

УДК 574.3+504.054+582.29

РАЗМЕРНАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКА *HYROGYMNA PHYSODES* (L.) NYL. В УСЛОВИЯХ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 1999 г. И. Н. Михайлова, Е. Л. Воробейчик

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 22.04.98 г.

Атмосферное загрязнение (SO_2 и тяжелые металлы) вызывает закономерные изменения размерной и возрастной структуры локальных популяций *Hyrogymnia physodes* на стволах пихты. Возрастные состояния выделены по количеству и степени развития соралей. При росте загрязнения частотные распределения массы и длины талломов сдвигаются в сторону особей меньших размеров, однако форма распределений относительно стабильна (экспоненциальное – для массы, логнормальное – для длины). При переходе от фоновой зоны к импактной происходит смещение спектра возрастных состояний от высоко фертильных особей к минимально фертильным и стерильным.

Популяционный подход, активно разрабатываемый для высших растений (Уранов, 1975; “Ценопопуляции растений...”, 1988; Жукова, 1995), редко применяется к лишайникам, особенно эпифитным. Известны лишь единичные исследования структуры и динамики популяций в ненарушенных местообитаниях (Истомина, 1996; Armstrong, 1976; Roades, 1983; Hyyvärinen, 1992). В то же время применение методологии популяционного анализа к такому специфическому объекту, как лишайники, может быть интересным и плодотворным. Цель данной работы – попытка использования популяционного подхода для изучения реакции эпифитных лишайников на стрессовую нагрузку, в качестве которой рассматривается атмосферное загрязнение.

Сразу оговоримся, что, употребляя термин “популяция” по отношению к лишайникам, мы придерживаемся его “мягкой” трактовки (Гиляров, 1990), которая в целом совпадает с определением Д. Фасельт (Fahselt, 1996): популяция у лишайников – это локальная группа талломов одного вида, более или менее пространственно отделенная от других таких же групп. Такая “мягкость” оправдана тем, что на современном уровне знаний о механизмах передачи наследственной информации у лишайников под понятие популяции невозможно подвести генетическую основу (Fahselt, 1996). Это обстоятельство определяет и некоторую специфику методических подходов. В связи с трудностями определения абсолютного возраста листоватых талломов (разработаны лишь косвенные методы его определения по приросту (Armstrong, 1976) и по возрасту субстрата (Degehus, 1964; Hale, 1974; Nienburg, 1919, цит. по: Hale, 1973)) для изучения структуры популяций лишайников обычно используют линейные размеры,

массу и/или площадь поверхности талломов, которые играют роль маркеров возраста.

Для высших растений показано, что под действием различных антропогенных факторов могут меняться все параметры их ценопопуляций – продуктивность, рождаемость, смертность и, как следствие, плотность и возрастная структура (Заугольнова, 1977). Представляется вероятным, что аналогичные явления имеют место и в популяциях лишайников, однако целостных исследований этого вопроса не проводилось. Известны факты уменьшения фертильности (LeBlanc, De Sloover, 1970; Feige, 1982; Sigal, Nash, 1983) и снижения темпов вегетативного возобновления (Nash, Gries, 1991) под действием поллютантов; на загрязненных территориях отмечены морфологические изменения талломов (Ikonen, Karenlampi, 1976; Goyal, Seaward, 1982; Sigal, Nash, 1983) и уменьшение прироста (Feige, 1982).

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Работы проведены на западном склоне Среднего Урала в подзоне южной тайги, в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода. Основные ингредиенты выбросов – сернистый ангидрид и тяжелые металлы (Cu, Pb, Cd, Zn, Cr, As и др.). Подробная характеристика загрязнения района и трансформации лесных экосистем приведена ранее (Воробейчик и др., 1994; Воробейчик, Хантемирова, 1994). В соответствии с результатами наших исследований деградации эпифитного лишайникового покрова (Михайлова, 1996) пробные площади заложены в трех зонах нагрузки: импактной (4 км к западу от завода), буферной (7 км) и фоновой (30 км). Площади расположены в однотипных местообитаниях – в елово-пихтовых лесах

Таблица 1. Характеристика эпифитного лишайникового покрова пихты (деревья старше 80 лет) в разных зонах нагрузки (в скобках – объем выборки)

Параметр	Зона нагрузки		
	фоновая (31)	буферная (21)	импактная (35)
Общее видовое богатство	11	7	8
Видовая насыщенность, видов/ствол	4.97 ± 0.19	2.52 ± 0.31	1.34 ± 0.22
Сходство с фоновой территорией по количеству видов (по коэффициенту Жаккара)	–	0.64	0.58
Общее проективное покрытие, %:			
на основании ствола	46.22 ± 4.33	40.86 ± 7.62	19.13 ± 4.75
на высоте 1.3 м	20.77 ± 4.23	1.93 ± 1.12	2.4 ± 1.59
Высота поднятия по стволу (на отрезке 0–180 см) <i>H. physodes</i> , см	167.31 ± 6.07	14.90 ± 6.41	12.29 ± 6.57
Плотность популяций <i>H. physodes</i> , экз./ствол*	207.20 ± 18.52	49.70 ± 17.46	12.23 ± 2.14
Коэффициент вариации плотности, %	19.99	111.07	110.83

* Учтены слоевища на отрезке 0–50 см; количество деревьев указано в разделе “Методика исследований”.

на серых лесных почвах в нижних частях склона. По сравнению с фоновой территорией выпадение меди (по содержанию в снеговом покрове) превышено в 1.68–5.97 раза в 4–7 км и в 3.17–26.33 раза в 1–2 км от завода (зона “лишайниковой пустыни”), свинца – в 1.56–5.05 и 3.92–27.63 раза, кадмия – в 1.41–5.90 и 3.22–22 раза, цинка – 1.68–3.8 и 3.06–10.78 раза соответственно (Кайгородова, Воробейчик, 1996). Краткая характеристика лишайникового покрова дана в табл. 1.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объект исследований – листоватый лишайник *H. physodes*, доминирующий в эпифитном покрове основных лесообразующих пород и обладающий средней чувствительностью к загрязнению (Михайлова, 1996). В елово-пихтовых лесах южной тайги вид размножается исключительно вегетативным путем (соредии, реже – фрагменты талломов); в осветленных местообитаниях на стволах берез иногда образует апотеции.

На каждой пробной площади были сделаны репрезентативные выборки из ценопопуляций *H. physodes*. В фоновой зоне с 5 деревьев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ldb.) старше 80 лет на высоте от 0 до 50 см были собраны все талломы, различимые невооруженным взглядом (т.е. размером более 1 мм; всего 1049 экз.). В буферной и импактной зонах, где плотность ценопопуляций существенно ниже, было собрано 496 и 486 талломов с 10 и 40 деревьев пихты соответственно.

Каждый экземпляр после гербаризации был очищен от коры и взвешен в воздушно-сухом состоянии на аналитических весах с точностью до 0.01 мг. Максимальный линейный размер (в дальнейшем – длина) был измерен под бинокулярным стереомикроскопом с точностью до 0.1 мм. На каждом талломе было подсчитано количество

сорелей каждого из четырех типов: начальная стадия (разрыв нижнего корового слоя), сорали на трубчатых, шлемовидных и губовидных лопастях.

По количеству и степени развития сорелей выделены следующие группы талломов (“возрастные состояния”): 1) асоредиозные (*as*) – полное отсутствие сорелей; 2) криптосоредиозные (*cs*) – все сорали на начальном этапе развития; 3) гипосоредиозные (*s₁*) – сорали на трубчатых и 1–2 на шлемовидных и/или губовидных лопастях; 4) мезосоредиозные (*s₂*) – до 10 сорелей на шлемовидных и/или губовидных лопастях; 5) гиперсоредиозные слоевища (*s₃*) – более 10 сорелей на шлемовидных и/или губовидных лопастях.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Эпифитный лишайниковый покров под действием загрязнения претерпел значительные изменения (см. табл. 1): в 2.4 и 8.7 раза в импактной зоне снижено общее проективное покрытие на основании ствола и на высоте 1.3 м; в 3.7 раза уменьшена видовая насыщенность. Изменение обилия *H. physodes* выражено еще более контрастно: по сравнению с фоновой территорией в 16.9 и 4.2 раза снижена плотность в импактной и буферной зонах и в 13.6 и 11.2 раза – максимальная высота поднятия по стволу. При этом разница в плотности даже занижена, поскольку на фоновой территории учитывались лишайники только на отрезке, составляющем менее одной трети от общей области их распространения на стволе. На загрязненных территориях в 5.5 раза увеличена неравномерность пространственного распределения плотности.

Форма частотного распределения массы талломов (рис. 1а) по форме ближе всего к экспоненциальному, а длины (рис. 1б) – к логнормальному. Однако использование строгого критерия согла-

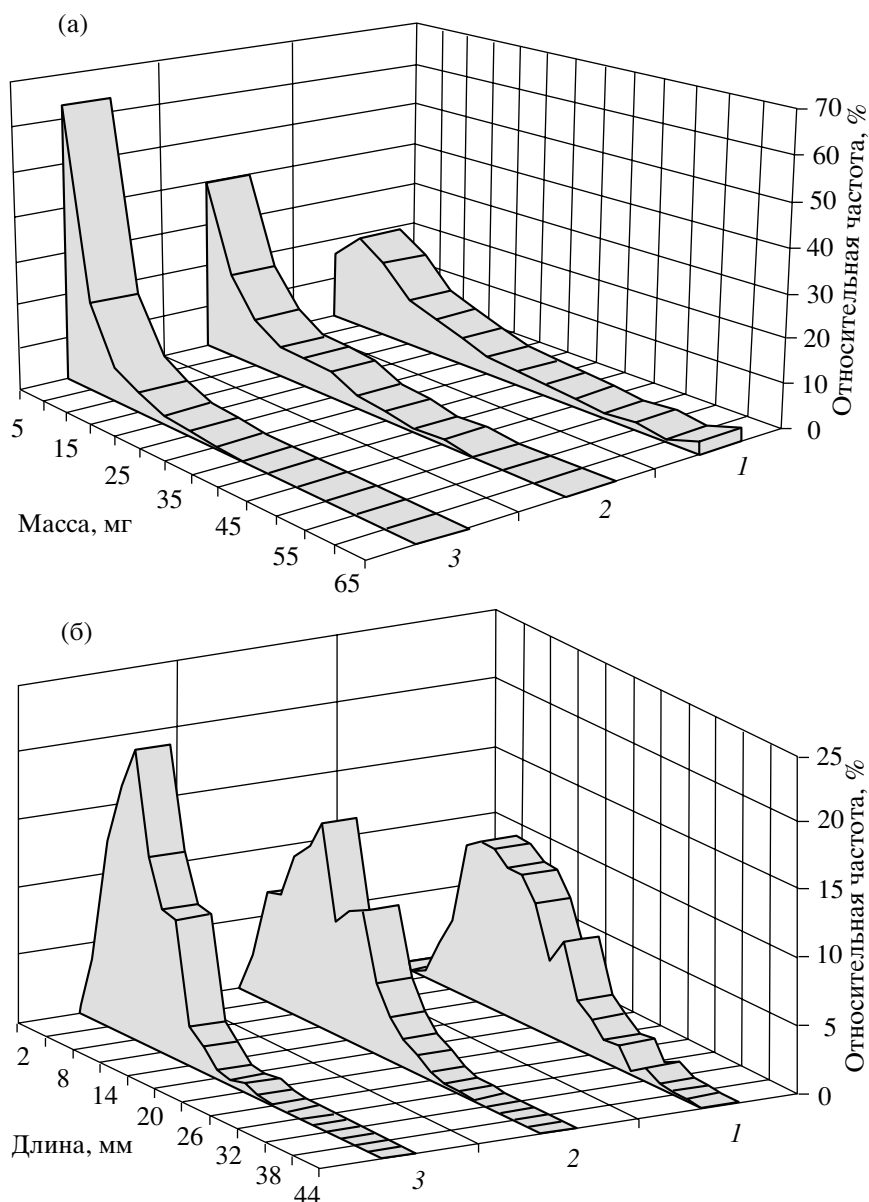


Рис. 1. Частотные распределения массы (а) и длины (б) талломов *H. physodes* в фоновой (1), буферной (2) и импактной (3) зонах нагрузки.

сия для непрерывного распределения приводит к выводу, что данные гипотезы следует отвергнуть: значения статистики Колмогорова–Смирнова для сложной гипотезы (Тюрин, Макаров, 1995) во всех случаях отличаются от нуля на высоком уровне значимости ($p < 0.01$). В то же время, если трансформировать непрерывные распределения в дискретные с небольшим числом градаций, гипотезу о соответствии наблюдаемых распределений теоретическим в большинстве случаев можно принять. Так, значение критерия χ^2 для сложной гипотезы о соответствии наблюдаемого распределения массы теоретическому (экспоненциальному) в фоновой зоне равно 14.71 ($df = 8, p = 0.065$), в

буферной – 13.74 ($df = 7, p = 0.056$), в импактной – 14.10 ($df = 10, p = 0.168$). Значение χ^2 для соответствия распределения длины теоретическому (логнормальному) равно 12.78 ($df = 10, p = 0.236$) в фоновой зоне и 17.00 ($df = 8, p = 0.03$) в импактной; для буферной зоны такая гипотеза отвергается при любом числе градаций. О близости наблюдаемых распределений к теоретическим свидетельствуют также значения аналитических и порядковых статистик (табл. 2). Так, при экспоненциальном распределении мода, коэффициенты вариации, асимметрии и эксцесса равны соответственно 0, 100%, 2 и 6 (Айвазян и др., 1983), что достаточно близко к зарегистрированным величинам для

Таблица 2. Параметры частотных распределений длины и массы талломов *H. physodes* в разных зонах нагрузки

Параметр	Длина, мм			Масса, мг		
	фоновая	буферная	импактная	фоновая	буферная	импактная
Аналитические статистики:						
среднее арифметическое	18.04	13.28	9.72	18.64	11.95	5.52
среднее геометрическое	16.78	11.89	8.80	12.38	5.89	2.79
среднее квадратическое отклонение	6.90	5.83	4.20	17.68	13.06	6.48
коэффициент вариации, %	38.25	43.90	43.21	94.85	109.29	117.39
асимметрия	0.82	0.41	0.78	2.20	2.02	2.58
эксцесс	0.75	-0.28*	0.91	6.71	6.00	10.10
Порядковые статистики:						
медиана	17.20	12.60	9.20	13.24	7.39	3.34
мода	15.10	12.10	8.10	8.65	0.71	0.69
минимум	4.70	2.80	1.20	0.05	0.04	0.03
10% дециль	10.20	5.60	4.70	3.60	0.71	0.49
25% квартиль	12.80	9.20	6.80	6.73	2.49	1.25
75% квартиль	22.0	17.30	12.20	24.23	17.57	7.55
90% дециль	27.20	21.40	15.40	40.67	29.51	13.64
максимум	45.70	32.10	27.10	129.15	98.15	52.15
размах:						
интерлимитный	41.00	29.30	25.90	129.10	98.11	52.12
интердецильный	17.00	15.80	10.70	37.07	28.80	13.15
интерквартильный	9.20	8.10	5.40	17.50	15.09	6.30
медианное отклонение	4.50	4.10	2.70	7.74	5.67	2.55
коэффициенты вариации:						
медианный	38.75	48.19	43.46	86.58	113.63	113.07
квартильный	39.65	47.62	43.48	97.96	151.29	139.82
децильный	38.55	48.89	45.33	109.21	151.96	153.59
коэффициент асимметрии:						
квартильный	0.043	0.160	0.111	0.256	0.350	0.337
децильный	0.176	0.114	0.159	0.480	0.536	0.567

* Величина достоверно не отличается от нуля; остальные коэффициенты асимметрии и эксцесса достоверно ($p < 0.001$) отличаются от нуля.

распределения массы (за исключением моды в фоновой зоне¹).

При переходе к логарифмам длины их распределение близко к нормальному (что соответствует логнормальному распределению исходных значений) по критерию отношения среднего арифметического отклонения к среднему квадратическому: при нормальном распределении это отношение равно 0.7979 (Большев, Смирнов, 1983), что близко к зарегистрированным величинам (0.8078, 0.7918 и 0.7856 для фоновой, буферной и импактной зон соответственно, везде $p < 0.1$). Следовательно, вероятнее всего, имеют место засоренные теоретические распределения (когда небольшая часть популяции распределена по другому закону), но из-за большого объема выборок это

¹ Меньшая частота первого класса по сравнению с модальным частично может быть связана с неполнотой сбора талломов малых размеров.

засорение сильно влияет на вывод о принятии соответствующей нуль-гипотезы. Поиск же конкретного вида засоряющей функции не входит в задачи данной работы.

Таким образом, можно заключить, что наблюдаемые частотные распределения длины и массы талломов сильно асимметричны и в первом приближении могут быть описаны логнормальным и экспоненциальным законами. В любом случае сильная ненормальность этих распределений заставляет с осторожностью оперировать обычными аналитическими статистиками и обуславливает смещение акцента в сторону порядковых статистик и непараметрических критериев.

Сравнение частотных распределений в разных зонах нагрузки по любому непараметрическому критерию (например, Крускала-Уоллиса) приводит к выводу, что они различаются на очень высоком уровне значимости ($p \leq 0.0001$). В первую очередь это связано с закономерным изменением

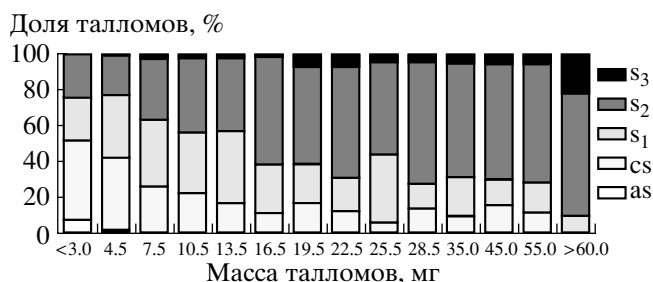


Рис. 2. Зависимость спектра возрастных состояний от массы таллома в фоновой зоне. Обозначения стадий см. в разделе “Методика исследований”.

параметров сдвига распределений: все статистики, характеризующие центральную тенденцию признака (аналитические и порядковые средние), закономерно уменьшаются при переходе от фоновой зоны к импактной; аналогичное уменьшение имеет место для лимитов и процентилей (см. табл. 2). Также существенно уменьшаются и абсолютные параметры масштаба распределений (среднее квадратическое и медианное отклонения). В то же время относительные параметры масштаба (коэффициенты вариации) значительно более стабильны. Для оценки достоверности различий аналитических коэффициентов вариации мы использовали критерий для случая несимметричных распределений (Животовский, 1991):

$$U = \frac{|\ln C_1 - \ln C_2|}{\sqrt{V_1 + V_2}},$$

$$V_i = \frac{1 + 2C_i^2 + E_i/2 - A_i C_i}{2n_i}, \quad i = 1, 2,$$

где C_i, E_i и A_i – коэффициенты вариации (в долях единицы), асимметрии и эксцесса i -й выборки, n – объем выборки. Для массы различие коэффициентов вариации фоновой и буферной зон недостоверно ($p < 0.1$), также недостоверно различие буферной и импактной зон ($p < 0.5$), и только разница между фоновой и импактной зонами достаточно существенна ($p < 0.02$). Для длины разница между коэффициентами вариации в буферной и импактной зонах отсутствует ($p < 0.5$), но достоверна для фоновой и буферной ($p < 0.001$), фоновой и импактной ($p < 0.01$) зон. В то же время абсолютная величина даже достоверных различий коэффициентов вариации в разных вариантах сравнений составляет порядка 10–20%, что представляет не очень существенным. Таким образом, если устранить так называемый эффект шкалы, можно прийти к заключению об относительной стабильности параметров масштаба распределений в разных зонах нагрузки.

Использование коэффициентов вариации, основанных на порядковых статистиках, уточняет картину. Медианный (C_m), квартильный (C_q) и дециль-

во выражено также увеличение доли (с 0.7 до 25.3%) асоредиозных талломов и снижение (с 3.9 до 0.2%) доли гиперсоредиозных талломов.

Лог-линейный анализ таблицы “3 зоны × 5 стадий” (с использованием критерия χ^2) показал, что различия возрастных спектров ценопопуляций разных зон высоко достоверны ($p \ll 0.0001$). Парные сравнения долей (с использованием арксинус-преобразования) также приводят к выводу о достоверности (как минимум с $p < 0.002$) различий во всех сочетаниях, кроме одного (доля гиперсоредиозных талломов в буферной и импактной зонах, $p < 0.1$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Размерная структура популяций. Предполагая, что в рассматриваемом нами случае масса по сравнению с длиной в большей степени коррелирует с абсолютным возрастом², можно констатировать преобладание в популяциях всех зон нагрузки молодых талломов. Стремительное уменьшение количества талломов с увеличением возраста свидетельствует либо о высокой смертности на ранних этапах развития (возможно, из-за внутривидовой конкуренции), либо об их слиянии и образовании комплексных талломов. Первое объяснение традиционно для популяционной экологии (кривые выживания типа “кривой для устрицы”), второе, вероятно, специфично для лишайников. Принципиальная возможность слияния ювенильных лопастей показана Р. Армстронгом (Armstrong, 1984, цит. по: Armstrong, Smith, 1992); известны также факты образования талломов из группы слившихся соредий (“арахноидальная” стадия ювенильного развития *H. physodes* (Schuster, 1985)) и развития молодых слоевищ *H. physodes* на разрушающихся частях старых талломов (Kiss, 1982). В то же время нам неизвестны документированные свидетельства широкого распространения этого процесса в природе.

Экспоненциальное распределение было отмечено для массы талломов эпифита *Lobaria oregana* (Roades, 1983). Однако, в противоположность нашим данным, для диаметра талломов *H. physodes* (Huvärinen, 1992) и эпифита *Parmelia glabratula* subsp. *fuliginosa* (Armstrong, 1988) описано распределение, близкое к экспоненциальному. Вероятно, это в первую очередь связано с различиями в схеме эксперимента (сплошной учет, использованный нами, и выборочный учет, примененный в работах двух последних авторов). Кроме того, сравнение наших данных с литературными затруднено тем, что все цитированные авторы ана-

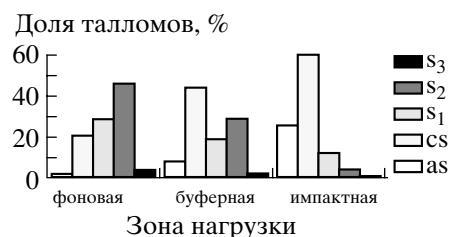


Рис. 3. Возрастной спектр популяций *H. physodes* в разных зонах нагрузки. Обозначения см. на рис. 2.

лизировали распределения без использования строгих статистических критериев.

Закономерное смещение частотных распределений при увеличении нагрузки в первую очередь связано с элиминацией крупных талломов, из-за чего преобладают мелкие экземпляры в ценопопуляциях загрязненных местообитаний выражено более контрастно. Причиной этого могут быть два процесса, вызванные атмосферным загрязнением: 1) уменьшение скорости роста талломов; 2) повышенная смертность талломов больших размеров. В литературе приведены факты, свидетельствующие в пользу первой причины (Feige, 1982), но у нас нет оснований априорно отвергать вторую. Поэтому разделить эти причины на настоящем этапе работы не представляется возможным.

Достаточно неожиданным представляется факт относительной стабильности формы частотных распределений рассмотренных параметров в разных зонах нагрузки, что резко контрастирует с сильным уменьшением абсолютных размеров талломов и особенно с катастрофическим снижением плотности популяций. Если бы в популяциях под действием токсической нагрузки происходили какие-либо “быстрые” изменения, логично было бы предположить наличие существенной разницы в форме частотных распределений, например изменение положительной асимметрии на отрицательную при торможении воспроизводства. Следовательно, стабильность формы распределений – это косвенное свидетельство того, что в условиях длительного загрязнения (а на момент проведения исследования оно составляет около 60 лет) популяции лишайников находятся в стационарном состоянии, т.е. смертность компенсируется воспроизводством и общая численность относительно постоянна.

Возрастная структура популяций. Необходимо подчеркнуть, что мы анализируем усеченную выборку из возрастного спектра популяции: с одной стороны, не рассматривались неразличимые невооруженным глазом ранние стадии развития слоевищ, а с другой – обесцвеченные отмирающие экземпляры, разрушающиеся при сборе (в терминах демографии растений – субсенильные и сенильные особи).

² Данное предположение базируется на двух соображениях: 1) на рассматриваемом временном интервале с увеличением возраста не происходит отмирания центральной и/или периферической части таллома; 2) из-за значительной вертикальной рассеченности талломов имеет место не только площадной, но и объемный рост.

За основу для выделения возрастных состояний была взята величина продуцирования талломом вегетативных диаспор, которую косвенно можно оценить по количеству соралей, степени их развития и соотношению количества соралей на лопастях разных типов. Логично предположить, что на начальном этапе развития соралей продукция соредий минимальна, сорали на трубчатых лопастях занимают промежуточное положение, а сорали на шлемовидных и губовидных лопастях, обладающие наибольшей площадью поверхности, продуцируют максимальное количество соредий. Таким образом, талломы одного возрастного состояния характеризуются более или менее одинаковым вкладом в процесс воспроизводства популяции. Как и у высших растений, возрастные состояния у лишайников характеризуют биологический возраст экземпляра и связаны с его абсолютным возрастом лишь косвенно.

Отчетливо выраженное смещение возрастного спектра при увеличении нагрузки позволяет говорить о так называемом “омоложении” ценопопуляций в буферной и импактной зонах (еще раз подчеркнем, что речь идет только о биологическом возрасте). В результате данного процесса можно ожидать уменьшения общего потока диаспор *H. physodes* в экосистеме, что, в свою очередь, может быть одной из причин снижения обилия лишайников на загрязненных территориях.

Для объяснения причин наблюдаемого смещения возрастного спектра можно высказать по крайней мере два предположения. 1. Возможно, образование соралей снижает резистентность талломов, так как при этом происходит, во-первых, потеря клеток фотобионта, что может существенно снизить фотосинтетическую активность, и, во-вторых, разрушение нижнего корового слоя, выполняющего защитную функцию. Таким образом, более соредиозные талломы могут быть менее резистентны к поллютантам, что обуславливает их повышенную смертность и последующую элиминацию. 2. Возможно, поллютанты ингибируют образование соралей. В литературе отмечено отрицательное влияние атмосферного загрязнения на темпы деления водорослей (Nash, Gries, 1991), что в значительной степени может уменьшить интенсивность процесса образования соредий.

Противоположные нашим результаты получены для высших растений. Так, в условиях атмосферного загрязнения тяжелыми металлами в комплексе с SO₂ отмечено “старение” ценопопуляций, т.е. смещение возрастного спектра в сторону сенильных и субсенильных особей у черники (Deyeva, Maznaja, 1993) и горца змеиноного (Хантемирова, 1996). Однако малочисленность подобных исследований оставляет открытым вопрос, является ли этот феномен общей закономерностью, тем более что при других видах антропогенных нагрузок (например, пасквальных) “омоложение”

ценопопуляций отмечено и у высших растений (Заугольнова, 1977).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная работа по своей идеологии близка к направлению популяционной экологии растений, которое разрабатывается школой А.А. Уранова (в первую очередь это касается выделения возрастных состояний лишайников). Но следует заметить, что популяционная жизнь высших растений исследована несравненно лучше и на гораздо более высоком методическом уровне (Жукова, 1995), чем лишайников. Поэтому мы посчитали преждевременным автоматическое перенесение ряда традиционных методических приемов демографии растений (расчет показателей возрастности, построение базового спектра и т.д.) на новый объект. По сравнению с продвинутой популяционного анализа для высших растений попытки его использования для лишайников можно рассматривать лишь как самый начальный этап. Поэтому в данной работе открытых вопросов остается больше, чем найдено ответов. Вместе с тем полученные результаты говорят о перспективности подобного рода исследований.

Одна из основных трудностей применения популяционного подхода к лишайникам – это выделение индивидуальных талломов. Решить эту проблему нам позволил удачный выбор объекта (листочный лишайник с более-менее дискретным талломом), субстрата (гладкая кора пихты способствует развитию талломов правильной формы и облегчает их сбор) и фитоценологических условий (низкая освещенность препятствует образованию популяций с высокой плотностью и, следовательно, в определенной мере способствует обособленности талломов). Но, несмотря на это, элемент субъективизма в выделении индивидуальных талломов при тесном совместном произрастании не может быть полностью исключен. Другая возможная погрешность связана с деформацией талломов и изменением их размеров при высушивании во время хранения образцов до проведения измерений. В то же время мы считаем маловероятным, чтобы отмеченные погрешности могли существенно исказить полученные результаты.

Нами установлено, что под действием атмосферного загрязнения происходят закономерные изменения размерной и возрастной структуры популяций лишайников. При переходе от фоновой зоны к импактной частотные распределения массы и длины смещаются в сторону особей меньших размеров, а возрастной спектр – наименее фертильных (асоредиозных и криптосоредиозных) талломов. В то же время форма частотных распределений относительно стабильна во всех зонах нагрузки. Популяция в импактной зоне находится на техногенной границе распространения *H. physodes* в исследованном районе. Это дает ос-

нование предположить, что именно вызванное токсической нагрузкой “омоложение” популяций – ключевой процесс, определяющий судьбу данного вида в условиях загрязнения.

Вне всяких сомнений, популяционный подход к анализу антропогенных изменений лишайникового покрова на добавляет ничего нового к выводу о его деградации, который может быть получен традиционными лишайноиндикационными методами. Более того, из-за своей чрезвычайной трудоемкости такой подход вряд ли может занять сколько-нибудь значительное место в прикладных исследованиях биоиндикационного характера. Его значение в другом – он дает возможность подойти к пониманию причин и вскрытию механизмов изменений лишайносинузий в условиях загрязнения среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны О.В. Матияш за участие в сборе и камеральной обработке материала, а также доктору К. Шейдеггеру (Федеральный институт исследования леса, ландшафта и снега, Швейцария) за обсуждение результатов. Работа завершена при финансовой поддержке INTAS (проект № 93-1645).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айвазян С.А., Енюков И.С., Мещалкин Л.Д. Прикладная статистика: Основы моделирования и первичная обработка данных. М.: Финансы и статистика, 1983. 471 с.
- Большев Л.Н., Смирнов Н.В. Таблицы математической статистики. М.: Наука, 1983. 416 с.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимость доза–эффект // Экология. 1994 № 3. С. 31–43.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Жукова А.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 1995. 224 с.
- Заугольнова Л.Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 12. С. 1767–1779.
- Истомина Н.Б. Биология *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. и *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) Massal. в южной тайге европейской части России // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1996. 24 с.
- Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л. Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.
- Михайлова И.Н. Эпифитные лишайносинузии лесов Среднего Урала в условиях техногенного загрязнения / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 24 с.
- Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Анализ данных на компьютере. М.: Финансы и статистика, 1995. 384 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Хантемирова Е.В. Структура ценопопуляций горца змеинового в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1996. № 4. С. 307–309.
- Ценопопуляции растений (очерк популяционной биологии) / Заугольнова Л.Б., Жукова А.А., Комарова А.С., Смирнова О.В. М.: Наука, 1988. 183 с.
- Armstrong R.A. Studies on the growth rates of lichens // Lichenology: progress and problems. London, 1976. P. 309–322.
- Armstrong R.A. Substrate colonization, growth, and competition // CRC Handbook of lichenology. V. 2. Cleveland, Ohio, 1988. P. 3–16.
- Armstrong R.A., Smith S.N. Lobe growth variation and the maintenance of symmetry in foliose lichen thalli // Symbiosis. 1992. V. 12. P. 145–158.
- Degelius G. Biological studies of epiphytic vegetation on twigs of *Fraxinus excelsior* // Acta Horti Gotoburg. 1964. V. 27. P. 11–55.
- Deyeva N.M., Maznaja E.A. The state of bilberry in polluted and unpolluted forests of the Cola peninsula // Aerial pollution in Cola peninsula. Apatity, 1993. P. 308–311.
- Fahsel D. Individuals, populations and population ecology // Lichen biology. Cambridge, 1996. P. 181–198.
- Feige G.B. Niedere Pflanzen – speziell Flechten – als Bioindikatoren // Decheniana, Beihefte (Bonn). 1982. Bd. 26. S. 23–30.
- Goyal R., Seaward M.R.D. Metal uptake in terricolous lichens. II Effects on the morphology of *Peltigera canina* and *Peltigera rufescens* // New Phytol. 1982. V. 90. P. 73–84.
- Hale M.E. Growth // The lichens. London: Academic Press, 1973. P. 473–492.
- Hale M.E. The biology of lichens. London: Edward Arnold, 1974. 181 p.
- Hyvärinen M. Adaptivity of the thallus structure of *Hypogymnia physodes* to microclimatic conditions // Lichenologist. 1992. V. 24. P. 267–279.
- Ikonen S., Karenlampi L. Physiological and structural changes in reindeer lichens transplanted around a sulfite pulp mill // Proc. Kuopio meeting on plant damages caused by air pollution. Kuopio, 1976. P. 37–45.
- Kiss T. Aspects and types of competition between lichen species in epiphytic communities // Acta Bot. Hung. 1982. V. 28. P. 113–126.
- LeBlanc F., De Sloover J. Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses // Can. J. Bot. 1970. V. 48. P. 1485–1496.
- Nash III T.H., Gries C. Lichens as indicators of air pollution // The handbook of environmental chemistry. V. 4. Part C. Berlin. 1991. P. 1–29.
- Rhoades F.M. Distribution of thalli in a population of the epiphytic lichen *Lobaria oregana* and a model of population dynamics and production // Bryologist. 1983. V. 86. P. 309–331.
- Schuster G. Die Jugendentwicklung von Flechten – ein Indikator für Klimabedingungen und Umweltbelastung / Bibliotheca Lichenologica. Bd. 20. 1985. 206 s.
- Sigal L.L., Nash III T.H. Lichen communities on conifers in southern California mountains: an ecological survey relative to oxidant air pollution // Ecology. 1983. V. 64. P. 1343–1354.