

30. Plennik R. Ya. Long storage of seeds as way of preservation of a gene pool of Legumes plants of natural flora // *Reproduktivnaya biologiya introdutsirovannykh rasteniy*. Uman, 1991. S. 162—163. (In Russian)
31. Karshibaev Kh. K. Characteristics of seed reproduction of some *Fabaceae* species in arid zone of Uzbekistan // *Rastitelnye resursy*. 2002. T. 38, vyp.1. S. 65—72. (In Russian)
32. Butnik A. A., Ashurmetov O. A., Nigmanova R. N., Begbaeva G. F. *Ekologicheskaya anatomiya pustynnykh rasteniy Sredney Azii* [Ecological anatomy of desert plants of Middle Asia]. Tashkent, 2009. T. 3. 155 s. (In Russian)
33. Rabotnov T. A. *Fitotsenologiya* [Phytocoenology]. Moscow, 1992. 352 s. (In Russian)
34. Mavlanov X. *Yantachniki Uzbekistana* [*Alhagi* of Uzbekistan]. Tashkent, 1995. 167 s. (In Russian)
35. Karshibaev Kh. K. Specific reproduction features of some *Alhagi* Gagnev. species in the arid zone of Uzbekistan // *Arid Ecosystems*. 2014. Vol. 4, N 2. P. 127—133.

*Раст. ресурсы, вып. 3, 2015*

## РОСТОВЫЕ ПРОЦЕССЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КУСТИСТО-РАЗВЕТВЛЕННЫХ ЛИШАЙНИКОВ РОДА *CLADONIA* (*CLADONIACEAE*) В ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВАХ

© С. Ю. Абдульманова,<sup>1</sup> С. Н. Эктова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

<sup>1</sup> E-mail: SvAbdulmanova@e1.ru

Получены данные об особенностях ростовых процессов трех модельных видов лишайников рода *Cladonia* (*C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stygia*) за три вегетационных периода 2011—2013 гг. в лесотундровой зоне Западной Сибири и Полярного Урала, в разных типах равнинных и горных тундр. Установлено, что скорость интеркалярного роста и скорость образования мертвых колен зависят от климатических особенностей сезонов, однако особенности горизонтальной и вертикальной структуры сообщества и положение в ландшафте могут сглаживать влияние абиогенных факторов. Наибольшие изменения интеркалярного роста и скорости отмирания выявлены в горных тундрах и особенно в открытых типах сообществ. На территории исследований модельные виды лишайников находятся на стадии обновления прироста, т. е. скорость растяжения практически полностью уравнивается темпами отмирания. Полученные характеристики изученных видов лишайников соответствуют возрастному состоянию подстилки в близких к климаксовым зональных сообществах с незначительными механическими (выпас, вытаптывание) нарушениями лишайникового покрова.

**Ключевые слова:** лишайники, *Cladonia*, скорость роста, абсолютный прирост, интеркалярное растяжение, скорость отмирания, лесотундра, Западная Сибирь, Полярный Урал.

Кустисто-разветвленные лишайники рода *Cladonia* P. Browne составляют основу зимнего рациона северного оленя. В целях сохранения и рационального использования пастбищных угодий необходимы данные об актуальном состоянии лишайникового покрова, существующих запасах и скорости роста

кормовых видов лишайников. Кроме того, изучение скорости и особенностей роста лишайников позволяет оценить их фитоценотический статус, а также понять особенности развития и существования лишайниковых сообществ [1].

Для оценки скорости роста кустисто-разветвленных лишайников одним из используемых методов является определение относительного прироста, предложенное В. Н. Андреевым [1]: длину живой части подеция делят на количество годовых ветвлений. Данный метод удобен для определения продукционного потенциала кустисто-разветвленных лишайников, так как к активному росту способны только живые колена, которые и формируют запас биомассы лишайников. В камеральных условиях метод также позволяет довольно быстро рассчитать скорость роста лишайников. Тем не менее необходимо учитывать, что прирост кустисто-разветвленных лишайников зависит от значительного числа внешних факторов среды: гидротермических условий, структуры сообщества, участия мхов и лишайников в напочвенном покрове и др. [1—8]. В то же время метод расчета относительного прироста не позволяет оценить, насколько может меняться скорость роста лишайниковых талломов в конкретных гидротермических условиях вегетационных сезонов, а также рассчитать скорость интеркалярного растяжения и темпы образования мертвых колен, соотношение которых позволит определить возрастное состояние лишайниковых подециев.

Таким образом, целью нашей работы стала оценка степени изменчивости основных ростовых процессов талломов лишайников р. *Cladonia* в разных типах тундр Западной Сибири и Полярного Урала на протяжении трех вегетационных периодов. Были поставлены следующие задачи: определить скорость интеркалярного растяжения лишайниковых талломов, оценить темпы образования отмирающих колен подециев, рассчитать скорость роста кустисто-разветвленных лишайников, выявить особенности их ростовых процессов в разных типах тундровых сообществ на фоне климатических флуктуаций.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований послужили доминанты напочвенного покрова, ценные кормовые виды кустистых лишайников — *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. rangiferina* (L.) F. N. Wigg., *C. stygia* (Fr.) Ruoss.

При проведении эксперимента по изучению ростовых процессов кустисто-разветвленных лишайников р. *Cladonia* в начале июля 2011 г. заложены мониторинговые площади в трех типах тундровых сообществ равнинной лесотундры Западной Сибири (окрестности пос. Октябрьский, Приуральский р-н, ЯНАО, 66°42' с. ш., 66°34' в. д.) и в их аналогах в горах Полярного Урала (долина р. Сось, Приуральский р-н, ЯНАО, 67°03' с. ш., 65°31' в. д.). Равнинные кустарничково-лишайниковые с *Betula nana* L. тундры распространены на верхних частях склонов водоразделов (97—111 м над ур. моря), сомкнутость кустарничкового яруса в сообществах 0.1—0.7, высота кустов 20—60 см, кустарничковый ярус слабо выражен (проективное покрытие (ПП) 5—25 %, высота до 15 см), в напочвенном покрове преобладают лишайники (ПП 60—85 %), доля мхов не превышает 40 %, мощность мохово-лишайниковой дернины 8—10 см. В нижней части склона холма распространены кустарничково-мохово-лишайниковые тундры (108—113 м над ур. моря), для которых характерно практически полное отсутствие кустарничкового яруса (сомкнутость не превышает 0.1, высота до 25 см). ПП кустарничков до 40 % (высота до 10 см), напочвенный покров на 45—85 % сформирован лишайниками, покрытие мхов

5—25 %, мощность дернины около 6 см. В ложбинах стока (103—110 м над ур. моря) при некотором заболачивании кустарниковых мохово-лишайниковых тундр сомкнутость кустарников до 0.2—0.4 (высота до 20), ПП кустарничков 30—40 % (высота до 15), доля мхов возрастает до 30—40 %, ПП лишайников 50—60 %, мощность дернины 7—9 см.

В горах Полярного Урала кустарниковые с *Betula nana* L. заросли распространены на высотах 250—350 м над ур. моря, сомкнутость кустарникового яруса 0.3—0.8, высота до 50 см, кустарничковый ярус с покрытием 15—40 %, высотой до 15 см, ПП лишайников 30—90 %, мхов 10—70 %, мощность напочвенного покрова 10—15 см. Выше по склону (333—642 м над ур. моря) наиболее распространенный тип сообществ кустарничково-мохово-лишайниковые тундры, в которых практически полностью отсутствует кустарниковый ярус (сомкнутость до 0.1), кустарничковый ярус с ПП 5—50 % (высота 3—12 см), ПП лишайников 30—90 %, мхов 5—50, мощность дернины до 5 см.

Вдоль всего профиля фрагментарно встречаются чистые лишайниковые тундры, где кустарниковый ярус полностью отсутствует, кустарничковый не выражен (ПП до 1 %), напочвенный покров мощностью 9—10 см сформирован лишайниками (90—100 %), мхи практически отсутствуют (ПП до 1 %).

В трехкратной повторности для каждого типа фитоценоза проведены геоботанические описания на участках площадью 100 м<sup>2</sup>. В пределах каждой пробной площади (100 м<sup>2</sup>) было заложено от 2 до 5 мониторинговых площадок по 0.25 м<sup>2</sup> (50 × 50 см), на которых выбрано, помечено и пронумеровано по 15 подцелиев лишайников модельных видов. Для каждой площадки указаны точные координаты и ориентация по сторонам света, дана подробная характеристика: положение относительно моховых бугров, кустов *Betula nana* или *Ledum palustre* L., видовой состав и покрытие мхов и лишайников, соотношение основных модельных видов, мощность дернины, pH субстрата. Кроме того, дополнительно проведены исследования (на площадках 25 × 25 см) по экспресс-оценке ежегодной продукции (количество ежегодно формируе-

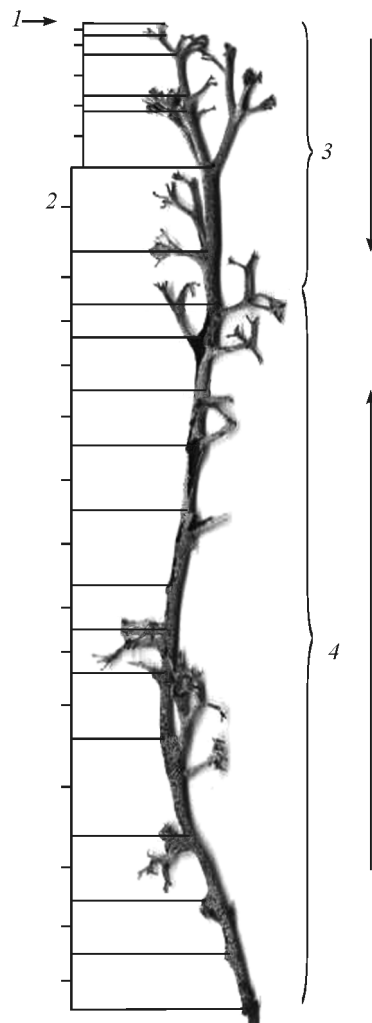


Рис. 1. Схема подетия *Cladonia stygia* и изученные размерно-возрастные характеристики.

1 — колено первого года жизни, 2 — высота колена, 3 — живая часть подетия, 4 — мертвая часть подетия, 5 — интеркалярное растяжение, 6 — образование отмирающих колен.

Fig. 1. Scheme of podetia *Cladonia stygia* and studied size-age characteristics.

1 — internode living first year, 2 — internode high, 3 — living part of thallus, 4 — dead part of thallus, 5 — internodes elongation, 6 — die-off internodes formation.

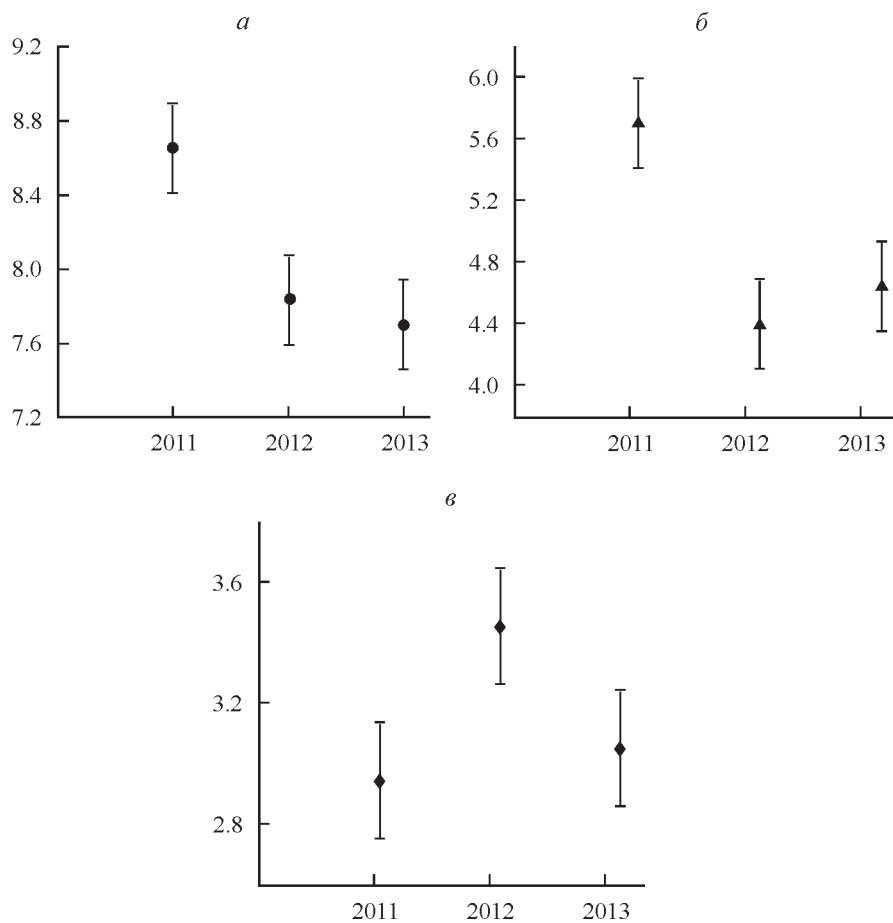


Рис. 2. Изменчивость ростовых параметров лишайниковых талломов в 2011—2013 гг. По горизонтали — год. По вертикали: *a* — скорость интеркалярного растяжения, мм/год; *b* — скорость отмирания, мм/год; *v* — абсолютный прирост, мм/год.

Fig. 2. Variability of growth processes in lichen thallus during 2011—2013 years. X-axis — year. Y-axis: *a* — internodes elongation, mm/year; *b* — internodes die-off, mm/year; *v* — absolute growth rate, mm/year. On the graph:  $X \pm SE$ .

мой лишайниками биомассы на единицу площади) модельных видов лишайников [9].

В целом в ходе работы было заложено 13 пробных площадей и 31 мониторинговая площадка, промерено 885 лишайниковых подстиц.

Измерения предельно увлажненных лишайниковых талломов без изъятия из природной среды проводили ежегодно в первой половине июля, и в целом нами рассчитаны и учтены значения основных ростовых параметров лишайников за 3 вегетационных сезона 2011—2013 гг. Длина колен лишайниковых подстиц измерялась с помощью электронного штангенциркуля (Garant 41 2618\_150). В 2011 г. были промерены все колена живой части и 3 мертвых колена; в последующие годы измерения проводили до последнего отмершего колена, зафиксированного в начале эксперимента.

В ходе камеральной обработки рассчитывали значения основных параметров роста лишайниковых талломов (рис. 1, 2):

— интеркалярный рост (растяжение) — как сумма разниц длин колен живой части в текущем и предыдущем годах измерения;

— скорость отмирания — как сумма длин колен, отмерших за предыдущий сезон;

— абсолютный прирост — как разница между интеркалярным растяжением и скоростью отмирания.

Для оценки прироста по биомассе (ежегодно формируемая масса живой части талломов) и продукции кустистых лишайников рассчитывали плотность лишайниковой дернины, а также проводили взвешивание отдельных лишайниковых талломов для определения массы живой части подцеиев.

Оценку значимости различий полученных величин ростовых процессов из разных районов (горные и равнинные территории) и типов тундровых сообществ в период исследования проводили с помощью одно- и двухфакторного дисперсионного анализа.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравниваемые периоды исследований характеризуются довольно контрастными условиями температур и влажности (табл. 1).

В 2012 г. сумма активных температур была значимо больше ( $F(1, 276) = 16.8, P < 0.01$ ), чем в 2011, при практически равном количестве осадков в дни с активными температурами. Тогда как в 2013 г. выпало в 5.4 раза меньше осадков при снижении суммы активных температур на 10 % по сравнению с 2012 г. ( $F(1, 248) = 9.7, P < 0.01$ ;  $F(1, 248) = 0.3, P = 0.56$  соответственно). Таким образом, мы можем оценить влияние повышения температуры воздуха или снижения количества осадков на ростовые процессы лишайников равнинной и горной части территории исследования, а также в разных типах тундровых фитоценозов.

В целом на территории исследования значения интеркалярного растяжения за период изучения варьируют от 3.5 до 16 мм/год. В среднем на протяжении трех вегетационных сезонов скорость растяжения снижается (рис. 2, а).

Т А Б Л И Ц А 1

Основные климатические параметры, характеризующие гидротермические условия роста кустисто-разветвленных лишайников в 2011—2013 гг.

Table 1. Main climatic conditions in 2011—2013 years

Вегетационный сезон Vegetative season	Количество дней с акт. $t^{*}$ N days with active temperatures	Сумма акт. $t^{\circ}$ , $^{\circ}\text{C}$ Summ of active temperatures, $^{\circ}\text{C}$	Осадки в дни с акт. $t^{\circ}$ , мм Precipitations of active temperature days, мм	Относительная влажность в дни с акт. $t^{\circ}$ , % Humidity of active temperature days, %
2011	129	1370	529	74
2012	125	1601	545	74
2013	107	1446	99	69

Примечание. \* — активная температура, для кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia* активные среднесуточные температуры находятся в диапазоне 5—25  $^{\circ}\text{C}$  [10]. Климатические данные получены с сайта [www.rp5.ru](http://www.rp5.ru) [11].

Note. \* — active temperatures, for fruticose *Cladonia* lichens it is daily average temperatures in the limits from 5 to 25  $^{\circ}\text{C}$  [10]. Data from web-site: [www.rp5.ru](http://www.rp5.ru) [11].

В 2012 г. темпы интеркалярного роста уменьшились на 10 % ( $F(1, 143) = 5.93$ ,  $P = 0.02$ ), в 2013 г. — еще на 2 %. Замедление процессов растяжения можно объяснить значительным дефицитом влаги в 2012 г. на фоне повышения температуры воздуха, а в 2013 г. — в связи с резким снижением количества осадков, так как к активному растяжению способны только влажные талломы лишайников.

Наибольшие годовые изменения скорости растяжения выявлены в горных тундрах, характеризующихся более суровыми гидротермическими условиями [12]. Значительное повышение температуры воздуха в течение вегетационного сезона 2012 г. привело к снижению скорости интеркалярного растяжения на 20 % ( $F(1, 76) = 16.73$ ,  $P < 0.01$ ). Особенности динамики интеркалярного растяжения в меняющихся климатических условиях в значительной степени связаны со структурой рассматриваемых растительных сообществ. Максимальное снижение (на 27 %) темпов роста лишайниковых талломов отмечено в открытых кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах ( $F(1, 31) = 13.13$ ,  $P < 0.01$ ), характеризующихся фрагментарным напочвенным покровом небольшой мощности и естественной динамикой самих сообществ (стекание напочвенного покрова по склону на фоне каменистости и пятнообразования, в результате — лишайниковый компонент постоянно ломается), в таких условиях климатические флуктуации оказывают значимое влияние на ростовые процессы лишайников (табл. 2).

В открытых лишайниковых тундрах с мощным и сомкнутым лишайниковым покровом скорость растяжения снижается на 19 % ( $F(1, 10) = 2.88$ ,  $P = 0.12$ ). Меньше всего (на 15 %) темпы интеркалярного роста снижаются в кустарниковых тундрах ( $F(1, 31) = 3.96$ ,  $P = 0.06$ ), где благодаря сомкнутому кустарниковому ярусу сохраняются наиболее стабильные условия температуры и влажности в живом напочвенном покрове и значительно понижается негативное влияние макроклиматических условий. В 2013 г. в сравнении с 2012 г., не отмечено значимого изменения скорости растяжения лишайниковых слоевищ в разных типах горных тундр, т. е. и повышение температуры воздуха, и снижение количества осадков ведут к сходному значительному замедлению ростовых процессов у кустистых лишайников.

В равнинных тундрах повышение температуры воздуха в 2012 г. привело к незначительному (на 6 %) ускорению интеркалярного растяжения. В 2013 г. вследствие недостаточного количества осадков темпы роста лишайников снизились на 6 %. Изменения скорости интеркалярного растяжения на протяжении сезонов исследования не имеют значимых различий ( $F(2, 100) = 0.8$ ,  $P = 0.47$ ), что можно объяснить более стабильными условиями равнинных территорий по сравнению с горными районами. Причины ускорения растяжения лишайниковых талломов можно связать с особенностями положения в рельефе и структурой растительных сообществ. Так, в 2011 г. максимальный интеркалярный рост талломов отмечен в кустарниковых тундрах (различия с другими типами тундр достоверны ( $F(2, 31) = 18.26$ ,  $P < 0.01$ ), однако в 2012 г. скорость роста снизилась на 9 % (табл. 2). В открытых типах тундр интенсивность растяжения увеличивается на 25 % ( $F(1, 10) = 1.78$ ,  $P = 0.21$  и  $F(1, 19) = 7.23$ ,  $P = 0.02$  в заболоченных и кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах соответственно); так как эти сообщества локализованы в нижних частях холмов, где складываются более благоприятные условия увлажнения, и повышение температуры оказывает положительное влияние на скорость роста. А различия в темпах интеркалярного растяжения талломов лишайников из разных типов тундр нивелируются ( $F(2, 30) = 0.16$ ,  $P = 0.86$ ). В 2013 г. на фоне дефицита осадков во всех рассматриваемых сообществах происходит замедле-

ТАБЛИЦА 2

Значения ростовых параметров лишайниковых слоевищ в разных типах равнинных и горных тундр в 2011—2013 гг.

Table 2. Values of growth rate parameters for lichen thallus from different lowland and mountain tundra communities in 2011—2013 years

Год Year	Равнинные типы фитоценозов Lowland tundra communities					
	Кустарниковые лишайниковые тундры Shrub lichen tundra		Заболоченные кустарниковые мохово-лишайниковые тундры Wet shrub moss-lichen tundra		Кустарничково-мохово-лишайниковые тундры Dwarf shrub-moss-lichen tundra	
	$X_{cp} \pm SE$	min—max	$X_{cp} \pm SE$	min—max	$X_{cp} \pm SE$	min—max
Скорость интеркалярного растяжения, мм/год Internodes elongation, mm/year						
2011	9.01 ± 0.36	6.03—11.74	6.71 ± 0.48	5.65—8.55	6.33 ± 0.22	5.46—8.03
2012	8.24 ± 0.38	4.72—11.23	8.42 ± 1.19	4.87—13.19	7.91 ± 0.57	5.54—10.52
2013	7.67 ± 0.41	5.25—11.08	7.84 ± 0.97	4.70—13.87	7.47 ± 0.39	5.64—9.31
Скорость отмирания, мм/год Internodes die — off, mm/year						
2011	5.26 ± 0.49	1.89—10.21	1.26 ± 0.52	0—3.37	3.91 ± 0.43	1.2—5.91
2012	3.39 ± 0.36	0—6.39	2.89 ± 1.05	0—6.67	4.08 ± 0.71	0—7.53
2013	4.45 ± 0.21	2.48—6.14	4.76 ± 1.19	2.34—13.91	3.90 ± 0.53	1.70—6.85
Абсолютный прирост, мм/год Absolute growth rate, mm/year						
2011	3.77 ± 0.40	−0.65—6.48	5.45 ± 0.12	5.00—5.77	2.38 ± 0.35	0.63—4.26
2012	4.78 ± 0.37	0.88—7.4	5.53 ± 0.66	3.98—8.29	3.54 ± 0.47	0—6.17
2013	3.22 ± 0.27	1.82—6.06	3.08 ± 0.54	−0.04—4.81	3.56 ± 0.29	2.46—5.34

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Год Year	Горные типы фитоценозов Mountain tundra communities					
	Кустарниковые лишайниковые тундры Shrub lichen tundra		Лишайниковые тундры Lichen tundra		Кустарничково-мохово-лишайниковые тундры Dwarf shrub-moss-lichen tundra	
	$X_{cp} \pm SE$	min—max	$X_{cp} \pm SE$	min—max	$X_{cp} \pm SE$	min—max
Скорость интеркалярного растяжения, мм/год Internodes elongation, mm/year						
2011	9.80 ± 0.55	6.45—16.00	9.94 ± 0.99	7.87—14.46	8.87 ± 0.49	6.41—13.16
2012	8.38 ± 0.45	5.83—13.50	8.08 ± 0.48	6.93—9.96	6.47 ± 0.44	3.91—11.66
2013	8.26 ± 0.50	6.00—12.9	7.96 ± 1.00	4.82—11.26	7.09 ± 0.74	3.50—14.61
Скорость отмирания, мм/год Internodes die — off, mm/year						
2011	7.54 ± 0.56	3.64—12.47	8.37 ± 0.90	5.59—12.25	6.07 ± 0.51	2.67—10.51
2012	5.81 ± 0.69	2.86—13.88	5.82 ± 0.26	4.88—6.76	4.28 ± 0.47	2.17—8.62
2013	5.47 ± 0.59	2.60—10.85	4.85 ± 0.95	2.80—9.40	4.32 ± 0.82	0—13.3
Абсолютный прирост, мм/год Absolute growth rate, mm/year						
2011	2.21 ± 0.35	−1.02—4.56	1.57 ± 0.84	−0.55—5.00	2.83 ± 0.36	−0.92—4.58
2012	2.68 ± 0.38	−0.37—4.84	2.26 ± 0.37	1.38—3.73	2.40 ± 0.38	−0.11—4.63
2013	2.79 ± 0.42	−2.79—4.31	3.11 ± 0.68	1.86—5.73	2.77 ± 0.24	1.06—4.27

ние (на 7 %) интеркалярного растяжения, различия скорости роста талломов в исследованных фитоценозах также не выявлены.

Для более точного анализа изменчивости ростовых процессов на фоне климатических флуктуаций мы оценили скорость отмирания лишайниковых подошв. В целом за период исследования скорость образования мертвых колен варьирует в широких пределах — 0—13.9 мм/год, причем в разные вегетационные сезоны отмечены существенные изменения данного параметра (рис. 2, б). В 2012 г. наблюдалось значительное снижение (на 23 %) скорости отмирания нижних колен живой части подошв ( $F(1, 143) = 9.79, P < 0.01$ ) по сравнению с сезоном 2011 г., которое происходило на фоне снижения скорости растяжения. Однако уже в 2013 г. скорость образования мертвых колен возросла на 6 % ( $F(1, 67) = 3.24, P = 0.08$ ), что свидетельствует о развитии деструктивных процессов в талломах лишайников [13] на фоне дефицита увлажнения — снижение темпов фотосинтеза, отмирание водорослевых клеток и, как следствие, ускоренная гибель грибных гиф. В разных районах исследования направления изменчивости темпов отмирания значительно отличаются. Так, в горных районах скорость образования отмирающих колен снижается на протяжении сезонов 2012 и 2013 гг., тогда как в равнинных в 2012 г. темпы снижаются, а в 2013 г. — резко возрастают (табл. 2).

Наибольшее снижение скорости отмирания (на 27 %) в 2012 г. отмечается в горных тундрах ( $F(1, 76) = 12.92, P < 0.01$ ) и особенно (на 30 %) в открытых фитоценозах ( $F(1, 43) = 10.19, P < 0.01$ ). В 2013 г. темпы образования мертвой части подошв также замедляются, но уже в меньшей степени. В целом в горных сообществах происходит снижение на 5 %, в лишайниковых тундрах до 17 %, а в кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах остается на уровне 2012 г. (различия во всех случаях не достоверны:  $F(1, 73) = 0.21, P = 0.65$ ). Это свидетельствует об общем замедлении ростовых процессов лишайниковых талломов в горных тундрах на фоне дефицита увлажнения.

В равнинных сообществах скорость образования отмирающих колен в 2012 г. замедлилась на 15 % ( $F(1, 65) = 1.39, P = 0.24$ ). Наибольшее снижение (до 35 %) отмечено в кустарниковых тундрах ( $F(1, 32) = 9.32, P < 0.01$ ), тогда как в открытых фитоценозах произошло увеличение скорости отмирания по сравнению с предыдущим годом: в кустарничково-мохово-лишайниковых на 4 % ( $F(1, 19) = 0.05, P = 0.84$ ), а в заболоченных тундрах более чем в 2 раза ( $F(1, 10) = 1.94, P = 0.19$ ). В сообществах открытых тундр за счет большей увлажненности дернины складываются условия благоприятные для более быстрого интеркалярного растяжения лишайниковых талломов, а также для ускоренного отмирания из-за загнивания нижних частей подошв. В 2013 г. скорость образования мертвых колен также возрастает в заболоченных и кустарниковых тундрах на 65 и 31 % соответственно, а в кустарничково-мохово-лишайниковых сообществах стабилизируется (различия во всех случаях не достоверны).

Для того чтобы понять, с какой скоростью прирастают лишайники рода *Cladonia* в меняющихся климатических условиях в период 2011—2013 гг., необходимо рассчитать абсолютную скорость роста слоевищ. На территории исследований за 3 года данный параметр варьировал в пределах от -1.02 до 8.29 мм/г. Наибольшие значения абсолютного прироста выявлены в 2012 г. (различия с другими сезонами не достоверны:  $F(2, 215) = 1.90, P < 0.15$ ), когда интеркалярное растяжение превысило скорость отмирания. В 2011 и 2013 гг. значения абсолютного прироста довольно близки (рис. 2, в); так, в 2012 г. абсолютный прирост увеличился на 17 %, а в 2013 г. снизился на 11 % по срав-



нению с предыдущим годом. Наименьшая абсолютная скорость роста отмечена в 2011 г.

В горных тундрах, несмотря на значительную годовую изменчивость интеркалярного растяжения и отмирания, абсолютная скорость роста оставалась довольно стабильной и незначительно возросла на 5 и 13 % в 2012 и 2013 гг. соответственно. Наибольшие изменения выявлены в лишайниковых тундрах (табл. 2), где прирост лишайников возрастает последовательно на 43 и 38 % ( $F(1, 10) = 0.56, P = 0.47$  и  $F(1, 10) = 1.21, P = 0.30$  соответственно). В кустарниковых и кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах колебания менее выражены.

Таким образом, можно отметить, что ростовые процессы кустисто-разветвленных лишайников в горных тундрах Полярного Урала соответствуют, в понимании В. Н. Андреева [1], стадии обновления пододея, когда скорость интеркалярного растяжения уравнивается скоростью отмирания.

Сообщества, формируемые изученными видами лишайников, находятся на стадии, близкой к климаксовой, когда небольшие механические нарушения (зимний выпас, тремплинг) и климатические флуктуации не выводят их из состояния равновесия. В равнинных сообществах картина изменчивости абсолютного прироста более сложная. В целом на данной территории абсолютный прирост значительно (на 25 %) возрастает на фоне увеличения температуры воздуха в 2012 г. ( $F(1, 66) = 4.87, P = 0.03$ ), но уже в 2013 г. скорость роста талломов снижается на 27 % ( $F(1, 68) = 12.84, P < 0.01$ ) и становится немного ниже, чем в 2011 г. Наибольшие изменения (на 49 %) абсолютной скорости роста выявлены в 2012 г. в кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах ( $F(1, 20) = 3.91, P = 0.06$ ), что связано с ускорением интеркалярного растяжения и лишь незначительными изменениями скорости отмирания (табл. 2). В кустарниковых тундрах скорость роста пододеи возросла на 27 % за счет значительного снижения скорости отмирания нижних колен живой части ( $F(1, 32) = 3.59, P = 0.07$ ); в заболоченных тундрах изменения практически отсутствовали, что свидетельствует о довольно благоприятных условиях увлажнения, складывающихся в этих сообществах даже при повышении температуры, и процесс растяжения уравнивался процессом отмирания. Однако уже в 2013 г. значения абсолютного прироста резко снизились в заболоченных (на 44 %) и кустарниковых (на 33 %) тундрах ( $F(1, 13) = 8.14, P = 0.01$  и  $F(1, 32) = 12.04, P < 0.01$ ), а в кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах остались на уровне предшествующего сезона. Продолжительные засушливые условия приводят к нивелированию различий в скорости роста лишайниковых талломов в разных типах тундр. Так, в 2011 и 2012 гг. скорость абсолютного роста снижалась в фитоценоотическом ряду: заболоченные тундры—кустарниковые тундры—кустарничково-мохово-лишайниковые тундры, тогда как в 2013 г. эти различия не выявлены. Соотношение процессов нарастания и отмирания у лишайников свидетельствует о том, что пододеи по возрастному состоянию соответствуют периоду накопления прироста и не всегда достигают этапа максимального прироста [1]. Это, вероятно, связано с механическими нарушениями сообществ на фоне умеренного воздействия зимнего выпаса северных оленей.

Нами также определено, что изученные сообщества находятся на стадии максимальной продукции кустистых лишайников. Так, доля ежегодно формируемой биомассы составляет 7—13 % от имеющихся запасов, а годовая продукция лишайникового покрова сильно зависит от проективного покрытия кустистых лишайников в разных типах сообществ. В частности, на основании экспресс-оценки ежегодная продукция кустистых лишайников рассматривает-

мых сообществ варьирует от 9 до 88 г/м<sup>2</sup> · год [9]. Минимальные значения ежегодно формируемой биомассы (до 10 г/м<sup>2</sup> · год) выявлены в сообществах с фрагментарным и маломощным покровом (горные пятнистые кустарничково-лишайниково-моховые или равнинные кустарничково-лишайниковые тундры). В сообществах с хорошо сформированным мощным лишайниковым покровом продуктивность уже значительно выше — от 21 г/м<sup>2</sup> · год.

Таким образом, динамика ростовых процессов у лишайников р. *Cladonia* демонстрирует высокую изменчивость на фоне климатических флуктуаций. Полученные результаты свидетельствуют, что прирост лишайниковых талломов чутко реагирует на изменение гидротермических условий конкретного сезона роста. Тем не менее особенности горизонтальной и вертикальной структуры сообщества и положение в ландшафте могут сглаживать влияние абиогенных факторов.

В условиях равнинной и горной лесотундры Западной Сибири на фоне повышения температуры воздуха, при довольно постоянном количестве осадков, при переходе от «теплого» к «сухому» сезону скорость интеркалярного растяжения и отмирания лишайниковых талломов значительно снижается, однако абсолютная скорость роста в этих условиях возрастает. Резкое снижение количества осадков оказывает сходное влияние на процессы растяжения и отмирания, как и повышение температуры; так как различия этих показателей между «жарким» и «сухим» периодами незначимы, но абсолютный прирост в условиях недостаточного увлажнения резко снижается.

Достоверные различия скорости интеркалярного растяжения подстилки лишайников между горными и равнинными типами тундр выявлены только в первый год изучения. Скорость образования мертвых колен в течение всех сезонов исследования в горных районах выше, а абсолютный прирост ниже, чем на равнине; однако различия от года к году уменьшаются на фоне повышения дефицита увлажнения и в «сухой» сезон становятся незначимыми.

В горных тундрах темпы интеркалярного роста и образования отмирающих колен в кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах несколько ниже, чем в лишайниковых и кустарниковых сообществах, где значения этих параметров сходны. Тенденции изменчивости ростовых процессов на фоне климатических флуктуаций во всех трех типах фитоценозов сходны. Скорость абсолютного роста кустисто-разветвленных лишайников не имеет значимых различий ни между сообществами, ни между сезонами исследования.

В 2011 г., в «теплый» сезон, максимальные значения скорости растяжения и отмирания выявлены в равнинных кустарниковых тундрах, медленнее всего растягиваются талломы лишайников из кустарничково-мохово-лишайниковых сообществ, а минимальная скорость отмирания характерна для заболоченных тундр. Максимальный абсолютный прирост талломов выявлен в заболоченных вариантах сообществ, а также при усложнении структуры напочвенного покрова (многоярусность, полидоминантность), минимальный — в кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах. Значения скорости роста и отмирания, а также абсолютный прирост модельных видов существенно варьируют даже в пределах одного типа сообщества, что демонстрирует высокую индивидуальную изменчивость ростовых процессов конкретных подстилки. Но увеличение засушливости климатических условий приводит к тому, что различия скорости растяжения и отмирания, связанные с фитоценотической приуроченностью подстилки, нивелируются при повышении температуры воздуха в «жаркий» сезон, а абсолютного прироста — при резком уменьшении количества осадков в «сухой» период.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получены данные об особенностях ростовых процессов трех модельных видов лишайников рода *Cladonia* (*C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stygia*) за три вегетационных периода 2011—2013 гг. в лесотундровой зоне Западной Сибири и Полярного Урала, в разных типах равнинных и горных тундр. Климатические особенности сезонов в период исследования различались. В результате уменьшения атмосферной влажности в 2012 и 2013 гг. скорость интеркалярного роста лишайников снизилась на 10 и 2 % соответственно. Скорость образования мертвых колен на фоне повышения температуры воздуха в 2012 г. снизилась на 23 %, а в 2013 г. в связи с резким снижением количества осадков возросла на 6 %. Повышение температуры воздуха вызвало существенное возрастание значений абсолютного прироста в «жаркий» сезон 2012 г. Наибольшие изменения интеркалярного роста и скорости отмирания лишайников выявлены в горных тундрах и особенно в открытых типах сообществ. В результате установлено, что на территории исследований модельные виды лишайников находятся на стадии обновления прироста, т. е. скорость растяжения практически полностью уравнивается темпами отмирания. Полученные характеристики изученных видов лишайников соответствуют возрастному состоянию подстилки в близких к климаксовым зональных сообществах с незначительными механическими (выпас, вытаптывание) нарушениями лишайникового покрова.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук М. Г. Головатину и О. В. Крашенинниковой за помощь в проведение многолетних полевых экспериментов. Работа выполнена при финансовой поддержке программы президентура УрО РАН № 30 «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев В. Н. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 11—74.
2. Абдульманова С. Ю. Изменчивость прироста покровобразующих лишайников в пространственных градиентах // Экология: теория и практика: Материалы конф. молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2013. С. 5—15.
3. Полежаев А. Н. Особенности роста и распространения лишайников на оленьих пастбищах Чукотки // Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток, 1983. С. 128—134.
4. Толпышева Т. Ю., Тимофеева А. К. Влияние субстрата на рост и размножение лишайников *Cladonia rangiferina* и *C. mitis* // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 2008. № 4. С. 34—41.
5. Щелкунова Р. П. Прирост кормовых лишайников и их распространение на Енисейском Севере // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 8. С. 1111—1121.
6. Ahti T., Hyyönönen S. *Cladonia stygia*, a common, overlooked species of reindeer lichen // Ann. Bot. Fenn. 1985. N 22. P. 223—229.
7. Jonson Čabrajić A., Moen J., Palmqvist K. Predicting growth of mat-forming lichens on a landscape scale — comparing models with different complexities // Ecography. 2010. Vol. 33. P. 949—960.

8. Karenlampi L. Studies on the relative growth rate of some fruticose lichens // Reports from the Kevo Subarctic Research Station. 1971. N 7. P. 33—39.
9. Абдульманова С. Ю., Эктова С. Н. Соотношение прироста по высоте и по биомассе у кустистых лишайников // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2013. Т. 15, № 3(2). С. 688—691.
10. Городков Б. Н. Итоги изучения прироста лишайников // Советское оленеводство. 1936. Вып. 8. С. 87—113.
11. Расписание погоды; <http://rp5.ru/>.
12. География. Т. 1. М., 2006. 130 с.; <http://geogr.gym5cheb.ru/> (02.05.2013).
13. Palmqvist K., Sundberg B. Light use efficiency of dry matter gain in five macrolichens: relative impact of microclimate conditions and species-specific traits // Plant Cell Environ. 2000. Vol. 23. P. 1—14.

Поступило 20 I 2015

VARIABILITY AND GROWTH CHARACTERS  
OF SOME SHRUB-FRUTICOSE *CLADONIA* LICHENS (CLADONIACEAE)  
IN TUNDRA COMMUNITIES

© S. U. Abdulmanova,<sup>1</sup> S. N. Ektova

Institute of plant and animal ecology DU RAS Ekaterinburg

<sup>1</sup> E-mail: SvAbdulmanova@el.ru

SUMMARY

We estimated growth processes (internode elongation, internode die-off and absolute growth rate) for three model species of *Cladonia* genus (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot, *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg, *Cladonia stygia* (Fr.) Ruoss) during three growth seasons of 2011—2013. Rates of internode elongation, internode die-off and absolute growth were obtained in four-year measuring field experiment without removal the thalli from native communities. Sample areas were in West-Siberian forest-tundra zone and Polar Ural mountains. Sample plots were organized in different tundra communities: shrub (*Betula nana* L.) lichen tundra, dwarf-shrub-moss-lichen tundra, wet shrub lichen-moss tundra, and lichen tundra. The climate characters in the years of study were the following: 2011 «warm», 2012 «hot», and 2013 «dry». The trends of growth variability caused by the increase of aridity due to higher temperature or precipitation decreasing. Internode elongation of lichen thallus was 10 % in «not year» and 2 % in «dry year» down from the «warm year». The variations were revealed in mountain dwarf-shrubs-moss-lichen tundra during «hot» season. Lichen internode elongation in forest-tundra communities did not change significantly but maximal elongation was found in shrub lichen tundra. Internode die-off was 23 % down in «hot year» and 6 % up in «dry» year. Internode die-off decreased in «dry» and «hot» seasons in the midst of water deficit. The greatest decrease of reduction was found in exposed mountain tundra (about 30 %) in «hot year». The reduction rate decrease in «hot year» (especially in shrub lichen tundra) and raced up in «dry year» in wet shrub lichen-moss tundra. The gre-

atest absolute growth rate was found in «hot year» in dwarf-shrub-moss-lichen communities. But absolute growth decreased significantly in «dry year» to the values of «warm year». Whereas lichen absolute growth rate was constant enough in mountain tundra communities and went up 5 and 13 percent in «hot» and «dry» years respectively. Thus internode elongation and die-off varied extensively but absolute growth was constant enough. In sample area model *Cladonia* lichens are at stage renewal of growth the rate of internode elongation and die-off is balanced.

Key words: growth rate, *Cladonia*, internode elongation, internode die-off, forest-tundra, West Siberia, Polar Urals.

#### REFERENCES

1. Andreev V. N. [Gain of fodder lichens and methods of its regulation] // Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. 1954. Vyp. 9. S. 11—74. (In Russian)
2. Abdulmanova S. U. [Variability of growth forming a cover lichens in spatial gradients] // Ekologiya: teoriya i praktika: Materialy konf. molodykh uchenykh IERiZH UrO RAN. Ekaterinburg, 2013. S. 5—15. (In Russian)
3. Polezhaev A. N. [Features of growth and distribution of lichens on cervine pastures of Chukotka] // Biomorfologiya rasteniy Dalnego Vostoka. Vladivostok, 1983. S. 128—134. (In Russian)
4. Tolpysheva T. Yu., Timofeeva A. K. [Influence of a substratum on growth and reproduction of lichens of *Cladonia rangiferina* and *C. mitis*] // Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 16. Biologia. 2008. N 4. S. 34—41. (In Russian)
5. Shchelkunova R. P. [Gain of fodder lichens and their distribution on Yeniseisk the North] // Bot. Zhurn. 1979. T. 64, N 8. S. 1111—1121. (In Russian)
6. Ahti T., Hyvönen S. *Cladina stygia*, a common, overlooked species of reindeer lichen // Ann. Bot. Fenn. 1985. N 22. P. 223—229.
7. Jonson Čabrajić A., Moen J., Palmqvist K. Predicting growth of mat-forming lichens on a landscape scale — comparing models with different complexities // Ecography. 2010. Vol. 33. P. 949—960.
8. Karenlampi L. Studies on the relative growth rate of some fruticose lichens // Reports from the Kevo Subarctic Research Station. 1971. N 7. P. 33—39.
9. Abdulmanova S. U., Ektova S. N. Interrelation on linear growth and on biomass at fruticose lichens // Vestnik Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. 2013. T. 15, N 3(2). S. 688—691. (In Russian)
10. Gorodkov B. N. [Results of studying of a gain of lichens] // Sovetskoe olenevodstvo. 1936. Vyp. 8. S. 87—113.
11. Raspisanie pogody [Schedule of weather]; <http://rp5.ru/>.
12. Geografiya T. I. Moscow, 2006. 130 s.; <http://geogr.gym5cheb.ru/> (02.05.2013).
13. Palmqvist K., Sundberg B. Light use efficiency of dry matter gain in five macrolichens: relative impact of microclimate conditions and species-specific traits // Plant Cell Environ. 2000. Vol. 23. P. 1—14.