

<i>R. pollinaria</i>	U	-	-	-	-	-	-
<i>R. roesleri</i>	O	-	-	-	-	-	-
<i>Rhizocarpon alpicola</i>	-	-	O	-	S	U	-
<i>R. atroflavescens</i>	U	U	-	-	-	-	-
<i>R. badioatrum</i>	-	S	U	S	N	S	U
<i>R. distinctum</i>	U	-	-	-	-	-	-
<i>R. eupetraeum</i>	U	S	N	-	-	-	-
<i>R. eupetraeoides</i>	O	-	-	-	-	-	-
<i>R. geminatum</i>	-	-	O	-	-	-	-
<i>R. geographicum</i>	-	P	P	P	P	N	P
<i>R. grande</i>	-	-	-	N	N	N	N
<i>R. hochstetteri</i>	-	-	-	U	U	U	-
<i>R. obscuratum</i>	-	-	-	U	S	U	-
<i>R. petraeum</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>R. plicatile</i>	-	-	-	U	U	U	O
<i>R. subgeminatum</i>	-	-	-	-	-	S	-
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	-	S	U	S	S	S	U
<i>S. globosus</i>	-	O	U	S	U	S	O
<i>Sporastatia testudinea</i>	O	-	-	-	O	-	-
<i>Stereocaulon alpinum</i>	-	U	U	S	U	S	S
<i>S. botryosum</i>	-	-	-	U	U	U	-
<i>S. dactylophyllum</i>	-	O	U	-	-	U	-
<i>S. paschale</i>	-	U	U	S	U	S	O
<i>S. subcoralloides</i>	-	O	O	O	U	O	O
<i>S. vesuvianum</i>	-	O	O	U	O	U	O
<i>Tephromela aglaea</i>	-	-	-	U	-	U	-
<i>T. armeniaca</i>	-	N	-	S	N	-	S
<i>T. atra</i>	-	N	S	N	N	N	-
<i>Tremolecia atrata</i>	S	N	S	N	N	N	N
<i>Umbilicaria arctica</i>	-	U	U	S	U	U	U
<i>U. crustulosa</i>	-	-	-	-	U	O	O
<i>U. cylindrica</i>	-	P	S	N	P	S	N
<i>U. decussata</i>	-	S	N	S	U	S	S
<i>U. deusta</i>	-	S	U	N	S	S	U
<i>U. hirsuta</i>	-	U	U	S	U	U	-
<i>U. hyperborea</i>	-	U	S	S	N	U	S
<i>U. polyphylla</i>	-	N	N	N	S	N	S
<i>U. proboscidea</i>	-	P	P	N	P	S	P
<i>U. subglabra</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>U. torrefacta</i>	-	U	-	U	U	U	U
<i>U. vellea</i>	-	U	O	U	U	U	U
<i>U. virginis</i>	-		O	-	-	-	-

<i>Vulpicida juniperinus</i>	U	O	-	-	-	-	-
<i>V. tilesii</i>	U	O	-	-	-	O	-
<i>Xanthoparmelia conspersa</i>	S	O	-	-	-	-	-
<i>X. somploensis</i>	-	O	U	-	-	-	-
<i>X. tinctoria</i>	O	-	-	-	-	-	-
<i>Xanthoria elegans</i>	P	U	-	-	-	-	-
<i>X. soorediata</i>	O	-	-	-	-	-	-

Таблица 0.3

Видовое разнообразие и встречаемость эпигейных лишайников на разных горных породах

Горная порода:

D – дуниты, P – пироксениты, G – габбро, R – граниты, K – кварциты, A – амфиболиты, S – сланцы (хлорит-серицитовые)

Класс встречаемости:

P – постоянные, N – нередкие, S – спорадически встречающиеся, U – редко встречающиеся, O – единичные находки

Виды	Горные породы						
	D	P	G	R	A	S	K
<i>Alectoria nigricans</i>	-	S	U	S	S	S	S
<i>A. ochroleuca</i>	N	P	P	P	P	P	P
<i>Arctocetraria andrejevii</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>Arthrorhaphis alpina</i>	-	O	-	-	U	-	-
<i>A. citrinella</i>	-	O	-	O	U	-	O
<i>Asahinea chrysantha</i>	-	U	U	S	S	S	S
<i>A. scholanderi</i>	-	-	-	U	U	U	-
<i>Baeomyces carneus</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>B. placophyllus</i>	-	O	U	-	-	O	-
<i>B. rufus</i>	-	-	-	U	U	O	O
<i>Brodoa intestiniformis</i>	U	U	U	U	U	U	U
<i>Bryocaulon divergens</i>	-	N	N	N	N	N	N
<i>Bryonora castanea</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>Bryoria chalybeiformis</i>	-	-	-	-	U	U	-
<i>B. nitidula</i>	-	O	-	-	O	-	-
<i>Caloplaca jungermanniae</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>Catapyrenium cinereum</i>	-	-	-	O	-	-	-

<i>Cetraria aculeata</i>	O	U	-	O	-	O	-
<i>C. ericetorum</i>	-	U	O	S	U	S	U
<i>C. islandica</i>	N	P	N	P	N	P	N
<i>C. laevigata</i>	S	S	S	S	S	S	S
<i>C. muricata</i>	-	-	-	O	U	O	O
<i>C. nigricans</i>	-	O	U	O	U	O	O
<i>C. odontella</i>	-	U	U	-	-	U	-
<i>Cetrariella delisei</i>	-	U	O	S	U	S	U
<i>C. fastigiata</i>	-	-	-	-	U	U	-
<i>Cladina arbuscula</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>C. arbuscula ssp. mitis</i>	N	P	N	N	N	P	P
<i>C. ciliata var. tenuis</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>C. portentosa</i>	O	-	-	-	-	O	-
<i>C. rangiferina</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>C. stellaris</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>C. stygia</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>Cladonia acuminata</i>	O	U	-	-	-	O	-
<i>C. amaurocraea</i>	N	P	P	P	N	P	N
<i>C. bacilliformis</i>	-	-	-	O	O	O	-
<i>C. bellidiflora</i>	-	U	U	U	O	U	-
<i>C. botrytes</i>	O	-	-	-	-	U	-
<i>C. cariosa</i>	O	-	-	-	-	U	-
<i>C. carneola</i>	O	-	-	-	-	U	-
<i>C. cenotea</i>	O	-	-	-	-	U	-
<i>C. cervicornis</i>	-	O	-	-	-	-	O
<i>C. cervicornis ssp. verticillata</i>	-	U	-	-	-	U	-
<i>C. chlorophaea</i>	-	U	-	-	-	U	-
<i>C. coccifera</i>	-	U	U	S	U	S	U
<i>C. coniocraea</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>C. cornuta</i>	-	U	U	-	U	U	U
<i>C. crispata</i>	-	U	-	U	U	U	U
<i>C. cyanipes</i>	O	O	-	-	-	O	-
<i>C. decorticata</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>C. deformis</i>	-	S	U	U	U	U	U
<i>C. digitata</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>C. ecmocyna</i>	O	U	-	O	O	U	-
<i>C. fimbriata</i>	O	U	O	U	U	U	O
<i>C. floerkeana</i>	O	U	-	-	-	O	-
<i>C. foliacea</i>	O	-	-	-	-	-	-
<i>C. furcata</i>	-	U	U	U	U	U	O
<i>C. glauca</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>C. gracilis</i>	-	U	-	U	U	S	-

<i>C. gracilis ssp. elongata</i>	U	S	U	U	U	U	U
<i>C. macilenta</i>	-	U	-	-	-	-	-
<i>C. macroceras</i>	-	S	U	U	U	U	U
<i>C. macrophylla</i>	-	S	-	U	U	U	-
<i>C. macrophyllodes</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>C. ochrochlora</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>C. peziziformis</i>	-	U	-	-	O	O	-
<i>C. phyllophora</i>	-	U	-	U	O	U	-
<i>C. pleurota</i>	-	S	S	S	U	S	U
<i>C. pocillum</i>	O	-	-	-	-	-	-
<i>C. pyxidata</i>	-	S	-	U	U	O	S
<i>C. ramulosa</i>	O	-	-	-	-	-	O
<i>C. rangiformis</i>	-	U	-	-	-	-	-
<i>C. rei</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>C. squamosa</i>	-	S	-	-	-	O	-
<i>C. strepsilis</i>	-	-	-	O	-	-	-
<i>C. stricta</i>	-	-	-	O	-	-	-
<i>C. subfurcata</i>	-	-	-	U	U	U	O
<i>C. subulata</i>	U	-	-	-	-	-	-
<i>C. sulphurina</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>C. turgida</i>	-	U	-	U	U	-	O
<i>C. uncialis</i>	N	N	N	N	N	N	N
<i>Dactylina arctica</i>	O	U	-	S	U	U	S
<i>D. madreporiformis</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>D. ramulosa</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>Dibaeis baeomyces</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>D. scruposus</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>Flavocetraria cucullata</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>F. nivalis</i>	N	N	N	N	N	N	N
<i>Foraminella ambigua</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>Fulgensia bracteata</i>	O	-	-	-	-	-	-
<i>Hypogymnia austerodes</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>H. bitteri</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>H. physodes</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>H. vittata</i>	-	-	-	O	-	O	-
<i>Icmadophila ericetorum</i>	-	U	-	U	U	U	-
<i>Lecanora epibryon</i>	U	O	-	-	-	-	-
<i>Lecidea limosa</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>Lecidoma demissum</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>Leciophysma finmarkicum</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>Lopadium pezizoideum</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>Megaspora verrucosa</i>	O	-	-	-	-	-	-

<i>Melanelia olivacea</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>Micarea assimilata</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>M. crassipes</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>M. lignaria</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>M. sylvicola</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>Mycobilimbia berengeriana</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>M. hypnorum</i>	-	-	-	-	U	U	-
<i>M. lobulata</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>Neofuscelia loxodes</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>Nephroma arcticum</i>	-	U	U	S	S	S	S
<i>N. bellum</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>N. expallidum</i>	-	-	-	-	-	U	-
<i>N. helveticum</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>N. isidiosum</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>N. parile</i>	-	O	-	-	-	U	-
<i>Ochrolechia androgyna</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>O. frigida</i>	-	U	-	U	U	U	U
<i>O. grimmiae</i>	-	O	-	-	-	U	-
<i>O. inaequatula</i>	-	-	-	O	-	U	-
<i>O. tartarea</i>	-	U	-	U	U	U	-
<i>O. upsaliensis</i>	-	O	-	-	-	U	-
<i>Pannaria hookeri</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>P. pezizoides</i>	-	U	-	-	-	U	-
<i>Peltigera aphthosa</i>	O	U	S	S	S	S	U
<i>P. canina</i>	-	O	O	U	U	U	U
<i>P. didactyla</i>	-	O	-	U	U	U	-
<i>P. horizontalis</i>	-	O	-	U	-	-	-
<i>P. lepidophora</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>P. leucophlebia</i>	-	O	-	U	-	U	-
<i>P. malacea</i>	U	U	U	U	U	U	U
<i>P. polydactylon</i>	-	U	-	U	-	U	-
<i>P. rufescens</i>	-	U	-	U	-	U	U
<i>P. scabrosa</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>P. venosa</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>Pertusaria albescens</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>P. bryontha</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>P. dactylina</i>	-	O	U	U	-	U	-
<i>P. geminipara</i>	-	U	U	U	U	U	U
<i>P. oculata</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>P. panyrga</i>	-	O	-	-	-	U	-
<i>Physcia caesia</i>	O	-	-	-	-	-	-
<i>Psora rubiformis</i>	-	O	-	-	-	-	-

<i>Psoroma hypnorum</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>Rinodina mniaraea</i>	-	O	-	-	-	-	-
<i>R. turfacea</i>	O	U	-	U	O	U	O
<i>Solorina crocea</i>	-	O	-	U	-	U	-
<i>S. saccata</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>S. spongiosa</i>	-	-	-	-	O	-	-
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	U	S	S	S	S	U	S
<i>S. globosus</i>	-	O	U	U	O	U	-
<i>Stereocaulon alpinum</i>	-	U	U	U	U	U	U
<i>S. condensatum</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>S. glareosum</i>	-	-	-	-	-	U	U
<i>S. grande</i>	-	-	-	-	-	-	O
<i>S. paschale</i>	-	S	S	N	S	S	S
<i>S. rivulorum</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>S. tomentosum</i>	-	U	-	U	-	U	-
<i>Thamnia vermicularis</i>	U	S	S	N	S	N	S
<i>T. vermicularis ssp. subuliformis</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>Tuckermannopsis sepincola</i>	-	O	-	-	-	O	-
<i>Varicellaria rhodocarpa</i>	-	-	-	-	-	O	-
<i>Vulpicida tilesii</i>	S	O	-	-	-	O	-

Таблица 0.4

Различия встречаемости широко распространенных видов эпигейных лишайников на разных горных породах

Виды	Горные породы						
	Д	П	Га	Гр	А	С	К
<i>Alectoria ochroleuca</i>	N	P	P	P	P	P	P
<i>Cetraria islandica</i>	N	P	N	P	N	P	N
<i>C. laevigata</i>	S	S	S	S	S	S	S
<i>Cladina arbuscula</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>C. mitis</i>	N	P	N	N	N	P	P
<i>C. rangiferina</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>C. stellaris</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>Cladonia amaurocraea</i>	N	P	P	P	N	P	N
<i>C. gracilis ssp. elongata</i>	U	S	U	U	U	U	U
<i>C. uncialis</i>	N	N	N	N	N	N	N
<i>Flavocetraria cucullata</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>F. nivalis</i>	N	N	N	N	N	N	N
<i>Peltigera aphthosa</i>	O	U	S	S	S	S	U
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	U	S	S	S	S	U	S
<i>Thamnolia vermicularis</i>	U	S	S	N	S	N	S
<i>Alectoria nigricans</i>	-	S	U	S	S	S	S
<i>Asahinea chrysantha</i>	-	U	U	S	S	S	S
<i>Bryocaulon divergens</i>	-	N	N	N	N	N	N
<i>Cetraria ericetorum</i>	-	U	O	S	U	S	U
<i>Cetrariella delisei</i>	-	U	O	S	U	S	U
<i>Cladonia coccifera</i>	-	U	U	S	U	S	U

<i>C. deformis</i>	-	S	U	U	U	U	U
<i>C. furcata</i>	-	U	U	U	U	U	O
<i>C. macroceras</i>	-	S	U	U	U	U	U
<i>C. pleurota</i>	-	S	S	S	U	S	U
<i>Nephroma arcticum</i>	-	U	U	S	S	S	S
<i>Stereocaulon paschale</i>	-	S	S	N	S	S	S
<i>Dactylina arctica</i>	O	U	-	S	U	U	S
<i>Cladonia pyxidata</i>	-	S	-	U	U	O	S
<i>C. gracilis</i>	-	U	-	U	U	S	-
<i>C. macrophylla</i>	-	S	-	U	U	U	-
<i>Vulpicida tilesii</i>	S	O	-	-	-	O	-
<i>Cladonia squamosa</i>	-	S	-	-	-	O	-

Таблица 0.5

Изменения встречаемости видов с высотой, эколого-ценотические оптимумы видов и высотные группы эпилитных лишайников

Виды	Высота над уровнем моря, м						Экологоценотический оптимум, м	Высотная группа
	1000	1100	1200	1300	1400	1500		
Постоянные виды - P								
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	63	67	48	38	22	9	1100	2
<i>Lecanora polytropa</i>	72	69	63	68	66	86	1000+ 1500	2+4
<i>Lecidea lapicida</i>	44	63	71	82	73	76	1500	4
<i>Ophioparma ventosa</i>	63	42	56	80	65	40	1300	3
<i>Parmelia saxatilis</i>	51	62	58	43	32	-	1000	3
<i>Porpidia flavicunda</i>	-	42	58	56	77	42	1400	4
<i>Pseudephebe pubescens</i>	-	37	56	59	16	20	1300	3
<i>Rhizocarpon geographicum</i>	81	86	93	82	90	100	1500	3
<i>Tremolecia atrata</i>	39	40	36	31	55	71	1500	3

Нередкие виды - N								
<i>Alectoria ochroleuca</i>	29	43	33	25	9	7	1200	3
<i>Bryocaulon divergens</i>	6	10	12	10	21	29	1500	4
<i>Lecidea confluens</i>	14	29	16	17	27	21	1100	2
<i>Melanelia hepaticum</i>	7	12	17	20	27	17	1100	3
<i>Protoparmelia badia</i>	20	41	29	13	11	21	1200	3
<i>Rhizocarpon badioatrum</i>	10	30	10	20	10	10	1100	3
<i>Tephromela atra</i>	-	26	10	14	-	-	1100	3
<i>Umbilicaria proboscidea</i>	46	39	41	38	48	40	1400	2
Спорадически встречающиеся виды - S								
<i>Aspicilia caesiocinerea</i>	15	6	11	6	2	8	1000	2
<i>Candelariella vitellina</i>	19	9	6	2	-	-	1000	2
<i>Cetraria odontella</i>	13	12	14	8	3	5	1200	3
<i>Cladonia bellidiflora</i>	3	7	10	6	-	-	1200	3
<i>Lasallia pensylvanica</i>	-	23	24	19	16	17	1200	2
<i>L. pustulata</i>	16	22	19	19	12	13	1000	2
<i>Lecanora cenisia</i>	-	11	6	-	-	-	1100	2
<i>Melanelia stygia</i>	4	10	20	18	25	26	1300	3
<i>Ochrolechia lactea</i>	22	19	16	18	2	7	1000	3
<i>Parmelia omphalodes</i>	14	16	18	20	9	6	1200	3
<i>Rhizocarpon eupetrarioides</i>	14	19	6	6	5	11	1100	2
<i>R. hochstetteri</i>	8	10	5	19	14	6	1300	3
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	-	-	11	12	24	7	1400	3
<i>Tephromela armeniaca</i>	-	12	16	23	11	19	1300	3
<i>Umbilicaria arctica</i>	6	9	6	8	13	10	1500	3

<i>U. cylindrica</i>	23	20	25	19	25	26	1000	3
<i>U. deusta</i>	-	-	12	5	4	6	1200	2
<i>U. hyperborea</i>	-	12	16	16	-	12	1300	3
<i>U. polyphylla</i>	14	9	13	-	-	6	1200	2
Виды с низкой встречаемостью - U								
<i>Allantoparmelia alpicola</i>	-	4	9	6	6	-	1200	4
<i>Amygdalaria panaeola</i>	-	-	-	2	-	6	1400	4
<i>Arctoparmelia incurva</i>	-	-	2	2	4	-	1300	3
<i>Aspicilia cinerea</i>	0	2	4	-	-	-	1100	2
<i>Brodoa intestiniformis</i>	-	2	-	2	2	-	1300	4
<i>Cetraria islandica</i>	-	2	-	3	6	6	1400	4
<i>C. muricata</i>	-	2	-	2	-	-	1100	3
<i>Chrisothrix chlorina</i>	-	9	2	-	-	-	1200	2
<i>Cladina mitis</i>	2	2	2	-	-	-	1100	2
<i>C. rangiferina</i>	2	-	2	6	-	-	1300	3
<i>C. stellaris</i>	-	-	6	-	-	-	1200	2
<i>Cladonia fimbriata</i>	2	3	1	2	-	-	1100	2
<i>C. furcata</i>	-	2	1	-	-	-	1100	2
<i>C. gracilis</i>	3	2	1	-	-	-	1000	2
<i>C. macilenta</i>	2	-	1	-	-	-	1000	2
<i>C. macrophylla</i>	2	3	2	1	-	-	1100	2
<i>C. uncialis</i>	-	-	2	6	-	-	1300	3
<i>Diploschistes scruposus</i>	2	-	20	4	-	-	1300	3
<i>Flavocetraria cucullata</i>	-	-	-	2	2	-	1300	3
<i>F. nivalis</i>	-	2	-	-	3	-	1400	4
<i>Melanelia commixta</i>	2	4	4	4	9	4	1200	3
<i>M. panniformis</i>	-	-	-	-	4	-	1200	3
<i>Ochrolechia tartarea</i>	2	2	2	-	1	-	1100	2
<i>Physcia caesia</i>	4	6	4	2	-	-	1100	2
<i>Phaeophyscia sciastra</i>	2	2	-	-	-	-	1100	3

<i>Stereocaulon alpinum</i>	3	-	3	6	-	3	1300	3
<i>S. paschale</i>	2	4	2	-	4	2	1100	3
<i>U. decussata</i>	-	2	4	6	6	7	1500	3
<i>U. hirsuta</i>	2	2	2	-	-	2	1100	2
<i>U. torrefacta</i>	4	9	6	2	-	2	1100	3
<i>U. vellea</i>	-	-	-	6	6	8	1500	4
<i>Xanthoria elegans</i>	3	2	-	-	-	-	1000	2

Таблица 0.6

Изменения встречаемости видов с высотой, эколого-ценотические оптимумы видов и высотные группы эпигейных лишайников

Виды	Высота над уровнем моря, м						Эколого-ценотический оптимум, м	Высотная группа
	1000	1100	1200	1300	1400	1500		
Постоянные виды – Р								
<i>Alectoria ochroleuca</i>	38	46	52	48	20	33	1300	3
<i>Bryocaulon divergens</i>	10	10	20	20	50	40		4
<i>Cetraria islandica</i>	35	23	50	56	64	67	1500	4
<i>C. laevigata</i>	62	52	40	34	20	27	1000	2
<i>Cladina arbuscula.</i>	96	84	82	67	36	-	1100	2
<i>C. mitis</i>	31	74	68	33	22	24	1100	2
<i>C. rangiferina</i>	77	87	93	98	68	56	1300	3
<i>C. stellaris</i>	74	82	89	86	68	30	1200	2
<i>Cladonia amaurocraea</i>	46	56	64	50	42	18	1200	2

<i>ssp. verticillata</i>	6	6	2	-	-	-	1100	2
<i>C. chlorophaea</i>	4	2	-	-	-	-	1000	2
<i>C. coccifera</i>	6	2	2	-	-	-	1200	2
<i>C. cornuta</i>	4	-	-	-	-	-	1000	1
<i>C. crispata</i>	4	2	-	-	-	-	1000	2
<i>C. decorticata</i>	6	2	-	-	-	-	1000	2
<i>C. ecmocyna</i>	6	2	2	2	2	-	1000	2
<i>C. fimbriata</i>	4	2	-	-	-	-	1100	2
<i>C. floerkeana</i>	4	2	-	-	-	-	1000	2
<i>C. furcata</i>	4	2	2	2	-	-	1000	2
<i>C. gracilis</i>	8	2	-	-	2	-	1000	2
<i>C. macilenta</i>	4	-	-	-	-	-	1000	1
<i>C. phyllophora</i>	2	-	-	-	-	-	1000	1
<i>C. rangiformis</i>	-	4	2	2	-	-	1100	2
<i>C. turgida</i>	-	2	2	2	2	-	1200	3
<i>Dactylina arctica</i>	-	4	2	-	-	8	1500	4
<i>Hypogymnia physodes</i>	2	-	2	4	2	-	1300	3
<i>H. vittata</i>	-	2	-	-	-	-	1100	2
<i>Icmadophila ericetorum</i>	2	4	4	-	-	-	1100	2
<i>Lecanora epibryon</i>	2	2	2	4	2	-	1300	3
<i>Ochrolechia grimmiae</i>	-	2	-	4	-	2	1300	3
<i>Peltigera aphthosa</i>	4	2	-	-	1	-	1000	2
<i>P. didactyla</i>	2	-	-	-	2	-	1000	2
<i>P. leucophlebia</i>	4	2	-	2	2	-	1000	2
<i>P. polydactylon</i>	2	-	-	-	-	-	1000	1
<i>P. rufescens</i>	-	2	4	-	-	2	1200	3
<i>P. scabrosa</i>	-	2	2	-	4	2	1400	3
<i>P. venosa</i>	4	-	-	2	4	-	1400	3
<i>Pertusaria dactylina</i>	-	-	2	2	6	2	1400	4
<i>Rinodina turfacea</i>	4	-	2	-	4	-	1400	3
<i>Stereocaulon alpinum</i>	-	3	-	6	-	3	1300	3
<i>S. tomentosum</i>	2	2	-	-	2	-	1100	3
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	3	-	-	-	-	-	1000	1

Таблица 0.7

Характеристика распределения редко встречающихся видов (категория «О» - единичные находки)

Виды, обнаруженные в нижней части горно-тундрового пояса	Виды, обнаруженные в средней части горно-тундрового пояса	Виды, обнаруженные в верхней части пояса горных тундр
Эпилитные виды		
<i>Aspicilia gibbosa</i> , <i>Buellia insignis</i> , <i>Phaeophyscia endococcina</i> , <i>Ph. hispidula</i> , <i>Physcia dubia</i> , <i>Platismatia glauca</i> , <i>Stereocaulon dactylophillum</i> , <i>Vulpicida juniperinus</i> , <i>Xanthoparmelia conspersa</i> , <i>X. somploensis</i>	<i>Physconia muscigena</i> , <i>Porpidia superba</i> , <i>Stereocaulon vesuvia-num</i> , <i>Rhizocarpon petra-eum</i> , <i>Umbilicaria sub-glabra</i>	<i>Rhizocarpon atroflavescens</i> ,
Эпигейные виды		
<i>Arthrorhaphis citrinella</i> , <i>Cladonia cervicornis</i> , <i>C. coniocraea</i> , <i>C. cyanipes</i> , <i>C.</i>	<i>Baeomyces placophyllus</i> , <i>Sphaerophorus</i>	<i>Pertusaria panyrga</i> , <i>Solorina crocea</i>

<i>digitata</i> , <i>C. macrophyllodes</i> , <i>Dibaeis baeomyces</i> , <i>Nephroma arcticum</i> , <i>N. parile</i> , <i>Ochrolechia androgyna</i> , <i>O. frigida</i> , <i>Peltigera canina</i> , <i>P. horizontalis</i> , <i>Psoroma hypnorum</i> , <i>Rinodina mniaraea</i> , <i>Stereocaulon condensatum</i> ,	<i>globosus</i> , <i>Vulpicida tilesii</i>
--	--

Таблица 0.8

Зональная характеристика высотного распределения эпилитных лишайников

Высотные группы: 1 - виды, экологический оптимум которых находится ниже верхней границы леса, 2 - виды с экологическим оптимумом в нижней части горно-тундрового пояса, 3 - виды с относительно равномерным распределением в пределах горно-тундрового пояса, 4 - виды, тяготеющие к верхней части пояса горных тундр и холодным гольцовым пустыням

Класс встречаемости: P - постоянный вид, встречаемость более 50%; N - нередкий вид, встречаемость 26-50%; S - спорадически встречающийся вид, встречаемость 10-25%; U - редко встречающийся вид, встречаемость менее 10%

Виды	Северный Урал	Приполярный Урал	Полярный Урал
<i>Acarospora fuscata</i>	2U	2U	2U
<i>Alectoria ochroleuca</i>	3N	4S	3S
<i>Allantoparmelia alpicola</i>	4U	3S	3S
<i>Amygdalaria panaeola</i>	4U	4U	3S
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	2P	2P	2N
<i>A. incurva</i>	3U	3S	3N
<i>A. separata</i>	3U	3U	3U

<i>Asahinea scholanderi</i>	-	4U	4U
<i>Aspicilia caesiocinerea</i>	2S	2N	2S
<i>A. cinerea</i>	3S	3S	3S
<i>A. cupreoatra</i>	2U	-	-
<i>A gibbosa</i>	2U	-	3U
<i>Brodoa intestiniformis</i>	4U	3U	3S
<i>Bryocaulon divergens</i>	4N	4S	3N
<i>Bryoria chalybeiformis</i>	2U	-	2U
<i>Buellia badia</i>	2U	2U	2U
<i>Caloplaca vitellinula</i>	3U	3U	-
<i>Candelariella vitellina</i>	2S	2U	3U
<i>Cetraria aculeata</i>	2U	3U	-
<i>C. muricata</i>	3U	3U	2U
<i>C. odontella</i>	3S	3U	3S
<i>Chrysothrix chlorina</i>	2U	2U	3U
<i>Cladina mitis</i>	2U	2U	2U
<i>C. rangiferina</i>	3U	3U	3U
<i>Cladonia bellidiflora</i>	3S	3U	3S
<i>C. fimbriata</i>	2U	2U	2U
<i>C. furcata</i>	3U	3U	-
<i>C. macrophylla</i>	2U	2S	2U
<i>C. uncialis</i>	3U	3U	3U
<i>Lasallia pensylvanica</i>	2S	3N	3N
<i>L. pustulata</i>	2S	3S	2S
<i>Lecanora cenisia</i>	2S	2S	2S
<i>L. intricata</i>	-	2S	2S
<i>L. polytropa</i>	3P	3P	3P
<i>L. rupicola</i>	-	2U	2U
<i>Lecidea confluens</i>	2S	-	-
<i>L. fuscoatra</i>	3U	3U	3S
<i>L. lapicida</i>	4P	4S	3P
<i>L. silacea</i>	-	-	2U
<i>Melanelia commixta</i>	4U	4S	3S
<i>M. hepatizon</i>	4N	3N	3N
<i>M. panniformis</i>	4U	2U	2S
<i>M. stygia</i>	4N	4N	3N
<i>Ochrolechia lactea</i>	3S	3S	2U
<i>O. tartarea</i>	2U	3U	3S
<i>Ophioparma ventosa</i>	3P	3P	3P
<i>Parmelia omphalodes</i>	3S	3S	3U
<i>P. saxatilis</i>	3P	3N	2N
<i>Pertusaria dactylina</i>	4U	3U	-

<i>P. geminipara</i>	4U	-	-
<i>Porpidia albocoerulescens</i>	3U	3U	-
<i>P. cinereoatra</i>	2U	2U	-
<i>P. crustulata</i>	-	2U	-
<i>P. flavicunda</i>	4N	3N	3N
<i>P. macrocarpa</i>	-	3U	2U
<i>P. melinodes</i>	4U	-	2U
<i>P. superba</i>	3U	-	-
<i>Protoparmelia badia</i>	3N	3N	2S
<i>Pseudephebe pubescens</i>	3U	4U	3S
<i>Rhizocarpon alpicola</i>	-	4U	3S
<i>Rh. badioatrum</i>	3N	3S	3S
<i>Rh. eupetraeum</i>	2U	-	2U
<i>Rh. eupetrarioides</i>	2S	3U	3U
<i>Rh. geographicum</i>	3P	3P	3P
<i>Rh. hochstetteri</i>	3S	3S	3S
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	3S	4N	3N
<i>Stereocaulon alpinum</i>	3U	4N	3N
<i>S. paschale</i>	3S	3P	3N
<i>S. tomentosum</i>	3U	4S	3S
<i>Tephromela armeniaca</i>	3S	3N	3N
<i>T. atra</i>	3N	3N	3S
<i>Tremolecia atrata</i>	3N	3P	3N
<i>Umbilicaria arctica</i>	3S	3S	3S
<i>U. cylindrica</i>	3S	4N	3N
<i>U. decussata</i>	3U	4N	3U
<i>U. deusta</i>	2S	3S	3S
<i>U. hirsuta</i>	2U	3S	3U
<i>U. hyperborea</i>	3S	3S	3N
<i>U. polyphylla</i>	2S	3N	2U
<i>U. proboscidea</i>	2N	3P	3P
<i>U. torrefacta</i>	3U	3S	3S

Таблица 0.9

Зональная характеристика высотного распределения эпигейных лишайников

Высотные группы: 1 - виды, экологический оптимум которых находится ниже верхней границы леса, 2 - виды с экологическим оптимумом в нижней части горно-тундрового пояса, 3 - виды с относительно равномерным распределением в пределах горно-тундрового пояса, 4 - виды, тяготеющие к верхней части пояса горных тундр и холодным гольцовым пустыням

Класс встречаемости: P - постоянный вид, встречаемость более 50%; N - нередкий вид, встречаемость 26-50%; S - спорадически встречающийся вид, встречаемость 10-25%; U - редко встречающийся вид, встречаемость менее 10%; O - единичные находки

Виды	Северный Урал	Приполярный Урал	Полярный Урал
<i>Alectoria nigricans</i>	4S	4N	4N
<i>A. ochroleuca</i>	3P	4P	3P

<i>Arthrorhaphis citrinella</i>	1O	2O	2O
<i>Asahinea chrysantha</i>	4U	4N	4N
<i>A. scholanderi</i>	-	4O	4U
<i>Baeomyces carneus</i>	-	-	2O
<i>B. placophyllus</i>	1O	-	3U
<i>Bryonora castanea</i>	-	-	3U
<i>Bryoria nitidula</i>	3S	3U	2U
<i>Catapirenium cinereum</i>	-	-	3U
<i>Cetraria aculeata</i>	1U	3U	-
<i>C. ericetorum</i>	2U	3S	3U
<i>C. islandica</i>	4P	3P	3P
<i>C. laevigata</i>	2P	2P	3N
<i>C. nigricans</i>	4U	4N	3N
<i>C. odontella</i>	3S	3S	3S
<i>Cetrariella delisei</i>	4S	3N	3N
<i>Cladina arbuscula</i>	2P	2P	2P
<i>C. mitis</i>	2P	2P	2P
<i>C. rangiferina</i>	3P	3P	3P
<i>C. stellaris</i>	2P	2P	2P
<i>Cladonia acuminata</i>	2U	-	-
<i>C. amaurocraea</i>	2P	2P	2S
<i>C. bellidiflora</i>	3S	3N	3S
<i>C. cariosa</i>	2U	2U	2U
<i>C. carneola</i>	2S	3N	3S
<i>C. cenotea</i>	1U	1U	1U
<i>C. cervicornis</i>	2O	2U	2U
<i>C. cervicornis ssp. verticillata</i>	2U	3U	3O
<i>C. chlorophaea</i>	2U	2U	2U
<i>C. coccifera</i>	2S	3P	3P
<i>C. coniocraea</i>	2O	2U	1U
<i>C. cornuta</i>	1U	2U	2S
<i>C. crispata</i>	2U	2S	2U
<i>C. cyanipes</i>	1O	1U	2S
<i>C. decorticata</i>	2U	2S	2U
<i>C. deformis</i>	2S	2N	2S
<i>C. digitata</i>	1O	1U	-
<i>C. ecmocyna</i>	2U	2S	2S
<i>C. fimbriata</i>	2U	2U	2U
<i>C. floerkeana</i>	2U	2U	-
<i>C. furcata</i>	3S	3N	3U
<i>C. gracilis</i>	2U	3S	3U
<i>C. gracilis ssp. elongata</i>	2S	3N	3N

<i>C. macilenta</i>	1U	-	-
<i>C. macroceras</i>	3S	2S	2U
<i>C. macrophylla</i>	2U	3S	3S
<i>C. macrophyllodes</i>	2O	3S	3S
<i>C. ochrochlora</i>	-	2O	-
<i>C. peziziformis</i>	3S	3U	2U
<i>C. phyllophora</i>	1S	2S	2S
<i>C. pleurota</i>	2S	3S	2S
<i>C. pyxidata</i>	2S	3N	3S
<i>C. rangiformis</i>	3U	2U	-
<i>C. squamosa</i>	2S	2U	2U
<i>C. stricta</i>	-	2U	2S
<i>C. subulata</i>	1U	1U	1U
<i>C. turgida</i>	3U	2U	-
<i>C. uncialis</i>	3S	3N	3N
<i>Dactylina arctica</i>	4U	3N	3P
<i>D. madreporiformis</i>	-	-	3U
<i>D. ramulosa</i>	-	-	2U
<i>Dibaeis baeomyces</i>	2O	3U	3U
<i>Flavocetraria cucullata</i>	3P	3P	3P
<i>F. nivalis</i>	3S	3S	3S
<i>Hypogymnia physodes</i>	2U	-	-
<i>H. vittata</i>	2U	2U	-
<i>Icmadophila ericetorum</i>	2U	2U	2U
<i>Lecanora epibryon</i>	2U	3U	2U
<i>Mycobilimbia hypnorum</i>	-	3U	-
<i>Nephroma arcticum</i>	2O	3N	3N
<i>N. expallidum</i>	-	3U	3U
<i>N. parile</i>	2O	2U	-
<i>Ochrolechia androgyna</i>	2O	2O	2U
<i>O. frigida</i>	2O	2O	2U
<i>O. grimmiae</i>	3U	3U	3U
<i>O. upsaliensis</i>	2U	3U	3U
<i>Pannaria pezizoides</i>	3U	-	3U
<i>Peltigera aphthosa</i>	2U	2S	2S
<i>P. canina</i>	1O	1U	2U
<i>P. didactyla</i>	2U	2U	2U
<i>P. horizontalis</i>	1O	2U	2O
<i>P. lepidophora</i>	1O	1O	-
<i>P. leucophlebia</i>	2U	2U	2U
<i>P. malacea</i>	2S	3S	3S
<i>P. polydactylon</i>	1U	2S	2U

<i>P. rufescens</i>	3U	3S	3S
<i>P. scabrosa</i>	3U	2S	2S
<i>P. venosa</i>	3U	3U	2U
<i>Pertusaria dactylina</i>	4U	4S	3U
<i>P. geminipara</i>	4S	3U	2U
<i>P. oculata</i>	-	-	2O
<i>P. panyrga</i>	4O	-	3U
<i>Piloporus robustus</i>	3S	4N	3N
<i>Psoroma hypnorum</i>	1O	3U	3U
<i>Rinodina turfacea</i>	3U	2U	3U
<i>Solorina crocea</i>	4O	4S	3S
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	3S	4N	3N
<i>S. globosus</i>	3O	4S	3N
<i>Stereocaulon alpinum</i>	3U	4N	3N
<i>S. glareosum</i>	-	3U	3U
<i>S. grande</i>	-	-	2O YG
<i>S. paschale</i>	3S	3P	3N
<i>S. tomentosum</i>	3U	4U	3S
<i>Thamnolia vermicularis</i>	4S	4N	3P
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	1U	3S	2U
<i>Vulpicida tilesii</i>	3O	3O	3O

Таблица 0.10

Изменение состава видов-доминантов сообществ эпилитных лишайников с высотой на разных широтных отрезках Уральского хребта

Высотные ступени*	Северный Урал	Приполярный Урал	Полярный Урал
2	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecidea lapicida</i> , <i>Ophioparma ventosa</i> , <i>Protoparmelia badia</i> , <i>Umbilicaria proboscidea</i> ,	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecidea lapicida</i> , <i>Ophioparma ventosa</i> , <i>Umbilicaria proboscidea</i> , <i>Parmelia saxatilis</i> ,	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecidea lapicida</i> , <i>Ophioparma ventosa</i> , <i>Umbilicaria proboscidea</i> , <i>Parmelia saxatilis</i> ,

	<i>Parmelia saxatilis</i> , <i>P. omphalodes</i>	<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	<i>Arctoparmelia centrifuga</i>
3	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecidea lapicida</i> , <i>Ophioparma ventosa</i> , <i>Lecanora atra</i> , <i>Porpidia flavicunda</i> , <i>Ochrolechia lactea</i> , <i>Umbilicaria proboscidea</i> , <i>U. cylindrica</i> , <i>Lasallia pensylvanica</i> , <i>Arctoparmelia centrifuga</i>	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecidea lapicida</i> , <i>Ophioparma ventosa</i> , <i>Porpidia flavicunda</i> , <i>Umbilicaria proboscidea</i> , <i>U. cylindrica</i> , <i>U. arctica</i> , <i>Lasallia pensylvanica</i> , <i>Arctoparmelia centrifuga</i>	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecidea lapicida</i> , <i>Porpidia flavicunda</i> , <i>Tremolecia atrata</i> , <i>Umbilicaria proboscidea</i> , <i>U. cylindrica</i> , <i>U. arctica</i> , <i>Lasallia pensylvanica</i> , <i>Arctoparmelia centrifuga</i> , <i>Melanelia hepatizon</i>
4	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecidea lapicida</i> , <i>Tremolecia atrata</i> , <i>Lecanora polytropa</i> , <i>Umbilicaria proboscidea</i> , <i>U. cylindrica</i> , <i>U. arctica</i> , <i>Melanelia hepatizon</i> , <i>M. stygia</i>	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecidea lapicida</i> , <i>Tremolecia atrata</i> , <i>Lecanora polytropa</i> , <i>Umbilicaria proboscidea</i> , <i>U. cylindrica</i> , <i>U. arctica</i> , <i>Melanelia hepatizon</i>	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecidea lapicida</i> , <i>Tremolecia atrata</i> , <i>Lecanora polytropa</i> , <i>Umbilicaria proboscidea</i> , <i>U. cylindrica</i> , <i>U. arctica</i> , <i>Melanelia hepatizon</i> , <i>M. stygia</i>

* 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 - центральная часть пояса горных тундр, 4 - холодные гольцовые пустыни

Таблица 0.11

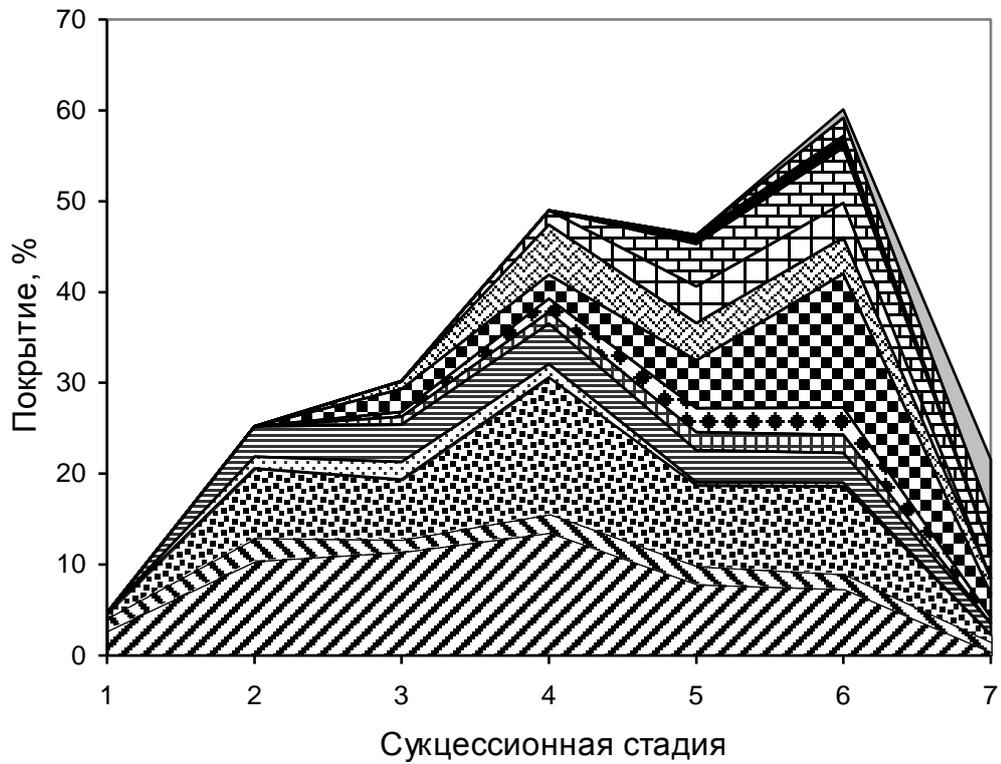
Изменение состава видов-доминантов сообществ эпигейных лишайников с высотой на разных широтных отрезках Уральского хребта

Высотные ступени*	Северный Урал	Приполярный Урал	Полярный Урал
Каменистые тундры			
2	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i> , <i>Cladonia uncialis</i>	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i> , <i>Cladonia uncialis</i>	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Bryocaulon divergens</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F.</i>

			<i>nivalis</i> , <i>Cladonia uncialis</i>
3	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i> <i>C. uncialis</i> , <i>C. mitis</i>	<i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i> <i>C. uncialis</i> , <i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Bryocaulon divergens</i> , <i>C. mitis</i> <i>Stereocaulon paschale</i>	<i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>F. nivalis</i> <i>C. uncialis</i> , <i>Bryocaulon divergens</i> , <i>Sphaerophorus fragilis</i> , <i>Stereocaulon alpinum</i> , <i>Cetraria nigricans</i>
4	<i>Cetraria islandica</i> , <i>Alectoria nigricans</i> , <i>Sphaerophorus fragilis</i>	<i>Flavocetraria nivalis</i> , <i>Alectoria nigricans</i> , <i>Cetraria odontella</i> , <i>Bryocaulon divergens</i> , <i>Sphaerophorus fragilis</i> <i>Stereocaulon alpinum</i>	<i>Alectoria nigricans</i> , <i>Sphaerophorus fragilis</i> , <i>Thamnia vermicularis</i> , <i>Flavocetraria nivalis</i>
<i>Лишайниковые тундры</i>			
2	<i>Cladina stellaris</i> , <i>C. arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i>	<i>Cladina stellaris</i> , <i>C. arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>Stereocaulon paschale</i> , <i>Cladonia amaurocraea</i>	<i>C. arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> <i>Cladina stellaris</i> <i>Cetraria islandica</i> <i>C. laevigata</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>
3	<i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i>	<i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>C. laevigata</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>Stereocaulon paschale</i> , <i>Cetrariella delisei</i>	<i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>C. laevigata</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>Stereocaulon paschale</i> , <i>Alectoria ochroleuca</i>

4	<i>Cetraria islandica</i> , <i>Alectoria ochroleuca</i> ,	<i>Alectoria nigricans</i> , <i>Cetraria odontella</i> , <i>Flavocetraria nivalis</i> , <i>Bryocaulon divergens</i> , <i>Sphaerophorus fragilis</i> , <i>Stereocaulon alpinum</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Alectoria ochroleuca</i>	<i>Alectoria nigricans</i> , <i>Cladina arbuscula</i> , <i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Flavocetraria nivalis</i> , <i>Cladonia amaurocraea</i>
---	--	---	--

* 2 - нижняя часть пояса горных тундр, 3 - центральная часть пояса горных тундр, 4 - холодные гольцовые пустыни



○ Rhizocarpon geographicum	▨ Lecanora polytropa
▩ Lecidea pantherina	▩ Tremolecia atrata
▩ Porpidia flavicunda	▩ Protoparmelia badia
▩ Ochrolechia lactea	▩ Ophioparma ventosa
▩ Umbilicaria proboscidea	▩ Lasallia pensylvanica
▩ Arctoparmelia centrifuga	■ Melanelia stygia
▩ Sphaerophorus fragilis	▩ Alectoria ochroleuca

Рисунок 0.1 Изменение покрытия некоторых наиболее распространенных видов эпилитных лишайников в ходе сукцессий на пироксенитах, %

Доминанты и индикаторные виды сукцессионных стадий

Стадии	Доминанты	Индикаторные виды
1	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecanora polytropa</i>	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecanora polytropa</i>
	<i>Aspicilia caesiocinerea</i> , <i>Lecidea pantherina</i>	<i>Aspicilia caesiocinerea</i> , <i>Lecanora polytropa</i> , <i>Lecidea pantherina</i>
2	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecidea pantherina</i>	<i>Porpidia flavicunda</i> , <i>Tephromela armeniaca</i> , <i>Tremolecia atrata</i>
	<i>Aspicilia caesiocinerea</i> , <i>Lecidea pantherina</i>	<i>Aspicilia cinerea</i> , <i>Caloplaca vitellinula</i> , <i>Placynthium nigrum</i> , <i>Tremolecia atrata</i> , <i>Xanthoria elegans</i>
3	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Lecidea pantherina</i> , <i>Porpidia flavicunda</i>	<i>Ophioparma ventosa</i> , <i>Ochrolechia lactea</i> , <i>Protoparmelia badia</i> , виды <i>Umbilicaria</i>
	<i>Aspicilia caesiocinerea</i> , <i>Lecidea pantherina</i> , <i>Xanthoria elegans</i>	<i>Ochrolechia lactea</i>
4	<i>Lecidea pantherina</i> , <i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Porpidia flavicunda</i> , <i>Umbilicaria proboscidea</i>	<i>Arctoparmelia centrifuga</i> , <i>Melanelia hepatizon</i> , <i>Lasallia pensylvanica</i>
	<i>Aspicilia caesiocinerea</i> , <i>Lecidea pantherina</i> , <i>Ochrolechia lactea</i> , <i>Xanthoria elegans</i>	<i>Physcia caesia</i>
5	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Ophioparma ventosa</i> , <i>Lasallia pensylvanica</i> , <i>L. pustulata</i> , <i>Arctoparmelia centrifuga</i>	<i>Melanelia commixta</i> , <i>M. stygia</i> , <i>Parmelia saxatilis</i>
	<i>Aspicilia caesiocinerea</i> , <i>Ochrolechia lactea</i> , <i>Xanthoria elegans</i> , <i>Physcia caesia</i>	<i>Physcia sciastra</i> , <i>Ramalina pollinaria</i> , <i>Xanthoparmelia conspersa</i>
6	<i>Rhizocarpon geographicum</i> , <i>Ophioparma ventosa</i> , <i>Umbilicaria proboscidea</i> , <i>Arctoparmelia centrifuga</i>	<i>Alectoria ochroleuca</i> , <i>Sphaerophorus fragilis</i>
	<i>Aspicilia caesiocinerea</i> , <i>Lecidea pantherina</i> , <i>Ochrolechia lactea</i> , <i>Xanthoria elegans</i> , <i>Physcia caesia</i>	<i>Physcia dubia</i> , <i>Vulpicida tilesii</i>

Изменение видового разнообразия и ценотического статуса эпилитных лишайников в ходе сукцессий

1-7 – стадии сукцессии;

Ценотический статус: Д – доминант, С – содоминант, К – константный вид, Н – сопутствующий вид, П – редкий вид, Е – особые местообитания

Виды	Сообщества						
	Первичные лабильные сообщества						Каменистые тундры
	Сукцессионные стадии						
	1	2	3	4	5	6	7(А)
<i>Adelolecia pilati</i>	-	-	Н	-	-	-	-
<i>Alectoria nigricans</i>	-	-	-	-	-	Н	К
<i>A. ochroleuca</i>	-	-	-	-	-	К	С-Д
<i>Allantoparmelia alpicola</i>	-	-	-	-	Н	Н	Н
<i>Amygdalaria panaeola</i>	-	-	Н	-	-	-	-
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	-	-	-	Н	С	С	Н-К
<i>A. incurva</i>	-	-	-	-	Н	Н	-
<i>A. separata</i>	-	-	-	-	-	Н	-
<i>Aspicilia caesiocinerea</i>	Д	К-Д	К-Д	К-Д	К-Д	Н-Д	Н
<i>A. cinerea</i>	-	Н	К-С	К	К	К	Н
<i>A. cupreoatra</i>	-	-	Н	-	-	-	-
<i>A. gibbosa</i>	-	-	Н	-	-	-	-
<i>A. verruculosa</i>	-	-	Н	-	-	-	-
<i>Bellemerea alpina</i>	-	Н	Н	Н	-	-	-
<i>B. cinereorufescens</i>	-	Н	Н	-	-	-	-
<i>Brodoa intestiniformis</i>	-	-	-	Н	Н	-	-
<i>Bryocaulon divergens</i>	-	-	-	-	-	Н	К
<i>Bryoria nitidula</i>	-	-	-	-	-	Н	Н
<i>Buellia aethalea</i>	-	-	Н	-	-	-	-
<i>B. insignis</i>	-	-	Н	Н	-	-	-
<i>Caloplaca vitellinula</i>	-	Н	Н	Н	Н	Н	-
<i>Candelariella aurella</i>	-	Н	Н	-	-	-	-
<i>C. vitellina</i>	Н	Н	К	К	К	Н	-
<i>Carbonea vorticosa</i>	-	Н	Н	-	-	-	-
<i>Catillaria chalybeia</i>	-	-	Н	-	-	-	-
<i>Cetraria aculeata</i>	-	-	-	-	-	Н	Н
<i>C. muricata</i>	-	-	-	-	-	Н	Н

<i>C. odontella</i>	-	-	-	-	-	H	H
<i>Chrysothrix chlorina</i>	-	-	-	E	E	-	-
<i>Cladonia bellidiflora</i>	-	-	-	-	-	H	H
<i>C. subulata</i>	-	-	-	-	-	H	-
<i>C. turgida</i>	-	-	-	-	-	H	H
<i>Dermatocarpon miniatum</i>	-	-	-	-	-	E	-
<i>Dibaes baeomyces</i>	-	-	-	-	-	Π	-
<i>Diploschistes muscorum</i>	-	-	-	-	H	H	-
<i>D. scruposus</i>	-	-	H	H	-	-	-
<i>Fuscidea kochiana</i>	-	-	H	H	-	-	-
<i>F. mollis</i>	-	-	-	H	H	-	-
<i>Hypogymnia physodes</i>	-	-	-	-	H	H	-
<i>H. vittata</i>	-	-	-	-	-	H	-
<i>Lasallia pensylvanica</i>	-	-	-	K	C	K	-
<i>L. pustulata</i>	-	-	-	K	C	K	H
<i>L. rossica</i>	-	-	-	-	P	-	-
<i>Lecanora bicinkta</i>	-	-	-	E	-	-	-
<i>L. cenisia</i>	-	-	-	H	H	-	-
<i>L. intricata</i>	-	-	H	H	-	-	-
<i>L. polytropa</i>	K	K	K	K	K	H	-
<i>L. rupicola</i>	-	-	-	H	H	-	-
<i>Lecidea confluens</i>	-	H	K	K	H	H	-
<i>L. fuscoatra</i>	-	-	H	-	-	H	-
<i>L. lapicida</i>	H	K	K	K	H	H	H
<i>L. pantherina</i>	Д	Д	Д	C	K	H	H
<i>L. silacea</i>	-	-	-	-	H	H	-
<i>Lecidella stigmatea</i>	-	-	H	-	-	-	-
<i>Lecidoma demissum</i>	-	-	-	H	H	-	-
<i>Leptogium saturninum</i>	-	-	-	-	-	E	-
<i>Melanelia commixta</i>	-	-	-	-	K	K	-
<i>M. hepatizon</i>	-	-	-	H	K	K	H
<i>M. infumata</i>	-	-	-	-	-	H	-
<i>M. panniformis</i>	-	-	-	-	H	-	-
<i>M. stygia</i>	-	-	-	-	K	K	H
<i>Miriquidica garovaglii</i>	-	-	H	-	-	-	-
<i>Mycoblastus sanguinarius</i>	-	-	-	-	H	-	-
<i>Nephroma isidiosum</i>	-	-	-	-	-	E	-
<i>N. parile</i>	-	-	-	-	-	E	-
<i>N. resupinatum</i>	-	-	-	-	-	E	-
<i>Ochrolechia androgyna</i>	-	-	-	-	-	E	-

<i>O. grimmiae</i>	-	-	-	-	-	H	H
<i>O. lactea</i>	-	-	H	K	K	H	H
<i>O. tartarea</i>	-	-	-	-	H	H	H
<i>Ophioparma ventosa</i>	-	-	K	K	C	C	H
<i>Orphniospora moriopsis</i>	-	-	-	Π	-	-	E
<i>Pannaria hookeri</i>	-	-	H	-	H	-	-
<i>P. rubiginosa</i>	-	-	-	-	-	Π	-
<i>Parmelia fraudans</i>	-	-	-	-	-	Π	-
<i>P. omphalodes</i>	-	-	-	-	H	K	-
<i>P. saxatilis</i>	-	-	-	-	H	K	H
<i>Pertusaria dactylina</i>	-	H	H	-	-	-	-
<i>Phaeophyscia endococcina</i>	-	-	-	-	-	H	-
<i>Ph. hispidula</i>	-	-	-	-	-	H	-
<i>Ph. sciastra</i>	-	-	-	-	H	H	-
<i>Physcia caesia</i>	-	-	H	K	Д	Д	H
<i>Ph. dubia</i>	-	-	-	-	-	H	-
<i>Physconia muscigena</i>	-	-	-	-	-	H	-
<i>Pilophorus robustus</i>	-	-	-	-	-	H	-
<i>Placynthium nigrum</i>	H	K	K	K	K	H	-
<i>Platismatia glauca</i>	-	-	-	-	H	-	-
<i>Porpidia albocoerulescens</i>	-	H	H	-	-	-	-
<i>P. cinereoatra</i>	-	H	H	-	-	-	-
<i>P. crustulata</i>	-	-	H	-	-	-	-
<i>P. flavicunda</i>	-	H	Д	C	K	H	H
<i>P. macrocarpa</i>	-	H	H	-	-	-	-
<i>P. melinodes</i>	-	H	H	-	-	-	-
<i>P. superba</i>	-	-	H	-	-	-	-
<i>Protoparmelia badia</i>	-	-	H	H	H	H	-
<i>Pseudephebe minuscula</i>	-	-	-	-	-	H	-
<i>P. pubescens</i>	-	-	-	-	H	H	-
<i>Ramalina capitata</i>	-	-	-	-	-	H	-
<i>R. pollinaria</i>	-	-	-	-	H	-	-
<i>R. roesleri</i>	-	-	-	-	H	-	-
<i>Rhizocarpon alpicola</i>	-	-	H	-	H	H	-
<i>R. atroflavescens</i>	-	H	K	K	H	H	H
<i>R. badioatrum</i>	-	H	K	H	H	H	-
<i>R. distinctum</i>	-	H	H	-	H	-	-
<i>R. eupetraeum</i>	H	H	K	K	H	H	-
<i>R. eupetraeoides</i>	H	H	H	H	-	-	-
<i>R. geminatum</i>	-	-	H	-	-	-	-

<i>R. geographicum</i>	Д	Д	Д	С	С	К	Н
<i>R. grande</i>	-	-	Н	Н	Н	Н	-
<i>R. hochstetteri</i>	Н	Н	Н	-	-	-	-
<i>R. obscuratum</i>	Н	Н	Н	-	-	-	-
<i>R. petraeum</i>	Н	Н	Н	-	-	-	-
<i>R. plicatile</i>	Н	Н	Н	-	-	-	-
<i>R. subgeminatum</i>	-	Н	Н	-	-	-	-
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	-	-	-	-	-	К	К
<i>S. globosus</i>	-	-	-	-	-	Н	Н
<i>Sporastatia testudinea</i>	-	Н	-	-	-	-	-
<i>Stereocaulon alpinum</i>	-	-	-	-	-	Н	К
<i>S. botryosum</i>	-	-	-	-	-	Н	Н
<i>S. dactylophyllum</i>	-	-	-	-	-	Е	-
<i>S. paschale</i>	-	-	-	-	-	Н	К
<i>S. subcoralloides</i>	-	-	-	-	-	Н	Н
<i>S. vesuvianum</i>	-	-	-	-	-	Е	-
<i>Tephromela aglaea</i>	-	Н	Н	Н	-	-	-
<i>T. armeniaca</i>	-	Н	К	Н	Н	Н	-
<i>T. atra</i>	-	-	Н	К	Н	Н	-
<i>Tremolecia atrata</i>	-	К	К	К	Н	Н	-
<i>Umbilicaria arctica</i>	-	-	Н	К	Н	-	-
<i>U. crustulosa</i>	-	-	-	Н	-	-	-
<i>U. cylindrica</i>	-	-	Н	К	К	Н	Н
<i>U. decussata</i>	-	-	-	К	К	Н	-
<i>U. deusta</i>	-	-	-	Е	Е	Е	-
<i>U. hirsuta</i>	-	-	Н	Н	Н	-	-
<i>U. hyperborea</i>	-	-	Н	К	К	-	-
<i>U. polyphylla</i>	-	-	-	Н	Н	Н	-
<i>U. proboscidea</i>	-	-	Н	Д	К	К	Н
<i>U. subglabra</i>	-	-	-	Н	Н	-	-
<i>U. torrefacta</i>	-	-	Н	К	Н	-	-
<i>U. vellea</i>	-	-	-	Е	Н	Е	-
<i>U. virginis</i>	-	-	-	П	-	-	-
<i>Vulpicida juniperinus</i>	-	-	-	-	-	Н	Н
<i>V. tilesii</i>	-	-	-	-	-	Н	Н
<i>Xanthoparmelia conspersa</i>	-	-	-	-	Н	-	Н
<i>X. somploensis</i>	-	-	-	-	-	Н	Н
<i>X. tinctina</i>	-	-	-	-	-	Н	-
<i>Xanthoria elegans</i>	Е	С	С	С	С	К	К
<i>X. sorediata</i>	-	-	П	-	-	-	-

Таблица 0.3

Изменение коэффициента агрессивности некоторых лишайников в ходе сукцессий на пироксенитах

Виды	Сукцессионные стадии						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Rhizocarpon geographicum</i>	0	+0.2	+0.2	+0.6	+0.9	+0.9	+0.9
<i>Lecanora polytropa</i>	+0.4	+1	+0.6	+0.6	+0.8	+1	+1
<i>Lecidea pantherina</i>	+0.2	-0.6	-0.8	-0.4	0	+0.6	+0.8
<i>Protoparmelia badia</i>	-	-	-0.5	-0.7	-0.6	0	-
<i>Ochrolechia lactea</i>	-	-	-0.8	-0.5	-0.1	0	+0.6
<i>Ophioparma ventosa</i>	-	-	-1	-1	-0.7	+0.2	+0.6
<i>Lasallia pensylvanica</i>	-	-	-	-0.5	-0.5	-0.3	-
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	-	-	-	-0.8	-0.8	-0.6	0
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	-	-	-	-	-	-0.5	0
<i>Alectoria ochroleuca</i>	-	-	-	-	-	-1	-0.2

Таблица 0.4

Коэффициент агрессивности некоторых лишайников на разных горных породах

Виды	Горные породы		
	Дуниты	Пироксениты	Амфиболиты
<i>Rhizocarpon geographicum</i>	–	0 – +0.9	0 – +0.7
<i>Lecanora polytropa</i>	+0.2 – +1	+0.4 – +1	+0.4 – +1
<i>Lecidea pantherina</i>	0 – +1	-0.6 – +0.8	-0.5 – +1
<i>Aspicilia caesiocinerea</i>	+0.2 – +1	+0.4 – +1	+0.6 – +1
<i>Protoparmelia badia</i>	–	0 – 0.7	+0.2 – +0.8
<i>Ochrolechia lactea</i>	-0.6 – +0.6	-0.8 – +0.6	-0.5 – +0.6
<i>Ophioparma ventosa</i>	-	-1 – +0.6	-0.8 – +0.7
<i>Xanthoria elegans</i>	-1 – +0.1	-0.6 – +0.1	–
<i>Lasallia pensylvanica</i>	–	-0.3 – -0.7	-0.2 – -0.6
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	–	0 – -0.8	0 – -0.7
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	–	0 – -0.5	-0.1 – -0.5
<i>Alectoria ochroleuca</i>	-0.5	-1 – -0.2	-1 – -0.4

Таблица 0.5

Изменение встречаемости (В, класс*) и покрытия (П, %) некоторых лишайников в эпилитных сообществах второй сукцессионной стадии в зависимости от высоты над уровнем моря на пироксенитовых россыпях горы Косьвинский Камень (Северный Урал)

Виды	Высота над уровнем моря, м					
	1100		1300		1500	
	В	П	В	П	В	П
<i>Aspicilia caesiocinerea</i>	S	1±0.2	U	0	-	-
<i>A. cinerea</i>	U	0	U	0	U	0
<i>Candelariella vitellina</i>	S	1±0.2	-	-	-	-
<i>Lecanora polytropa</i>	P	4±0.5	P	2±0.4	P	3±0.5
<i>Lecidea confluens</i>	N	3±0.5	N	2±0.4	S	3±0.6
<i>L. lapicida</i>	N	2±0.5	S	1±0.2	S	1±0.5
<i>L. pantherina</i>	P	4±0.5	P	5±0.5	P	4±0.5
<i>Pertusaria dactylina</i>	-	-	U	0	-	-
<i>Placynthium nigrum</i>	U	0	-	-	-	-
<i>Porpidia flavicunda</i>	U	0	N	2±0.3	P	3±0.5
<i>Rhizocarpon atroflavescens</i>	U	0	U	0	U	0
<i>R. badioatrum</i>	S	1±0.3	S	1±0.5	S	1±0.5
<i>R. eupetraeum</i>	S	1±0.5	S	1±0.4	U	1±0.3
<i>R. geographicum</i>	P	8±1	P	7±0.6	P	10±1.2
<i>Tephromela armeniaca</i>	N	4±0.5	N	4±0.4	N	3±0.2
<i>Tremolecia atrata</i>	N	1±0.5	N	3±0.5	N	4±0.6

* P - постоянный вид, встречаемость более 50%,

N - нередкий вид, встречаемость 26-50%,

S - спорадически встречающийся вид, встречаемость 10-25%,

U - редко встречающийся вид, встречаемость менее 10%,

O - единичные находки

Таблица 0.6

Таблица 4.6. Изменение встречаемости (В, класс*) и покрытия (П, %) лишайников в эпилитных сообществах пятой сукцессионной стадии в зависимости от высоты над уровнем моря на пироксенитовых россыпях горы Косьвинский Камень (Северный Урал)

Виды	Высота над уровнем моря, м					
	1100		1300		1500	
	В	П	В	П	В	П
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	P	6±0.7	P	3±0.5	N	1±0.1
<i>A. incurva</i>	-	-	U	0	-	-
<i>Aspicilia caesiocinerea</i>	S	1±0.2	-	-	-	-
<i>Brodoa intestiniformis</i>	-	-	S	1	S	1±
<i>Lasallia pensylvanica</i>	N	2±0.5	N	2±0.3	N	3±0.5
<i>L. pustulata</i>	S	1±0.5	N	2±0.5	S	1±0.5
<i>Lecanora cenisia</i>	N	2±0.3	N	2±0.3	N	1±0.5
<i>L. polytropha</i>	P	3±0.5	P	2±0.3	P	5±0.8
<i>Lecidea confluens</i>	N	2±0.5	N	2±0.3	N	2±0.2
<i>L. lapicida</i>	S	2±0.5	S	1±0.2	S	1±0.2
<i>L. pantherina</i>	P	12±1.2	P	9±1.1	P	8±1.0
<i>Lecidoma demissum</i>	-	-	U	0	-	-
<i>Melanelia commixta</i>	-	-	N	2±0.6	S	1±0.5
<i>M. hepatizon</i>	S	7±1.0	N	3±0.2	S	1±0.1
<i>M. panniformis</i>	U	0	-	-	-	-
<i>M. stygia</i>	S	2±0.5	S	1±0.3	S	0.5±0.7
<i>Ochrolechia lactea</i>	S	1±0.3	S	2±0.5	U	0.5±0.8
<i>O. tartarea</i>	-	-	U	0	-	-
<i>Ophioparma ventosa</i>	P	10±1.2	P	7±1.0	P	5±0.8
<i>Parmelia omphalodes</i>	-	-	S	2±0.2	S	1±0.3
<i>Placynthium nigrum</i>	U	0	-	-	-	-
<i>Porpidia flavicunda</i>	N	3±0.5	P	4±0.5	P	7±1.1
<i>Protoparmelia badia</i>	N	2±0.3	N	2±0.2	N	1±0.3
<i>Pseudophebe pubescens</i>	-	-	S	0	-	-

<i>Rhizocarpon atroflavescens</i>	-	-	U	0	U	0
<i>R. badioatrum</i>	U	0	S	1±0.3	S	1±0.3
<i>R. eupetraeum</i>	S	2±	S	3	-	-
<i>R. geographicum</i>	P	7±0.8	P	8±1	P	11±0.7
<i>Tephromela armeniaca</i>	S	1±	N	2±	S	1.5±
<i>T. atra</i>	S	1.5±	S	0	-	-
<i>Tremolecia atrata</i>	S	0.5±	N	2±	N	4±
<i>Umbilicaria arctica</i>	-	-	U	0	S	1±
<i>U. cylindrica</i>	P	5±0.7	P	11±1.5	P	7±1
<i>U. decussata</i>	-	-	U	1±	S	2±
<i>U. deusta</i>	U	0	-	-	-	-
<i>U. hirsuta</i>	-	-	U	0	-	-
<i>U. hyperborea</i>	-	-	-	-	U	0
<i>U. polyphylla</i>	S	1±	N	2±	S	0.5±
<i>U. proboscidea</i>	P	3±0.4	P	6±1	P	11±
<i>U. subglabra</i>	-	-	O	0	-	-
<i>U. torrefacta</i>	-	-	-	-	U	0
<i>U. vellea</i>	-	-	-	-	U	0
Число видов	27		34		31	

* P - постоянный вид, встречаемость более 50%,

N - нередкий вид, встречаемость 26-50%,

S - спорадически встречающийся вид, встречаемость 10-25%,

U - редко встречающийся вид, встречаемость менее 10%,

O - единичные находки.

Таблица 0.7

Изменение видового разнообразия и ценотического статуса эпигейных лишайников в ходе сукцессий

Д – доминант, С – содоминант, К – константный вид, Н – сопутствующий вид, П – редкий вид, Е – особые местообитания

Виды	Субсерии и стадии							
	Скальная			Мелкоземна я		Щебниста я		С
	Б	А	В	А	В	А	В	
<i>Alectoria nigricans</i>	Н	Н	Н	Н	-	Н	Н	Н
<i>A. ochroleuca</i>	К	Д-С	Д-С	К	Н	С-Д	К	К
<i>Arthrorhaphis citrinella</i>	-	-	-	П	-	-	-	-
<i>Asahinea chrysantha</i>	-	-	П	-	П	-	Н	П
<i>A. scholanderi</i>	-	П	П	-	П	П	П	П
<i>Baeomyces carneus</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>B. placophyllus</i>	-	П	Н	-	-	-	П	П
<i>B. rufus</i>	-	-	-	П	-	П	П	-
<i>Brodoa intestiniformis</i>	П	П	-	-	-	П	П	-
<i>Bryocaulon divergens</i>	Н	К	Н	Н	П	К	Н	Н
<i>Bryonora castanea</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>Bryoria chalybeiformis</i>	-	-	П	-	-	-	П	П
<i>B. nitidula</i>	П	П	-	П	-	-	-	-
<i>Caloplaca jungermanniae</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>Catapyrenium cinereum</i>	-	-	-	-	П	-	-	-
<i>Cetraria aculeata</i>	П	П	П	П	П	П	П	П
<i>C. ericetorum</i>	-	П	П	-	-	Н	П	П
<i>C. islandica</i>	Н	К	С-Д	С-Д	Д-С	К	С-Д	С-Д
<i>C. laevigata</i>	-	Н	К	К	С-Д	К	Д	С
<i>C. muricata</i>	Н	П	П	П	П	П	П	П
<i>C. nigricans</i>	-	П	П	П	П	-	П	П
<i>C. odontella</i>	П	П	П	П	-	П	П	П
<i>Cetrariella delisei</i>	-	П	Н	Н	Д	-	П	С
<i>C. fastigiata</i>	-	-	-	-	П	-	П	П

<i>Cladina arbuscula</i>	-	Н	С-Д	К	С	Н	К	С
<i>C. mitis</i>	П	К	Д-С	Д-С	С-Д	С	Д-С	С
<i>C. ciliata</i> var. <i>tenuis</i>	-	-	-	-	П	-	-	-
<i>C. portentosa</i>	-	-	-	-	П	-	-	-
<i>C. rangiferina</i>	-	Н	Д-С	К	С-Д	К	Д-С	С
<i>C. stellaris</i>	-	Н	Д-С	Н	С-Д	Н	С	С-Д
<i>C. stygia</i>	-	-	-	-	П	-	-	-
<i>Cladonia acuminata</i>	-	П	П	П	-	П	П	П
<i>C. amaurocraea</i>	-	Н	К	Н	К	Н	К	К
<i>C. bacilliformis</i>	-	-	-	-	П	-	-	-
<i>C. bellidiflora</i>	П	П	П	П	-	П	П	П
<i>C. botrytes</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>C. cariosa</i>	-	-	-	-	-	П	П	-
<i>C. carneola</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>C. cenotea</i>	-	-	-	-	-	П	П	-
<i>C. cervicornis</i>	-	П	-	П	-	-	-	-
<i>C. verticillata</i>	-	-	-	-	П	-	П	-
<i>C. chlorophaea</i>	-	-	-	-	П	-	П	П
<i>C. coccifera</i>	-	-	-	Н	П	-	Н	-
<i>C. coniocraea</i>	-	П	-	-	-	П	-	-
<i>C. cornuta</i>	-	-	П	-	П	-	П	П
<i>C. crispata</i>	-	-	П	-	П	-	П	П
<i>C. cyanipes</i>	-	-	-	-	П	-	П	П
<i>C. decorticata</i>	-	-	-	-	П	-	П	П
<i>C. deformis</i>	-	-	Н	-	Н	-	Н	П
<i>C. digitata</i>	-	-	Н	-	Н	-	П	П
<i>C. ecmocyna</i>	-	-	-	-	П	-	Н	П
<i>C. fimbriata</i>	-	-	-	-	П	-	П	П
<i>C. floerkeana</i>	-	-	-	-	П	-	П	П
<i>C. foliacea</i>	-	-	-	-	-	П	-	-
<i>C. furcata</i>	-	-	-	-	П	-	П	П
<i>C. glauca</i>	-	-	-	-	П	-	-	-
<i>C. gracilis</i>	-	-	-	-	Н	-	Н	П
<i>C. elongata</i>	-	-	Н	П	Н	-	Н	Н
<i>C. macilenta</i>	-	-	-	-	П	-	-	-
<i>C. macroceras</i>	-	-	Н	П	П	-	Н	Н
<i>C. macrophylla</i>	-	П	-	-	-	-	П	-
<i>C. macrophyllodes</i>	-	П	-	-	-	-	-	-
<i>C. ochrochlora</i>	-	-	П	-	-	-	П	-
<i>C. peziziformis</i>	-	-	-	-	П	-	П	-
<i>C. phyllophora</i>	-	-	П	-	П	-	П	П
<i>C. pleurota</i>	-	П	-	-	П	-	П	П
<i>C. pocillum</i>	-	-	-	-	-	-	П	-

<i>C. pyxidata</i>	-	-	П	П	-	П	-	-
<i>C. ramulosa</i>	-	-	-	-	П	-	П	-
<i>C. rangiformis</i>	-	П	-	П	-	-	-	-
<i>C. rei</i>	-	П	-	-	-	-	-	-
<i>C. squamosa</i>	-	-	-	-	П	-	П	П
<i>C. stricta</i>	-	П	-	-	-	-	-	-
<i>C. subfurcata</i>	-	-	-	-	П	-	П	П
<i>C. subulata</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>C. sulphurina</i>	-	-	-	-	П	-	-	-
<i>C. turgida</i>	П	П	-	П	-	-	-	-
<i>C. uncialis</i>	-	Н	К	К-С	Н	К	С	К
<i>Dactylina arctica</i>	-	-	Н	-	Н	Н	К	К
<i>D. madreporiformis</i>	-	-	-	-	-	П	-	-
<i>D. ramulosa</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>Dibaes baeomyces</i>	П	-	-	-	-	-	П	-
<i>D. scruposus</i>	-	П	П	-	-	-	-	-
<i>Flavocetraria cucullata</i>	-	К	Д-С	Д-С	Д-С	С-Д	С-Д	С-Д
<i>F. nivalis</i>	-	К	К	К	К	К	С	К
<i>Hypogymnia austerodes</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>H. bitteri</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>H. physodes</i>	П	П	-	П	П	П	-	П
<i>H. vittata</i>	П	-	-	-	П	-	П	-
<i>Icmadophila ericetorum</i>	-	-	-	-	П	-	П	-
<i>Lecanora epibryon</i>	-	-	П	-	-	-	П	П
<i>Lecidea limosa</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>Lecidoma demissum</i>			П				П	П
<i>Lopadium pezizoideum</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>Megaspora verrucosa</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>Micarea assimilata</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>M. crassipes</i>	-	-	-	-	П	-	-	-
<i>M lignaria</i>	-	-	-	П	-	-	-	-
<i>M. sylvicola</i>	-	-	-	П	-	-	-	-
<i>Mycobilimbia hypnorum</i>	-	-	П	-	-	-	П	-
<i>Nephroma arcticum</i>	-	-	-	-	П	-	Н	П
<i>N. bellum</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>N. expallidum</i>	-	-	-	-	-	П	-	-
<i>N. helveticum</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>N. isidiosum</i>	-	-	-	-	-	-	П	-
<i>N. parile</i>	-	П	-	-	-	-	П	-
<i>Ochrolechia androgyna</i>	-	-	-	-	П	-	П	П
<i>O. frigida</i>	-	-	П	П	-	-	П	П
<i>O. grimmiae</i>	-	П	П	П	П	-	П	П
<i>O. inaequatula</i>	-	-	-	-	П	-	П	П

<i>O. tartarea</i>	Π	-	-	Π	-	Π	Π	Π
<i>O. upsaliensis</i>	-	-	-	Π	Π	-	Π	Π
<i>Pannaria hookeri</i>	-	-	-	-	-	Π	-	-
<i>P. pezizoides</i>	-	-	-	-	Π	-	Π	-
<i>Peltigera aphthosa</i>	-	-	-	-	Π	-	Π	Π
<i>P. canina</i>	-	-	-	-	Η	-	Π	Π
<i>P. didactyla</i>	-	Π	-	-	-	Π	-	-
<i>P. horizontalis</i>	-	-	-	-	Π	-	-	-
<i>P. lepidophora</i>	-	Π	-	-	-	-	-	-
<i>P. leucophlebia</i>	-	-	-	-	Π	-	Π	-
<i>P. malacea</i>	-	Π	-	Π	-	Π	-	-
<i>P. polydactylon</i>	-	-	-	-	Π	-	Π	-
<i>P. rufescens</i>	-	Π	-	Π	-	Π	Π	Π
<i>P. scabrosa</i>	-	Π	-	Π	-	Π	-	-
<i>P. venosa</i>	-	-	-	-	Π	-	Π	-
<i>Pertusaria albescens</i>	-	-	-	-	Π	-	-	-
<i>P. bryontha</i>	-	Π	-	-	-	-	-	-
<i>P. dactylina</i>	-	Π	-	Π	Π	-	Π	-
<i>P. geminipara</i>	-	-	Π	Π	-	-	Π	-
<i>P. oculata</i>	-	-	-	-	Π	-	-	-
<i>P. panyrga</i>	-	-	Π	Π	-	-	-	-
<i>Physcia caesia</i>	-	-	-	-	-	Π	Π	-
<i>Psora rubiformis</i>	-	-	Π	-	-	-	-	-
<i>Psoroma hypnorum</i>	-	-	Π	Π	-	-	Π	-
<i>Rinodina mniaraea</i>	-	-	-	Π	-	-	-	-
<i>R. turfacea</i>	-	-	Π	Π	Π	-	Π	Π
<i>Solorina crocea</i>	-	-	-	Π	Π	Π	-	-
<i>S. saccata</i>	-	-	-	Π	-	-	-	-
<i>S. spongiosa</i>	-	-	-	Π	-	-	-	-
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	Κ	Κ	Η	Κ	-	Κ	Η	Π
<i>S. globosus</i>	Π	Η	Π	Π	-	Η	--	-
<i>Stereocaulon alpinum</i>	Π	Η	Π	Η	-	Κ	-	-
<i>S. condensatum</i>	-	Π	-	-	-	-	Π	-
<i>S. glareosum</i>	-	-	Π	-	-	Π	Π	-
<i>S. grande</i>	-	Π	-	-	-	-	-	-
<i>S. paschale</i>	Η	Κ	С	Κ	С-Д	Κ	Κ	С
<i>S. rivulorum</i>	-	-	-	-	-	Π	-	-
<i>S. tomentosum</i>	-	-	-	-	Π	-	Π	-
<i>Thamnia vermicularis</i>	-	Η	Κ	Η	Η	Κ	Κ	Κ
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	-	-	-	-	Π	-	Π	-
<i>Tuckermannopsis sepincola</i>	-	-	-	-	Π	-	Π	-
<i>Varicellaria rhodocarpa</i>	-	-	-	-	-	-	Π	-

<i>Vulpicida tilesii</i>	П	-	-	П	-	П	-	-
--------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---

Таблица 0.8

Изменение обилия широко распространенных видов эпигейных лишайников в сообществах сукцессионных стадий в бореальных и арктических высокогорьях

Виды	Субсерии							
	Скальная				Мелкоземная			
	Высокогорья							
	Бореальные		Арктически е		Бореальные		Арктически е	
	Стадии							
	A	B	A	B	A	B	A	B
<i>Alectoria nigricans</i>	Sol.	Sol.	Sp.	Sp.	Sol.	-	Sp.	Sol.
<i>A. ochroleuca</i>	Cop ₂	Cop ₁	Sp.	Cop ₁	Sol.	Sp.	Sp.	Sol.
<i>Cetraria islandica</i>	Sol.	Cop ₁	Sp.	Sp.	Sp.	Cop ₁	Sp.	Sp.
<i>Cetrariella delisei</i>	-	-	Sol.	Sp.	-	Sp.	Sol.	Sp.
<i>Flavocetraria cucullata</i>	Sp.	Cop ₁	Sp.	Cop ₁				
<i>F. nivalis</i>	Sp.	Sp.	Sp.	Cop ₁	Sp.	Sol.	Sp.	Sp.
<i>Cladina arbuscula</i>	Sol.	Cop ₁	Sol.	Sp.	Sp.	Cop ₂	Sol.	Sp.
<i>C. mitis</i>	Sp.	Cop ₂	Sp.	Cop ₁	Sp.	Cop ₁	Sp.	Sp.
<i>C. rangiferina</i>	Sol.	Cop ₂	Sol.	Cop ₂	Sp.	Cop ₂	Sp.	Cop ₁
<i>C. stellaris</i>	Sol.	Cop ₁	Sol.	Sol.	Sol.	Cop ₁	Sol.	Sol.
<i>Cladonia amaurocraea</i>	Sol.	Sp.	Sol.	Sp.	Sol.	Sp.	Sol.	Sp.
<i>C. coccifera</i>	-	-	-	-	Sol.	-	Cop ₁	Sp.
<i>C. coniocraea</i>	Sol.	-	Cop ₁	-	-	-	-	-
<i>C. cornuta</i>	-	Sp.	-	Cop ₁	-	Sp.	-	Sp.
<i>C. macroceras</i>	-	Sol.	-	Sp.	Sol.	Sol.	Sol.	Sp.
<i>C. uncialis</i>	Sp.	Sol.	Sp.	Cop ₁	Sol.	Sol.	Cop ₂	Cop ₁
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	Sp.	Sol.	Sp.	Sol.	Sol.	-	Sp.	-
<i>Stereocaulon alpinum</i>	Sp.	Sol.	Cop ₁	Sp.	Sol.	-	Sp.	-
<i>S. paschale</i>	Sp.	Cop ₁	Sp.	Cop ₁	Sol.	Sol.	Sp.	Cop ₁

<i>Dactylina arctica</i>	-	Sol.	-	Sp.	-	Sol.	-	Sp.
<i>Thamnolia vermicularis</i>	Sol.	Sol.	Sp.	Cop ₁	Sol.	Sp.	Sp.	Cop ₁
<i>Asahinea chrysantha</i>	-	Sol.	-	Sp.	-	-	-	Sol.
<i>Nephroma arcticum</i>	-	-	-	-	-	Sol.	-	Sp.
<i>Peltigera aphthosa</i>	-	-	-	-	-	Sol.	-	Sp.
<i>Ochrolechia grimmiae</i>	-	-	-	-	-	Sp.	Sol.	Sp.

Таблица 0.1

Видовой состав эпилитных сообществ и ценотический статус видов лишайников

Группы ассоциаций: 1 - *Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea*, 2 - *Aspicilia caesiocinerea* - *Xanthoria elegans*, 3 - *Aspicilia caesiocinerea* - *Physcia caesia*, 4 - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecanora polytropa*, 5 - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina*, 6 - *Rhizocarpon geographicum* - *Porpidia flavicunda*, 7 - *Rhizocarpon geographicum* - *Umbilicaria proboscidea*, 8 - *Lecidea pantherina* - *Umbilicaria proboscidea*, 9 - *Lecidea pantherina* – *Arctoparmelia centrifuga*, 10 - *Ophioparma ventosa* - *Arctoparmelia centrifuga*, 11 - *Arctoparmelia centrifuga*

Статус видов: Д – доминант, С – содоминант, К – константный вид, Н – сопутствующий вид, П – спорадически встречающийся вид, Е – редкий вид (а также виды особых местообитаний)

Виды	Группы ассоциаций										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Alectoria nigricans</i>	-	-	-	-	-	-				Н	Н
<i>A. ochroleuca</i>	-	-	-	-	-				Н	К	К
<i>Allantoparmelia alpicola</i>	-	-	-	-	-						Н
<i>Amygdalaria panaeola</i>	-	-		-	-	Н					
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	-	-	-				Е	Н	С	С	Д
<i>A. incurva</i>	-	-	-	-						Н	Н
<i>Aspicilia caesiocinerea</i>	С	С	С	-	Н	Н	Н	Е	-	-	-
<i>A. cinerea</i>	Е	К	К	-	Е	Н	Н	-	-	-	-
<i>Bellemeria alpina</i>	-	-	Н		-	Е	Н				

<i>Brodoa intestiniformis</i>	-	-	H			-		H	H		
<i>Bryocaulon divergens</i>	-	-	-	-	-					H	H
<i>Bryoria chalybeiformis</i>	-	-	-	-	-	-					
<i>B. nitidula</i>	-	-	-	-	-	-				H	H
<i>Buellia aethalea</i>	-	-		-	-	H					
<i>B. badia</i>	-	-	H			H	K	H			
<i>B. insignis</i>	-	-	-		-	-	H				
<i>Caloplaca vitellinula</i>	-	H	H				H				
<i>Candelariella aurella</i>	-	H	-	-	-	-					
<i>C. vitellina</i>	H	H	K	K	K	H					
<i>Carbonea vorticosa</i>	-	H	H	-	-	-	H	H			
<i>Catillaria chalybeia</i>	-	-		-	-	H					
<i>Cetraria aculeata</i>	-	-	H	-	-						
<i>C. muricata</i>	-	-	-	-	-						H
<i>C. odontella</i>	-	-	-	-	-						H
<i>Chrysothrix chlorina</i>	-	-	-			-	-	E	E		
<i>Cladonia bellidiflora</i>	-	-	-	-	-						H
<i>C. furcata</i>											H
<i>C. gracilis</i>											H
<i>C. macroceras</i>											H
<i>C. pleurota</i>	-	-	-	-	-	-					H
<i>C. rangiformis</i>	-	-	-	-	-						H
<i>C. subfurcata</i>											H
<i>C. turgida</i>	-	-	-	-	-						H
<i>Dermatocarpon miniatum</i>	-	-	E	-	-						
<i>Fuscidea kochiana</i>	-	-			-	H	H	H			
<i>Hypogymnia physodes</i>	-	-	-	-		-				H	
<i>Lasallia pensylvanica</i>	-	-	-				K	C	K	K	
<i>L. pustulata</i>	-	-	-				K	C	K	H	
<i>Lecanora bicinkta</i>	-	-	-		-	-	E				
<i>L. cenisia</i>	-	-	-			-	H	H	H	H	
<i>L. intricata</i>	-	-			-	H	H				
<i>L. polytropa</i>	K	K	K	C	K	K	K	H	H	H	H
<i>L. rupicola</i>	-	-	-			-		H	H		
<i>Lecidea confluens</i>	-	H	K	-	H	K	K	H	H		
<i>L. fuscoatra</i>	-	-		-	-	H			H		
<i>L. lapicida</i>	H	K	K	K	H	H	K	K	H	H	H
<i>L. pantherina</i>	C	C	C	K	C	C	C	C	C	K	K
<i>Melanelia commixta</i>	-	-	-	-					H	K	K
<i>M. hepaticum</i>	-	-	-				H	H	K	K	K
<i>M. panniformis</i>	-	-	-	-		-			H	H	

<i>M. stygia</i>	-	-	-	-					K	K	K
<i>Mycoblastus sanguinarius</i>	-	-	H	-		-					
<i>Ochrolechia grimmiae</i>	-	-	-	-	-						H
<i>O. lactea</i>	-	H	K			H	K	K	K	K	H
<i>O. tartarea</i>	-	-	-	-						H	H
<i>Ophioparma ventosa</i>	-	-				K	K	K	C	C	K
<i>Parmelia omphalodes</i>	-	-	H	-					H	K	K
<i>P. saxatilis</i>	-	-	-	-	-				H	H	K
<i>Pertusaria dactylina</i>	-			-	H	H					
<i>Phaeophyscia sciastra</i>	-	-	K	-					H	H	
<i>Physcia caesia</i>	-	K	C							H	
<i>Ph. dubia</i>	-	-	H	-	-						E
<i>Physconia muscigena</i>	-	-	-	-	-						E
<i>Placynthium nigrum</i>	H*	K	K								
<i>Platismatia glauca</i>	-	-	-	-		-				E	
<i>Porpidia albocoerulescens</i>	-		-	-	E	-					
<i>P. cinereoatra</i>	-			-	E	E					
<i>P. crustulata</i>	-	-		-	-	E					
<i>P. flavicunda</i>	-				K	C	C	K	H	K	H
<i>P. macrocarpa</i>	-		-	-	E	-					
<i>P. melinodes</i>	-			-	-	E					
<i>P. superba</i>	-	-		-	-	E					
<i>Protoparmelia badia</i>	-	-				H	H	H	H	H	H
<i>Pseudephebe minuscula</i>	-	-	-	-	-						E
<i>P. pubescens</i>	-	-	-	-		-			H	H	H
<i>Ramalina capitata</i>	-	-	H	-	-						
<i>R. pollinaria</i>	-	-	H		-	-					
<i>R. roesleri</i>	-	-	H	-		-					
<i>Rhizocarpon alpicola</i>	-	-				H	-	H	-		
<i>R. atroflavescens</i>	-	H	E		E	E	E				
<i>R. badioatrum</i>	-				H	K	H	H	H	H	
<i>R. distinctum</i>	-	H	H	-	-	-					
<i>R. eupetraeum</i>	H	H	H		H	K	H	H		H	
<i>R. eupetraeoides</i>	E	H	E		-	-					
<i>R. geminatum</i>	-	-		-	-	E					
<i>R. geographicum</i>				Д	С	С	С	К	К	К	К
<i>R. grande</i>	-	-				H	H	H	H		
<i>R. hochstetteri</i>				H	H	H					
<i>R. obscuratum</i>				H	H	H					
<i>R. petraeum</i>				H	H	H					

<i>R. plicatile</i>				H	H	H					
<i>R. subgeminatum</i>				-	H	H					
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	-	-	-	-	-			H	H	K	K
<i>S. globosus</i>	-	-	-	-	-						H
<i>Stereocaulon alpinum</i>	-	-	-	-	-					H	K
<i>S. botryosum</i>	-	-	-	-	-				E	H	H
<i>S. dactylophyllum</i>	-	-	-	-	-				E	H	E
<i>S. paschale</i>	-	-	-	-	-					-	H
<i>S. subcoralloides</i>	-	-	-	-	-						H
<i>S. vesuvianum</i>	-	-	-	-	-						E
<i>Tephromela aglaea</i>	-				E	H	H				
<i>T. armeniaca</i>	-				H	K	H	H	H	H	H
<i>T. atra</i>	-	-				H	K	H	H	H	H
<i>Tremolecia atrata</i>	-				K	K	K	H	H	H	
<i>Umbilicaria arctica</i>	-	-				H	K	H	H	H	H
<i>U. crustulosa</i>	-	-	-		-	-	E				
<i>U. cylindrica</i>	-	-				H	K	K	H	H	H
<i>U. decussata</i>	-	-	-				K	K	H	H	H
<i>U. deusta</i>	-	-	-				E	E	E	E	
<i>U. hirsuta</i>	-	-				H	H	H	H		
<i>U. hyperborea</i>	-	-				H	K	K		H	
<i>U. polyphylla</i>	-	-	-				H	H	H	H	H
<i>U. proboscidea</i>	-	-				H	C	C	K	K	K
<i>U. subglabra</i>	-	-	-			-		E			
<i>U. torrefacta</i>	-	-				H	H	H		H	
<i>U. vellea</i>	-	-	-				E	H	E	H	E
<i>Vulpicida juniperinus</i>	-	-	H	-	-	-					
<i>V. tilesii</i>	-	-	K	-	-						
<i>Xanthoparmelia conspersa</i>	-	-	H	-		-					
<i>Xanthoria elegans</i>	K	C	C							H	

Таблица 5.0.2

Ценотический статус видов в тундровых сообществах

Тип тундры: 1 - каменистые тундры, 2 – лишайниковые тундры, 3 – кустарничковые тундры, 4 – кустарниковые тундры, 5 – травяно-моховые тундры, 6 – заросли кустарников;

Ценотический статус видов: Д – доминант, С – содоминант, К – константный вид, Н – сопутствующий вид, Р – редкий вид

Виды	Тип тундры					
	1	2	3	4	5	6
<i>Alectoria nigricans</i>	К	Н	Н	-	-	-
<i>A. ochroleuca</i>	Д	Д-С	С	Н	Р	-
<i>Allantoparmelia alpicola</i>	Н					
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	Н					
<i>Arthrorhaphis citrinella</i>	-	-	Р	-	-	-
<i>Asahinea chrysantha</i>	Р	Н	К	Р	-	-
<i>A. scholanderi</i>	-	Р	-	-	-	-
<i>Aspicilia caesiocinerea</i>	Н					
<i>A. cinerea</i>	Р					
<i>Baeomyces carneus</i>	-		-	Р	-	-
<i>B. placophyllus</i>	Р		-	-	-	-
<i>B. rufus</i>	-		Р	-	-	-
<i>Brodoa intestiniformis</i>	Н	-	Р	-	-	-
<i>Bryocaulon divergens</i>	К	Н	Н	-	-	-
<i>Bryonora castanea</i>	-	-	-	Р	-	-
<i>Bryoria chalybeiformis</i>	-	-	-	Р	-	-
<i>B. nitidula</i>	-	-	-	Н	Р	-
<i>Cetraria aculeata</i>	-	-	-	Р	-	-
<i>C. ericetorum</i>	Н	Р	Н	-	-	-
<i>C. islandica</i>	К	Д-С	С	К	Н	Н
<i>C. laevigata</i>	Н	К	К	Н	-	Н
<i>C. muricata</i>	Н	-	Р	-	-	-

<i>C. nigricans</i>	K	H	K	-	-	-
<i>C. odontella</i>	H	H	H	-	-	-
<i>Cetrariella delisei</i>	P	H	H	H	H	H
<i>C. fastigiata</i>	-	-	-	P	P	P
<i>Cladina arbuscula</i>	K	C	C	C	H	H
<i>C. mitis</i>	C	C	C	H	-	-
<i>C. ciliata</i> var. <i>tenuis</i>	-	-	-	P	-	-
<i>C. portentosa</i>	-	-	-	P	-	-
<i>C. rangiferina</i>	K	Д-С	С	K	H	H
<i>C. stellaris</i>	H	Д-С	K	H	H	H
<i>C. stygia</i>	-	-	-	P	-	-
<i>Cladonia acuminata</i>	-	P	-	H	-	P
<i>C. amaurocraea</i>	-	K	H	K	H	H
<i>C. bacilliformis</i>	-	-	-	P	-	H
<i>C. bellidiflora</i>	H	H	H	H	P	H
<i>C. botrytes</i>	-	-	-	-	-	H
<i>C. cariosa</i>	-	H	-	H	-	-
<i>C. carneola</i>	-	-	-	-	-	H
<i>C. cenotea</i>	-	-	-	H	-	-
<i>C. cervicornis</i>	-	-	-	H	-	-
<i>C. verticillata</i>	-	-	H	H	-	-
<i>C. chlorophaea</i>	-	-	H	H	-	H
<i>C. coccifera</i>	H	-	H	H	-	-
<i>C. coniocraea</i>	-	-	-	H	-	H
<i>C. cornuta</i>	H	H	H	H	H	H
<i>C. crispata</i>	-	-	-	H	H	-
<i>C. cyanipes</i>	-	-	H	P	-	-
<i>C. decorticata</i>	-	-	-	P	-	-
<i>C. deformis</i>	-	H	H	H	H	-
<i>C. digitata</i>	-	-	-	H	-	H
<i>C. ecmocyna</i>	-	-	-	H	-	H
<i>C. fimbriata</i>	-	-	-	H	-	H
<i>C. floerkeana</i>	-	-	-	H	-	H
<i>C. foliacea</i>	P	-	-	-	-	-
<i>C. furcata</i>	-	-	H	H	-	H
<i>C. glauca</i>	-	-	-	P	-	-
<i>C. gracilis</i>	-	H	-	H	-	-
<i>C. elongata</i>	-	H	H	-	-	-
<i>C. macilenta</i>	-	-	-	-	-	H
<i>C. macroceras</i>	-	K	H	K	-	-
<i>C. macrophylla</i>	H	-	-	-	-	H
<i>C. macrophyllodes</i>	P	-	-	-	-	-
<i>C. ochrochlora</i>	-	H	-	H	-	H

<i>C. peziziformis</i>	-	-	-	H	-	-
<i>C. phyllophora</i>	-	-	-	H	-	H
<i>C. pleurota</i>	-	H	-	H	H	H
<i>C. pocillum</i>	H	-	-	-	-	-
<i>C. pyxidata</i>	-	H	H	-	-	-
<i>C. ramulosa</i>	-	-	-	H	-	H
<i>C. rangiformis</i>	H	-	-	-	-	-
<i>C. rei</i>	H	-	-	-	-	-
<i>C. squamosa</i>	-	-	-	H	-	H
<i>C. strepsilis</i>	P	-	-	-	-	-
<i>C. subfurcata</i>	H	-	H	-	-	-
<i>C. subulata</i>	-	-	-	H	-	-
<i>C. sulphurina</i>	-	-	-	H	-	-
<i>C. turgida</i>	H	-	H	-	-	-
<i>C. uncialis</i>	C	K	C	-	P	H
<i>Dactylina arctica</i>	K	H	K	-	-	-
<i>D. madreporiformis</i>	P	-	H	-	-	-
<i>D. ramulosa</i>	-	P	-	-	-	-
<i>Flavocetraria cucullata</i>	K	Д-C	C	H	H	H
<i>F. nivalis</i>	K	K	C	H	P	-
<i>Foraminella ambigua</i>	-	-	H*	H	-	-
<i>Hypogymnia austerodes</i>	-	-	-	H	-	-
<i>H. bitteri</i>	-	-	-	H	-	-
<i>H. physodes</i>	-	-	H	H	-	-
<i>H. vittata</i>	-	-	-	H	P	-
<i>Icmadophila ericetorum</i>	-	-	H	-	-	-
<i>Lasallia pustulata</i>	P					
<i>Lecanora epibryon</i>	H	-	H	-	-	-
<i>Lecidea lapicida</i>	P	-		-	-	-
<i>L. pantherina</i>	H					
<i>L. limosa</i>			P			
<i>Lecidoma demissum</i>	-	-	P	-	-	-
<i>Lopadium pezizoideum</i>	-	-	-	-	-	P
<i>Melanelia hepatizon</i>	H					
<i>M. olivacea</i>	-	-	-	H	-	-
<i>M. stygia</i>	P					
<i>Micarea assimilata</i>	-	-	-	H	-	-
<i>Mycobilimbia berengeriana</i>	-	-	-	-	-	P
<i>M. hypnorum</i>	-	-	-	-	-	P
<i>M. lobulata</i>	-	-	-	-	-	P
<i>Nephroma arcticum</i>	-	-	-	H	-	H
<i>N. bellum</i>	-	-	-	-	-	P
<i>N. expallidum</i>	P	-	H	-	-	-

<i>N. helveticum</i>	-	-	-	-	-	P
<i>N. isidiosum</i>	-	-	-	-	-	P
<i>Ochrolechia androgyna</i>	-	-	-	H	-	H
<i>O. frigida</i>	H	H	H	-	-	-
<i>O. grimmiae</i>	H	H	H	H	-	-
<i>O. inaequatula</i>	-	-	-	P	-	-
<i>O. lactea</i>	H					
<i>O. tartarea</i>	P	-	-	-	-	-
<i>O. upsaliensis</i>	-	-	H	H	-	-
<i>Ophioparma ventosa</i>	P					
<i>Pannaria pezizoides</i>	-	-	-	P	-	P
<i>Parmelia saxatilis</i>	H					
<i>Peltigera apthosa</i>	-	-	H	K	H	H
<i>P. canina</i>	-	-	H	H	-	H
<i>P. didactyla</i>	P	-	-	-	-	-
<i>P. horizontalis</i>	-	-	-	P	-	H
<i>P. lepidophora</i>	-	-	-	-	-	H
<i>P. leucophlebia</i>	-	-	-	-	P	H
<i>P. malacea</i>	H	-	H	-	-	-
<i>P. polydactylon</i>	-	-	-	H	-	H
<i>P. rufescens</i>	H	-	H	-	-	-
<i>P. scabrosa</i>	-	-	-	-	P	P
<i>P. venosa</i>	-	-	-	-	P	P
<i>Pertusaria albescens</i>	-	-	-	-	-	P
<i>P. bryontha</i>	-	-	P	-	-	-
<i>P. dactylina</i>	-	-	P	P	-	-
<i>P. geminipara</i>	P	-	P	-	-	-
<i>Physcia caesia</i>	P	-	P	-	-	-
<i>Porpidia flavicunda</i>	P					
<i>Psora rubiformis</i>	P	-	-	-	-	-
<i>Psoroma hypnorum</i>	P	-	P	-	-	-
<i>Rhizocarpon atroflavescens</i>	P					
<i>R. geographicum</i>	H					
<i>Rinodina mniaraea</i>	-	-	P	-	-	-
<i>R. turfacea</i>	P	-	P	P	-	-
<i>Solorina crocea</i>	-	-	H	P	-	-
<i>S. saccata</i>	-	-	P	-	-	-
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	K	K-Д	C	-	-	-
<i>S. globosus</i>	H	H	H	-	-	-
<i>Stereocaulon alpinum</i>	K	H	K	-	-	-
<i>S. botryosum</i>	H					
<i>S. condensatum</i>	H	-	-	-	-	-
<i>S. glareosum</i>	H	-	H	-	-	-

<i>S. grande</i>	Н	-	-	-	-	-
<i>S. paschale</i>	К	Н	К	Н	Н	Н
<i>S. rivulorum</i>	Р	-	-	-	-	-
<i>S. subcoralloides</i>	Н					
<i>S. tomentosum</i>	Н	-	Н	Н	Р	-
<i>Thamnolia vermicularis</i>	К	К	К	Н	Р	Р
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	-	-	-	Р	-	-
<i>Tuckermannopsis sepicola</i>	-	-	-	Н	-	-
<i>Umbilicaria cylindrica</i>	Н					
<i>U. proboscidea</i>	Н					
<i>Varicellaria rhodocarpa</i>	-	-	-	Р	-	Р
<i>Vulpicida juniperinus</i>	Р					
<i>V. tilesii</i>	Н	-	Н	-	-	-
<i>Xanthoparmelia conspersa</i>	Р					
<i>Xanthoria elegans</i>	Н					

Таблица 0.3

Видовой состав лишайников в карликово-березковых (с *Betula nana*) тундрах Фенноскандии (Oksanen, Virtanen, 1995), Урала (Магомедова, 1980, 1991, 2002б) и Аляски (Hanson, 1951)

	Регионы			
	Фенносканди я	Урал		Аляска
		Полярный	Северный	
Число таксонов лишайников	38	37	34	24
Покрытие цветковых, %	16-56	60-90	60-90	н/о
Покрытие <i>Betula nana</i> , %	7.5-27	10-30	20-70	н/о
Покрытие мхов, %	9-60	40-70	30-100	н/о
Покрытие лишайников, %	0-100	0-50	0-80	н/о
Виды	Покрытие, %			Наличие
<i>Alectoria nigricans</i>	0-0.1	0-5	-	-
<i>A. ochroleuca</i>	0-0.1	0-5	-	-
<i>Asahinea chrysantha</i>	-	0-5	-	-
<i>Bryocaulon divergens</i>	0-0.2	0	-	-
<i>Cetraria ericetorum</i>	0-3.7	1	-	-
<i>C. islandica</i>	0-4.0	0-10	5-30	+
<i>C. laevigata</i>	-	0-5	0-10	-
<i>Cetrariella delisei</i>	0.1-6.0	1	1	-
<i>C. fastigiata</i>	-	-	0	-

<i>Cladina arbuscula</i>	-	5-15	5-10	+
<i>C. mitis</i>	0-27.8	0	0-5	+
<i>C. rangiferina</i>	0-9.2	5-10	5-10	+
<i>C. stellaris</i>	0-18.0	0-5	5-10	+
<i>Cladonia amaurocraea</i>	0-0.4	0-5	0-5	+
<i>C. bellidiflora</i>	0.1-0.3	-	0	-
<i>C. carneola</i>	0	-	0	+
<i>C. cervicornis</i> ssp. <i>verticillata</i>	0-0.1	0	-	-
<i>C. chlorophaea</i>	0-0.1	1	0	-
<i>C. coccifera</i>	0-6.4	5-10	-	-
<i>C. coniocraea</i>	-	0	0	-
<i>C. cornuta</i>	-	5-10	0	+
<i>C. crispata</i>	0-0.4	-	-	-
<i>C. deformis</i>	0-0.1	0-5	-	-
<i>C. digitata</i>	-	-	0	-
<i>C. ecmocyna</i>	0-0.4	-	0	-
<i>C. fimbriata</i>	-	2	0	-
<i>C. floerkeana</i>	-	-	0	-
<i>C. furcata</i>	-	1	0	+
<i>C. gracilis</i>	0	0	-	+
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>elongata</i>	0-3.0	0	-	+
<i>C. macilenta</i>	-	-	0	+
<i>C. macrophylla</i>	0-0.1	-	0	-
<i>C. ochrochlora</i>	-	-	0	-
<i>C. phyllophora</i>	-	-	0	-
<i>C. pleurota</i>	-	2	0	+
<i>C. pyxidata</i>	0-0.1	3	-	-
<i>C. squamosa</i>	-	1	0	-
<i>C. subfurcata</i>	-	-	-	+
<i>C. sulphurina</i>	0-0.2	-	-	+
<i>C. uncialis</i>	0-8.8	5-15	0-5	-
<i>Dactylina arctica</i>	-	2	-	-
<i>Flavocetraria cucullata</i>	0	0-5	1	+
<i>F. nivalis</i>	0-0.1	5-10	-	-
<i>Icmadophila ericetorum</i>	0-0.1	1	-	-
<i>Lecidea</i> spp.	0-10	-	-	-
<i>Masonhalea richardsonii</i>	-	-	-	+
<i>Nephroma arcticum</i>	0-13.4	0-10	2	+
<i>Ochrolechia androgyna</i>	-	0-10	0	-
<i>O. frigida</i>	-	-	-	+
<i>Ochrolechia</i> spp.	0-9.8	-	-	-
<i>Omphalina hudsoniana</i>	0	-	-	-

<i>Peltigera aphthosa</i>	-	5-10	5-10	-
<i>P. canina</i>	-	-	0-5	-
<i>P. horizontalis</i>	-	-	0	-
<i>P. rufescens</i>	0-3.0	-	-	-
<i>P. scabrosa</i>	0-0.4	-	0	-
<i>Pertusaria coccodes</i> (Ach.) Nyl.	-	-	-	+
<i>P. glomerata</i>	-	1	-	-
<i>Pilophorus cereolus</i> (Ach.) Th.Fr.	-	-	-	+
<i>Solorina crocea</i>	0	1	-	-
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	-	5-10	-	+
<i>S. globosus</i>	0-0.1	-	-	-
<i>Stereocaulon paschale</i>	-	5-30	5-10	-
<i>S. tomentosum</i>	-	-	-	+
<i>Stereocaulon</i> spp.	0-20.4	-	-	-
<i>Thamnotia vermicularis</i>	0	5-15	0	+

Таблица 0.1

Список эпигейных лишайников Полярного Урала, пастбищных территорий и прогонных путей, расположенных на восточном склоне Заполярного Урала

Лишайники Полярного Урала*	Восточные предгорья	Прогонные территории
<i>Сем. Alectoriaceae</i>		
<i>Alectoria nigricans</i>	+	+
<i>A. ochroleuca</i>	+	+
<i>Сем. Bacidiaceae</i>		
<i>Biatora sphaeroides</i>	+	-
<i>B. vernalis</i>	+	-
<i>Сем. Candelariaceae</i>		

Лишайники Полярного Урала*	Восточные предгорья	Прогонные территории
<i>Candelariella vitellina</i>	+	-
<i>Сем. Cladoniaceae</i>		
<i>Cladina arbuscula</i>	+	+
<i>C. mitis</i>	+	-
<i>C. ciliata</i>	+	-
<i>C. portentosa</i>	-	-
<i>C. rangiferina</i>	+	+
<i>C. stellaris</i>	+	+
<i>C. stygia</i>	+	-
<i>Cladonia amaurocraea</i>	+	+
<i>C. bacilliformis</i>	+	-
<i>C. bellidiflora</i>	+	+
<i>C. botrytes</i>	-	-
<i>C. cariosa</i>	-	+
<i>C. carneola</i>	+	+
<i>C. cenotea</i>	+	-
<i>C. cervicornis</i>	+	-
<i>C. cervicornis ssp. verticillata</i>	+	-
<i>C. chlorophaea</i>	+	+
<i>C. coccifera</i>	+	+
<i>C. coniocraea</i>	-	+
<i>C. cornuta</i>	+	+
<i>C. crispata</i>	+	+
<i>C. cyanipes</i>	-	-
<i>C. decorticata</i>	-	-
<i>C. deformis</i>	+	+
<i>C. digitata</i>	-	-
<i>C. ectocyna</i>	+	-
<i>C. fimbriata</i>	+	+
<i>C. floerkeana</i>	-	-
<i>C. furcata</i>	+	+
<i>C. foliacea</i>	-	-
<i>C. glauca</i>	+	+
<i>C. gracilis</i>	+	+
<i>C. macroceras</i>	+	+
<i>C. macrophylla</i>	+	-
<i>C. macrophyllodes</i>	+	-
<i>C. ochrochlora</i>	+	-
<i>C. parasitica</i>	-	-
<i>C. pleyrota</i>	+	+

Лишайники Полярного Урала*	Восточные предгорья	Прогонные территории
<i>C. pyxidata</i>	+	+
<i>C. phyllophora</i>	+	+
<i>C. peziziformes</i>	-	-
<i>C. pocillum</i>	+	-
<i>C. polycarpoides</i>	-	-
<i>C. polydactyla</i>	-	-
<i>C. ramulosa</i>	-	-
<i>C. rangiformis</i>	-	-
<i>C. rei</i>	-	+
<i>C. squamosa</i>	+	+
<i>C. stricta</i>	+	-
<i>C. strepsilis</i>	-	-
<i>C. subfurcata</i>	+	+
<i>C. subulata</i>	+	+
<i>C. sulphurina</i>	+	-
<i>C. turgida</i>	-	-
<i>C. uncialis</i>	+	+
<i>Сем. Collemataceae</i>		
<i>Leciophysma finmarkicum</i>	+	-
<i>Сем. Icmadophilaceae</i>		
<i>Dibaeis baeomyces</i>	+	-
<i>Icmadophila ericetorum</i>	+	-
<i>Сем. Lecanoraceae</i>		
<i>Bryonora castanea</i>	+	-
<i>Lecanora epibryon</i>	+	-
<i>Сем. Mycobilimbiaceae</i>		
<i>Mycobilimbia berengeriana</i>	+	-
<i>M. hypnorum</i>	+	-
<i>M. lobulata</i>	+	-
<i>Сем. Nephromataceae</i>		
<i>Nephroma arcticum</i>	+	+
<i>N. expallidum</i>	-	-
<i>N. laevigatum</i>	-	-
<i>N. parile</i>	-	-
<i>Сем. Pannariaceae</i>		
<i>Psoroma hypnorum</i>	+	-
<i>Pannaria pezizoides</i>	-	-
<i>Сем. Parmeliaceae</i>		
<i>Allantoparmelia aplicola</i>	-	-
<i>A. sibirica</i>	-	-

Лишайники Полярного Урала*	Восточные предгорья	Прогонные территории
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	+	-
<i>A. separata</i>	+	-
<i>A. incurva</i>	-	-
<i>Asahinea chrysantha</i>	+	+
<i>A. scholanderi</i>	-	-
<i>Brodoa oroarctica</i>	-	-
<i>B. intestiniformis</i>	-	-
<i>Bryocaulon divergens</i>	+	+
<i>Cetraria aculeata</i>	+	-
<i>C. ericetorum</i>	-	-
<i>C. islandica</i>	+	+
<i>C. laevigata</i>	+	+
<i>C. nigricans</i>	+	+
<i>C. odontella</i>	+	-
<i>Cetrariella delisei</i>	+	+
<i>Dactylina arctica</i>	+	+
<i>D. madreporiformis</i>	-	-
<i>Flavocetraria cucullata</i>	+	+
<i>F. nivalis</i>	+	+
<i>Hypogymnia bitteri</i>	+	-
<i>H. metaphysodes</i>	-	-
<i>H. duplicata</i>	-	-
<i>H. physodes</i>	+	+
<i>H. tubulosa</i>	-	-
<i>H. vittata</i>	+	-
<i>Imshaugia aleurites</i>	-	-
<i>Melanelia hepatizon</i>	+	-
<i>M. panniformis</i>	+	-
<i>Parmelia omphalodes</i>	+	-
<i>P. saxatilis</i>	+	+
<i>P. sulcata</i>	+	+
<i>Vulpicida tilesii</i>	+	-
<i>V. juniperinus</i>	-	-
<i>V. pinastri</i>	-	-
<i>Сем. Peltigeraceae</i>		
<i>Peltigera aphthosa</i>	+	+
<i>P. canina</i>	+	+
<i>P. didactyla</i>	+	-
<i>P. horizontalis</i>	+	-
<i>P. lepidophora</i>	-	-

Лишайники Полярного Урала*	Восточные предгорья	Прогонные территории
<i>P. leucophlebia</i>	-	-
<i>P. malacea</i>	+	+
<i>P. neckeri</i>	+	-
<i>P. oculata</i>	-	-
<i>P. polydactylon</i>	+	-
<i>P. rufescens</i>	+	+
<i>P. scabrosa</i>	+	+
<i>Solorina crocea</i>	+	-
<i>S. spongiosa</i>	-	-
<i>Сем. Teloschistaceae</i>		
<i>Fulgensia bracteata</i>	+	-
<i>Сем. Physceaceae</i>		
<i>Physcia dubia</i>	+	+
<i>Сем. Pertusariaceae</i>		
<i>Pertusaria bryonta</i>	-	-
<i>P. dactylina</i>	+	+
<i>P. geminipara</i>	+	-
<i>Megaspora verrucosa</i>	-	-
<i>Ochrolechia androgyna</i>	+	+
<i>O. frigida</i>	-	-
<i>O. grimmiae</i>	+	-
<i>O. inaequatula</i>	+	+
<i>O. upsaliensis</i>	-	-
<i>Сем. Stereocaulaceae</i>		
<i>Stereocaulon alpinum</i>	+	+
<i>S. botryosum</i>	-	-
<i>S. condensatum</i>	-	-
<i>S. dactylophyllum</i>	+	-
<i>S. glareosum</i>	-	-
<i>S. paschale</i>	+	+
<i>S. rivulorum</i>	-	-
<i>S. tomentosum</i>	+	-
<i>S. vesuvianum</i>	-	-
<i>Сем. Sphaerophoraceae</i>		
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	+	+
<i>S. globosus</i>	+	-
<i>No famili</i>		
<i>Thamnolia vermicularis</i>	+	+

* по: Андреев и др., 1998; Рябкова, 1998

Кормовая характеристика некоторых видов лишайников

Виды	Поедаемость	Распространение	Запас при умеренном выпасе	Устойчивость к выпасу
<i>Alectoria nigricans</i>	плохо	в смеси	незначительный	устойчив
<i>A. ochroleuca</i>	плохо	в смеси	небольшой	устойчив
<i>Arctocetraria andrejevii</i>	хорошо	в смеси	незначительный	неустойчив
<i>Asahinea chrysantha</i>	плохо	изредка	незначительный	неустойчив
<i>Bryocaulon divergens</i>	плохо	в смеси	небольшой	устойчив
<i>Bryoria nitidula</i>	плохо	в смеси	незначительный	устойчив
<i>Cetraria islandica</i>	хорошо	доминант	значительный	неустойчив
<i>C. laevigata</i>	хорошо	в смеси	незначительный	неустойчив
<i>C. nigricans</i>	плохо	в смеси	незначительный	устойчив
<i>Cetrariella delisei</i>	отлично	доминант	значительный	неустойчив
<i>Flavocetraria cucullata</i>	хорошо	доминант	значительный	устойчив
<i>F. nivalis</i>	хорошо	доминант	значительный	устойчив
<i>Vulpicida tilesii</i>	не ясно	редко	незначительный	устойчив
<i>Cladina arbuscula</i>	отлично	в смеси	небольшой	неустойчив
<i>C. arbuscula ssp. mitis</i>	отлично	в смеси	небольшой	неустойчив
<i>C. rangiferina</i>	отлично	в смеси	значительный	неустойчив
<i>C. stellaris</i>	отлично	в смеси	небольшой	неустойчив
<i>C. stygia</i>	отлично	в смеси	небольшой	неустойчив
<i>Cladonia amaurocraea</i>	хорошо	в смеси	небольшой	устойчив
<i>C. bellidiflora</i>	в голод	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. cervicornis</i>	плохо	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. chlorophaea</i>	редко	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. coccifera</i>	с другими	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. cornuta</i>	умеренно	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. crispata</i>	умеренно	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. deformis</i>	плохо	в смеси	незначительный	устойчив

Виды	Поедае- мость	Распрост- ранение	Запас при умеренном выпасе	Устойчивость к выпасу
<i>C. fimbriata</i>	плохо	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. furcata</i>	умеренно	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. gracilis</i>	хорошо	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. macroceras</i>	хорошо	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. phyllophora</i>	плохо	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. pleurota</i>	с другими	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. pyxidata</i>	плохо	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. subfurcata</i>	хорошо	в смеси	незначительный	устойчив
<i>C. uncialis</i>	хорошо	в смеси	небольшой	устойчив
<i>Dactylina arctica</i>	хорошо	в смеси	небольшой	устойчив
<i>D. ramulosa</i>	хорошо	в смеси	незначительный	устойчив
<i>Hypogymnia physodes</i>	в голод	спорадич.	незначительный	устойчив
<i>H. vittata</i>	в голод	спорадич.	незначительный	устойчив
<i>Nephroma arcticum</i>	в голод	спорадич.	небольшой	устойчив
<i>N. expallidum</i>	в голод	спорадич.	незначительный	устойчив
<i>Parmelia saxatilis</i>	плохо	спорадич.	незначительный	устойчив
<i>P. sulcata</i>	с другими	спорадич.	незначительный	устойчив
<i>Peltigera aphthosa</i>	в смеси	доминант	небольшой	устойчив
<i>P. canina</i>	удовлетв.	спорадич.	незначительный	устойчив
<i>P. didactyla</i>	случайно	редко	незначительный	устойчив
<i>P. horizontalis</i>	в голод	редко	незначительный	устойчив
<i>P. lepidophora</i>	случайно	редко	незначительный	устойчив
<i>P. leucophlebia</i>	в голод	редко	незначительный	устойчив
<i>P. malacea</i>	в голод	редко	незначительный	устойчив
<i>P. neckeri</i>	случайно	редко	незначительный	устойчив
<i>P. polydactylon</i>	в голод	редко	незначительный	устойчив
<i>P. rufescens</i>	в голод	редко	незначительный	устойчив
<i>P. scabrosa</i>	в голод	редко	незначительный	устойчив
<i>P. venosa</i>	в голод	редко	незначительный	устойчив
<i>Solorina crocea</i>	в голод	часто	незначительный	устойчив
<i>S. saccata</i>	в голод	редко	незначительный	устойчив
<i>S. spongiosa</i>	в голод	редко	незначительный	устойчив
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	с другими	в смеси	незначительный	устойчив

Виды	Поедаемость	Распространение	Запас при умеренном выпасе	Устойчивость к выпасу
<i>S. globosus</i>	хорошо	доминант	небольшой	устойчив
<i>Stereocaulon alpinum</i>	хорошо	в смеси	небольшой	устойчив
<i>S. glareosum</i>	с другими	в смеси	незначительный	устойчив
<i>S. grande</i>	редко	в смеси	незначительный	устойчив
<i>S. paschale</i>	хорошо	в смеси	небольшой	устойчив
<i>S. rivulorum</i>	с другими	в смеси	незначительный	устойчив
<i>S. subcoralloides</i>	редко	в смеси	незначительный	устойчив
<i>Thamnia vermicularis</i>	хорошо	в смеси	незначительный	устойчив

Таблица 0.3

Лишайники нарушенных территорий (I) и техногенных субстратов (II) на севере Западной Сибири и в горных тундрах Урала

Виды	Лесотундра	Северная тайга	Горные тундры
<i>Alectoria nigricans</i>	-	-	II
<i>A. ochroleuca</i>	-	-	I,II
<i>Asahinea chrysantha</i>	II	I	-
<i>Cetraria aculeata</i>	II	-	-
<i>C. ericetorum</i>	-	I,II	-
<i>C. islandica</i>	I,II	I	II
<i>C. laevigata</i>	-	I,II	-

<i>C. nigricans</i>	I,II	-	II
<i>C. odontella</i>	II	-	II
<i>Cetrariella delisei</i>	II	I,II	I,II
<i>Cladina arbuscula</i>	I,II	I,II	I
<i>C. mitis</i>	I	I	I,II
<i>C. rangiferina</i>	II	I,II	I
<i>C. stellaris</i>	I,II	I,II	I
<i>C. stygia</i>	I	I	-
<i>Cladonia acuminata</i>	II	-	I,II
<i>C. amaurocraea</i>	I	I	I,II
<i>C. bellidiflora</i>	I	-	I,II
<i>C. botrytes</i>	I	I	II
<i>C. cariosa</i>	-	I	-
<i>C. carneola</i>	-	-	I,II
<i>C. coccifera</i>	II	I,II	I,II
<i>C. cornuta</i>	-	-	I,II
<i>C. decorticata</i>	-	I	-
<i>C. deformis</i>	I	I	-
<i>C. fimbriata</i>	I	-	I,II
<i>C. furcata</i>	-	I	-
<i>C. macilenta</i>	-	II	-
<i>C. macroceras</i>	I,II	I,II	-
<i>C. phyllophora</i>	-	I	-
<i>C. pleurota</i>	II	I,II	-
<i>C. pyxidata</i>	II	I	-
<i>C. rei</i>	-	I	-
<i>C. subulata</i>	-	-	I,II
<i>C. uncialis</i>	I,II	I,II	I,II
<i>C. verticillata</i>	-	I,II	-
<i>Dactylina arctica</i>	-	-	I
<i>Flavocetraria cucullata</i>	II	I	I,II
<i>F. nivalis</i>	II	I	I,II
<i>Hypogymnia physodes</i>	-	-	II
<i>Icmadophila ericetorum</i>	II	II	II
<i>Melanelia hepatizon</i>	-	-	II
<i>Nephroma arcticum</i>	I,II	-	-
<i>Parmelia sulcata</i>	-	-	II
<i>Peltigera aphthosa</i>	II	II	I,II
<i>P. didactyla</i>	-	-	I,II
<i>P. malacea</i>	II	-	-
<i>P. rufescens</i>	-	I	I
<i>P. scabrosa</i>	-	-	I,II

<i>Psoroma hypnorum</i>	-	-	I,II
<i>Solorina crocea</i>	-	-	I,II
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	-	-	I
<i>Stereocaulon alpinum</i>	II	I,II	I,II
<i>Stereocaulon paschale</i>	I	I	I,II
<i>Thamnotia vermicularis</i>	-	-	I,II

