

На правах рукописи

Эктова Светлана Николаевна

**ИЗМЕНЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ
РОЛИ ЛИШАЙНИКОВ
В ГОРНЫХ ТУНДРАХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА
ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ВЫПАСА СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ**

03.00.16 - экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2004

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук

Научный руководитель – доктор биологических наук, вед. науч. сотр.
Магомедова Маргарита Алексеевна

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук, Гецен Маргарита Васильевна
кандидат биологических наук, Пауков Александр Геннадьевич

Ведущая организация – Уральский государственный педагогический университет

Защита состоится «7» декабря 2004 г. в 10.00 часов на заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 в Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

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

Автореферат разослан «___» _____ 2004 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
доктор биологических наук

М.Г.Нифонтова

Общая характеристика работы

Актуальность проблемы.

Исследование воздействия северных оленей на растительность относится к фундаментальной проблеме экологии взаимодействия растительноядных животных и растительного покрова (Воронов, 1964; Одум, 1986; Oksanen et al., 1989; Mulder, 1999 и др.). Под влиянием выпаса северных оленей на протяжении тысячелетий формировался облик современных тундр (Андреев, 1973, 1975; Zimov et al., 1995).

Описанию реакции лишайников на выпас северных оленей посвящены многие исследования, но в большинстве из них внимание уделялось лишь кормовым видам лишайников. Реакция всей лишайнобиоты осталась вне внимания исследователей. Недостаточно изучены изменения состава и структуры сообществ лишайников. Поэтому, хотя общие тенденции трансформации лишайникового покрова были намечены (Андреев и др., 1935; Palmer, Rouse, 1945; Pegau, 1970; Щелкунова, 1976а; Боржонов и др., 1976; Полежаев, 1980; Helle, Aspi, 1983; Магомедова, 1985в, 1994б, 2002б; Карпов, 1991 и др.), детальные сведения об изменении видового и ценотического разнообразия лишайников под воздействием выпаса отсутствуют. В то же время, изучение лишайников имеет особый смысл, поскольку они являются не только ценнейшей частью кормовых ресурсов, но и, самым чувствительным компонентом растительного покрова, в связи с чем, могут быть использованы в качестве индикатора трансформации растительного покрова на пастбищах (Магомедова, 1994б, 2001а, 2001б).

В высокогорьях Урала именно выпас оленей оказывает наиболее широко-масштабное воздействие на растительность - тундровый район оленеводческого значения занимает 16% общей площади Урала (Игошина, 1966б). Особый интерес представляет Полярный Урал, так как нигде в мире больше нет таких высоких пастбищных нагрузок (Крючков, 1994, Южаков, Мухачев, 2001). Только здесь можно получить уникальный материал, демонстрирующий состояние лишайникового покрова при чрезвычайно интенсивном воздействии.

Целью работы является - дать характеристику изменений лишайникового покрова в горных тундрах Полярного Урала, происходящих под воздействием

интенсивного выпаса северных оленей. Она реализуется через изучение изменения видового разнообразия лишайников, изменения фитоценотической роли лишайников, изменения роли лишайников в растительном покрове.

В работе ставятся следующие **задачи**:

1) выявить видовое и ценотическое разнообразие эпигейных лишайников в горных тундрах Полярного Урала; 2) охарактеризовать роль эпигейных лишайников в структуре фитоценозов и растительном покрове; 3) оценить воздействие интенсивного выпаса северных оленей на изменение состава и структуры лишайников, на изменение фитоценотической роли лишайников, роли сообществ с доминированием лишайников в структуре растительного покрова; 4) определить запас лишайников в разных растительных сообществах при разной пастбищной нагрузке; 5) охарактеризовать основные закономерности трансформации лишайникового компонента растительного покрова в градиенте пастбищных нагрузок; 6) выявить изменения видового и ценотического разнообразия лишайников в зависимости от высоты над уровнем моря на фоне пастбищных нагрузок.

Научная новизна

Впервые проведены лишайниковые исследования в южной половине Полярного Урала. С учетом этих материалов составлен список эпигейных лишайников этой горной страны, проведен таксономический, географический, экологический анализ эпигейной лишайниковой флоры. Впервые показана фитоценотическая роль лишайников во всем многообразии растительных сообществ. Впервые показано изменение видового разнообразия всей совокупности эпигейных лишайников территорий, используемых в качестве летних пастбищ северных оленей. Детально описаны трансформация состава, структуры и продуктивности сообществ лишайников в результате воздействия интенсивного выпаса. Впервые изучено изменение видового и ценотического разнообразия лишайников под влиянием выпаса в высотном градиенте.

Положения, вынесенные на защиту.

1. Относительно невысокое разнообразие эпигейных лишайников в горно-тундровых фитоценозах Полярного Урала увеличивается на фоне пастбищных

нагрузок, и лишь при исключительно высокой интенсивности последних (на прогонных путях) происходит его уменьшение.

2. Влияние выпаса оленей на лишайниковый компонент растительного покрова выражается в сокращении площадей, занимаемых сообществами с доминированием лишайников, снижении их фитоценотической роли, приводит к перестройке состава и структуры лишайносинузий, повышению ценотического статуса накипных и листоватых лишайников.

3. Изменение видового состава, уменьшение покрытия, высоты и плотности лишайникового покрова под воздействием выпаса северных оленей приводят к снижению запасов массы лишайников и катастрофическому падению кормового потенциала пастбищных территорий.

4. Выпас и ужесточение гидротермического режима с увеличением высоты над уровнем моря оказывают однонаправленное воздействие на изменение видового разнообразия и ценотической роли лишайников и формируемых ими сообществ.

Практическая значимость. Лишайники, являясь ценным кормом и наиболее чувствительным к пастбищным нагрузкам компонентом растительного покрова, идеальны в качестве индикатора степени пастбищной трансформации экосистем. Характеристика признаков перевыпаса и анализ трансформации лишайникового покрова создают основу для нормирования пастбищных нагрузок. Полученные материалы могут быть использованы для оценки состояния пастбищных территорий и анализа динамики пастбищных ресурсов.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на конференциях «Биосфера и человечество» (Екатеринбург, 2000), «Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии» (Екатеринбург, 2001), «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2002, 2003), «Биота горных территорий» (Екатеринбург, 2002), «Проблемы глобальной и региональной экологии» (Екатеринбург, 2003), «Экологические механизмы динамики и устойчивости экосистем» (Екатеринбург, 2004), на XI съезде Российского ботанического общества (Новосибирск – Барнаул, 2003), на XV Симпозиуме Прибалтийских микологов и лишайников (Бирстонас, Литва, 2002), на V симпозиуме

Международной ассоциации лишенологов (Гарту, Эстония, 2004). По теме диссертации опубликовано 15 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы, включающего 346 названий (в том числе – 101 на иностранных языках). Работа изложена на 197 страницах, содержит 43 таблицы, 17 иллюстраций и приложения.

Исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (гранты № 02-05-65148, 02-05-64863, 03-05-06520), а также грантом Президиума УрО РАН (2004).

Глава 1. Характеристика района исследования

Полярным Уралом принято считать отрезок Урала от истоков реки Колокольня на юге до горы Константинов Камень на севере. На западе и востоке его хребты примыкают к таежным и тундровым пространствам Печорской и Западно-Сибирской низменностей. Территория горной области Полярного Урала занимает площадь более 25000 км² (Урал и Приуралье, 1968). Согласно классификации А.И. Толмачева (1948) в интерпретации П.Л. Горчаковского (1975) высокогорья Урала тяготеют к гольцовому (горно-тундровому) ландшафту, к западному (скандинавско-уральскому) его варианту.

Полярный Урал относится к восточному, наиболее суровому, району Атлантической климатической области (Атлас Арктики, 1985). Субарктический климат региона холодный, влажный и ветреный, в среднем за год преобладающими являются ветры западного направления.

На южном отрезке Полярного Урала в структуре высотной поясности выражены четыре высотных пояса: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый и холодных гольцовых пустынь. В растительном покрове северной части выделяется только два последних высотных пояса. В горно-тундровом поясе представлен комплекс каменистых, лишайниковых, пятнистых и кустарничково-моховых, травяно-моховых тундр. Выше 400-500 м над ур. м. располагается пояс холодных гольцовых пустынь, где разреженный растительный покров перемежается каменистыми россыпями (Горчаковский, 1975).

В Приуральском районе ЯНАО, куда входит Заполярный Урал и его предгорья, пастбища северных оленей занимают 85% территории. Поголовье оленей около 50 тыс., что больше рекомендуемого на 22,5%. Обеспеченность кормами в зависимости от сезона 78-95%. В южной части Полярного Урала, которая относится к Шурышкарскому административному району, пастбищные нагрузки намного ниже: поголовье 13,5 тыс. голов, обеспеченность кормами 188-210% (Южак, Мухачев, 2001). Нарушение системы выпаса часто приводит к многократному посещению пастбищ в течение одного сезона. Кроме того, по характеру территории проходят прогонные пути стад. Все это создает крайне высокий уровень нагрузки на растительный покров.

Глава 2. Методика исследований и объем выполненных работ

Полевые работы проводились методом экологического профилирования с целью наиболее полного выявления видового состава эпигейных лишайников, с учетом всех возможных местообитаний. Под эпигейными мы понимаем лишайники, которые обитают на почве, минеральном грунте (мелкоземе и щебне), остатках мхов, травянистых растений и кустарничков, на живых мхах и лишайниках, а также среди них (Пийн, 1982а, б, 1984).

Для определения роли лишайников в растительном покрове, изучения видового состава и структуры сообществ лишайников, закономерностей высотного распределения использовали общепринятые геоботанические методы с необходимой адаптацией их к особенностям объекта изучения. При проведении исследований опирались на методику, разработанную М.А. Магомедовой (2003).

На антропогенно нарушенных территориях прокладывали профили по градиенту нагрузки – от более нарушенных к менее нарушенным участкам. Наши исследования в разных районах Полярного Урала позволили выделить территории, которые испытывают разные по интенсивности пастбищные нагрузки: 1) ежегодное использование в качестве прогонных путей для многих стад; 2) ежегодный выпас одного стада величиной 3-4 тысячи голов в течение пастбищного сезона на закрепленных за стадом постоянных летовках; 3) нерегулярное использование в местах, удаленных от традиционных летовок и стойбищ. Есть участки,

где выпас отсутствует из-за естественных преград для передвижения оленей (крупноглыбовые россыпи) (Морозова, 2003).

В связи со сложностью определения реальной нагрузки на пастбища невозможно использовать для выделения стадий трансформации такого количественного показателя как число оленей на единицу площади (плотность). На основе опыта отечественных и зарубежных исследователей (Полежаев, 1980; Магомедова, 1985б; Оценка ..., 1991; Gaare, 1978; Olofsson et al., 2001; Hansen, Lund, 2003; Магомедова, Морозова, 2003), степень нарушенности определялась косвенными методами с учетом уровней нагрузки и состояния лишайникового покрова (запас массы лишайников, высота, плотность, покрытие лишайников, характер повреждений).

Выделено три стадии нарушенности лишайникового покрова на пастбищах северных оленей:

I. Ненарушенные выпасом сообщества. Лишайниковый покров не затронут выпасом либо слабо затронут. Лишайники образуют более или менее сомкнутый покров, их высота превышает 4-5 см.

II. Умеренно нарушенные сообщества. Происходит очевидное изменение состава и структуры сообществ лишайников, снижаются покрытие, высота, нарушается целостность покрова до 50%. Высота лишайников составляет 2-3 см.

III. Сильно нарушенные сообщества. Лишайниковый покров практически полностью уничтожен, покрытие лишайников не превышает 5%, высота менее 1см. Кустистые лишайники сильно нарушены, местами представлены лишь обломками. Наблюдается угнетение кустарников и кустарничков. Полного уничтожения растительного покрова и лишайников обычно не наблюдается, но обычны сбои и тропы, полностью лишенные растительности.

Изменения состава и структуры сообществ лишайников с высотой в градиенте пастбищных нагрузок определялись вдоль высотных профилей.

При обработке материала использовали пакет прикладных программ «Statistica 5.5» (Statsoft). Для оценки видового сходства использован коэффициент Сьеренсена, видового разнообразия – коэффициент Симпсона, ценотического разнообразия – коэффициент Глисона.

Глава 3. Характеристика видового разнообразия лишайников и его изменения под воздействием выпаса северных оленей

Глава содержит краткое описание истории исследования лишайнобиоты на Полярном Урале.

На основе результатов собственных исследований дан анализ видового разнообразия лишайников в горных тундрах Полярного Урала. Выявлено 183 вида эпигейных лишайников, которые относятся к 28 семействам, 65 родам. В сообществах, не нарушенных выпасом, отмечено 98 видов. В сообществах со следами пастбищной трансформации обнаружен 171 вид. На стадии сильного нарушения лишайникового покрова зарегистрировано 153 вида (табл.1).

На пастбищах не отмечены виды, редко встречающиеся на Полярном Урале в ненарушенных выпасом сообществах: *Cladina ciliata* var. *tenuis*, *C. portentosa*, *Cladonia borealis*, *C. carneola*, *C. ectocyna*, *C. ochlochlora*, *C. rei*, *C. stricta*, *Lopadium coralloideum*, а также редкие в эпигейных синузиях и более характерные для эпифитных синузид *Nephroma parile*, *Trapeliopsis granulosa*. Такие редкие виды, как *Cladonia glauca*, *C. polycarpoides*, *C. subulata*, *Catapyrenium cinereum*, *Baeomyces placophyllus*, встречаются на стадии умеренной трансформации, но не отмечены в сообществах с сильной степенью нарушенности почвенного покрова выпасом. Из числа широко распространенных видов под воздействием интенсивных пастбищных нагрузок исчезают *Cladina stellaris*, *Cladonia crispata* var. *crispata*, *C. gracilis* subsp. *gracilis*, *C. rangiformis*, *Peltigera canina*, *P. horizontalis*, *Psoroma hypnorum* и др.

Эпигейная лишайнобиота на территориях пастбищного использования таксономически более разнообразна (табл.1).

Таблица 1. Изменение таксономической структуры эпигейной лишайнобиоты при разной степени нарушенности территорий выпасом

Стадии трансформации	Число семейств	Число родов	Число видов
Ненарушенные сообщества	20	40	98
Умеренно нарушенные сообщества	26	63	171
Сильно нарушенные сообщества	25	60	153

Анализ показал сохранение на стадии умеренной трансформации сообществ выпасом ведущего положения пяти семейств в следующем порядке - *Cladoniaceae*, *Parmeliaceae*, *Peltigeraceae*, *Pertusariaceae*, *Stereocaulaceae*. На стадии сильного нарушения семейство *Cladoniaceae*, в котором отмечается значительное сокращение числа видов, уступает позиции первенства семейству *Parmeliaceae*, а семейство *Peltigeraceae* меняется местами с семейством *Pertusariaceae*. Увеличение числа видов в семействах *Pannariaceae*, *Lecideaceae*, *Mycobilimbiaceae*, *Physciaceae*, *Lecanoraceae* позволяет им занять более высокие места (табл. 2). Увеличение видового разнообразия на пастбищных территориях происходит главным образом за счет увеличения числа видов в исходных родах (на 68%), чем за счет появления новых родов.

Таблица 2. Спектр ведущих семейств эпигейных лишайников в горных тундрах при разной пастбищной нагрузке

Семейства	Следы выпаса не отмечены		Умеренно нарушенные сообщества		Сильно нарушенные сообщества	
	1*	2**	1	2	1	2
<i>Cladoniaceae</i>	37 (1)***	37.8	40 (1)	23.4	31 (2)	20.5
<i>Parmeliaceae</i>	17 (2)	17.3	39 (2)	22.8	37 (1)	24.5
<i>Peltigeraceae</i>	11 (3)	11.2	14 (3)	8.2	10 (4)	6.6
<i>Pertusariaceae</i>	4 (4-5)	4.1	13 (4)	7.6	13 (3)	8.6
<i>Stereocaulaceae</i>	4 (4-5)	4.1	8 (5)	4.7	7 (5)	4.6
<i>Lecanoraceae</i>	2 (7-12)	2	6 (6)	3.5	6 (6)	4.0
<i>Pannariaceae</i>	2 (7-12)	2	5 (7-8)	2.9	4 (8-11)	2.6
<i>Physciaceae</i>	1 (13-22)	1	5 (7-8)	2.9	5 (7)	3.3
<i>Bacidiaceae</i>	1 (13-22)	1	4 (9-11)	2.3	4 (8-11)	2.6
<i>Lecideaceae</i>	1 (13-22)	1	4 (9-11)	2.3	4 (8-11)	2.6
<i>Mycobilimbiaceae</i>	1 (13-22)	1	4 (9-11)	2.3	4 (8-11)	2.6
Всего видов	98		171		153	

* 1 - число видов, ** 2 - доля от общего числа видов, %; *** в скобках ранг семейства.

Только в нарушенных выпасом эпигейных сообществах найдены представители семейств *Candelariaceae*, *Collemataceae*, *Lobariaceae*, *Psoraceae*, *Teloschistaceae*, *Umbilicariaceae*, лишайники родов *Allantoparmelia*, *Arctoparmelia*, *Biatora*, *Brodoa*, *Candellariella*, *Caloplaca*, *Collema*, *Fulgensia*, *Japewia*, *Leciophysma*, *Lecidella*, *Lecidoma*, *Leptogium*, *Lobaria*, *Melanelia*, *Parmeliella*, *Phaeophyscia*, *Physcia*, *Protoblastenia*, *Pseudophebe*, *Rinodina*, *Tuckermanniopsis*, *Umbilicaria*, *Xanthoparmelia*.

Анализ изменения биоморфологического состава лишенобиоты показывает увеличение под воздействием выпаса разнообразия накипных и листоватых лишайников (табл. 3), которые проявляют устойчивость к вытаптыванию. Многие кустисто-разветвленные, кустисто-лопастные, шиловидно-сцифовидные и нитевидные виды хорошо размножаются обломками, что позволяет им сохраниться на пастбищах.

Таблица 3. Морфологическая, экологическая и географическая структура эпигейной лишенобиоты при разной степени нарушенности сообществ, число видов (доля от общего числа видов, %)

Элементы структуры	Следы выпаса не отмечены	Слабо нарушенные сообщества	Сильно нарушенные сообщества
Биоморфологическая структура			
кустистые	58 (56.9)	68 (39.1)	56 (36.6)
листоватые	26 (25.5)	51 (29.3)	44 (28.8)
накипные	18 (17.7)	55 (31.6)	53 (34.6)
Субстратная приуроченность			
истинные эпигейды	78 (76.5)	80 (46.0)	65 (42.5)
эпибриофиты	14 (13.7)	36 (20.7)	32 (20.9)
растительные остатки	4 (3.9)	16 (9.2)	15 (9.8)
факультативные эпилиты	6 (5.9)	42 (24.1)	41 (26.8)
Экологическая приуроченность			
мезофиты	57 (55.9)	87 (50.0)	71 (46.4)
криофиты	20 (19.6)	41 (23.6)	38 (24.8)
психрофиты	17 (16.7)	32 (18.4)	30 (19.6)
ксеромезофиты	8 (7.8)	13 (7.5)	12 (7.8)
ксерофиты	0	2 (1.1)	2 (1.3)
Географическая структура			
арктоальпийский	39 (38.3)	79 (45.0)	74 (48.4)
бореальный	30 (29.5)	40 (23.0)	32 (20.9)
гипоарктомонтанный	17 (16.7)	28 (16.0)	23 (15.0)
полюзональный	16 (15.7)	28 (16.0)	24 (15.7)

При отсутствии выпаса в структуре лишенобиоты заметно преобладают виды, являющиеся истинными эпигейдами, второе место принадлежит видам, поселяющимся на мхах или среди них. Группы лишайников, встречающиеся на растительных остатках и каменистых субстратах, представлены небольшим числом видов (табл. 3). При увеличении пастбищных нагрузок значительно возрастает число видов лишайников, которые могут поселяться на нетипичных для себя

субстратах: переходят с камней на почву, мхи. Обнажение под воздействием выпаса голого грунта, щебня, увеличение доли отмирающих мхов и растений в результате вытаптывания сопровождается появлением видов, приуроченных к этим субстратам. С ростом пастбищных нагрузок число факультативных эпицитов возрастает в 7 раз. Они представлены в основном рассеченнолопастными листоватыми лишайниками. Число видов, поселяющихся на мхах, отмирающих мхах и растительных остатках, увеличивается в основном за счет накипных форм.

Анализ отношения видов к режиму увлажнения показывает, что при усилении пастбищной трансформации происходит значительное увеличение числа мезофитов, хотя их доля от общего количества видов имеет тенденцию к снижению. Число видов криофитов и психрофитов под воздействием выпаса увеличивается в 2 раза (табл.3). Можно отметить тенденцию легкой ксерофитизации лишайнобиоты под воздействием выпаса с учетом увеличения числа криофитов, ксеромезофитов и появления ксерофитов.

Сравнительный географический анализ показал, что на всех стадиях пастбищной трансформации в составе лишайнобиоты преобладают виды с арктоальпийским распространением. При интенсивных пастбищных нагрузках отмечается сокращение числа видов с бореальным распространением. Доля других элементов лишайнобиоты практически не меняется (табл.3).

Глава 4. Воздействие выпаса северных оленей на структуру сообществ с доминированием лишайников

В главе дается характеристика фитоценотической роли лишайников в горно-тундровых сообществах и ее изменения под воздействием выпаса.

При усилении пастбищной трансформации увеличивается видовое разнообразие эпигейных лишайников в сообществах. Особенно это заметно на стадии умеренной трансформации в тех сообществах, где лишайники выступают в качестве доминантов или содоминантов: в каменистых, лишайниковых, кустарничковых, лишайниково-моховых тундрах. При значительной трансформации увеличение числа видов отмечено и в сообществах, где фитоценотическая роль лишайников низка. Например, в кустарничково-травяно-моховых тундрах. В сред-

нем видовое богатство сообществ увеличивается в 2 раза (рис.1). Видовая насыщенность лишеносинузий достоверно повышается в 1,5 раза.

Увеличение видового разнообразия лишайников под влиянием выпаса является следствием активизации динамики субстрата при нарушении лишайниково-моховой дернины и ослабления позиций доминантов – представителей родов *Cladina*, *Cladonia*, *Cetraria*, что отмечалось и при других видах антропогенных воздействий (Магомедова, 1985б, 1996, 2003). Выпас снижает конкурентное давление доминантов, что способствует внедрению менее конкурентоспособных видов. Как результат сообщества становятся многовидовыми и часто полидоминантными, увеличивается пространственная гетерогенность синузий.

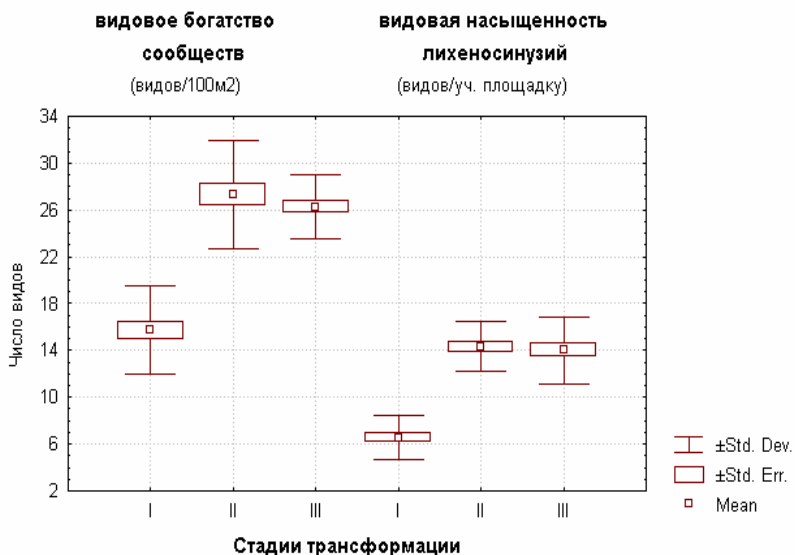


Рис. 1. Изменение видового разнообразия лишайников в кустарничково-лишайниковых тундрах на разных стадиях трансформации сообществ выпасом.

В ходе пастбищной трансформации лишайникового компонента фитоценозов четко прослеживается смена доминантов. На стадии умеренной трансформации кустисто-разветвленные лишайники рода *Cladina* уступают позиции шиловидно-сцифовидным видам рода *Cladonia* и кустисто-лопастным лишайникам группы *Cetraria*, в которую объединяются представители трех близких родов *Cetraria*,

Cetrariella и *Flavacetraria*. При перевыпасе доминантами становятся различные мелколопастные листоватые и накипные виды, которые активно заселяют места сбега и отмирающие мхи. Высокое обилие сохраняют кладонии, особенно их первичные слоевища, что свидетельствует о нестабильности лишеносинузий. Таким образом, при увеличении пастбищных нагрузок смена доминантов сопровождается сменой жизненных форм.

Следствием выпаса является также увеличение числа факультативных эпицитов и эпибриофитов среди доминирующих видов. При отсутствии нагрузок, эти виды, если и присутствуют в сообществах, то являются сопутствующими или редкими (обилие не превышает sol.), а на пастбищах константными или доминантными (обилие некоторых из них может достигать сор.₁).

Общее покрытие лишайников – один из самых чувствительных параметров, характеризующих лишайниковый покров на территориях, где ведется летний выпас оленей. По мере увеличения пастбищных нагрузок оно резко снижается, иногда в 5-7 раз (табл. 4).

Таблица 4. Изменение некоторых ценологических показателей лишайникового компонента кустарничковых тундр под влиянием выпаса

Показатель	Стадии трансформации		
	Вне выпаса	Умеренно нарушенные сообщества	Сильно нарушенные сообщества
Общее число видов	18	36	33
Видовая насыщенность, число видов/уч, площадку	11±0.4	17±0.7	19±1.3
Общее проективное покрытие, %	40-80	20-40	<10
Внутрисинузальное покрытие, %	35	15	20
в том числе виды <i>Cladina</i>	20	< 1	<1
<i>Cladonia</i>	2	7	3
<i>Sphaerophorus</i>	4	2	<1
Накипные	2	2	12
Прочие	7	3	3
Средний возраст <i>Cladina rangiferina</i> , лет	5.1±0.5	3.0±0.5	2.1±0.3
Высота лишайников, см	5	2-3	0,5-1
Плотность покрова, «особей»/учетную площадку	39±17.4	21±4.2	11±1.7
Запас массы, г/м ²	300	160	40

Параллельно с уменьшением общего покрытия лишайников отмечается снижение внутрисинузального покрытия. Но этот процесс выражен в меньшей степени, показатель снижается в среднем в 3 раза. Внутрисинузальное покрытие в наибольшей степени сокращается в сообществах, где лишайники выступают в роли доминантов. В фитоценозах, где лишайники отмечаются как сопутствующий компонент растительного покрова, столь резкого снижения этого показателя не отмечено.

Под воздействием выпаса разрушается сохраняющий влагу мохово-лишайниковый покров, образуются значительные сбои, обнажаются грунты, органические субстраты уплотняются, становятся более сухими и менее стабильными. В результате отмечается увеличение в синузях покрытия накипных и мелколопастных листоватых видов.

Размеры (высота) лишайников по мере увеличения нагрузок снижаются в 5-6 раз. В наименьшей степени сокращаются размеры кустистых лишайников в кустарниковых горных тундрах, где степень повреждения лишайников снижают кустарники, а на стадии умеренной трансформации моховой покров и относительно мощный слой почвы. Особенно значительное уменьшение размеров отмечено в каменистых кустарничковых и лишайниковых горных тундрах. Степень сохранности лишайников в этих тундрах зависит от высоты и сомкнутости кустарничков ($r=0,88$, при $p<0,05$) и степени каменистости субстрата ($r=-0,81$, при $p<0,01$). Кустарнички защищают лишайники, а высокая каменистость субстрата способствует нарушениям.

Снижение покрытия, высоты и плотности лишайникового покрова приводит к снижению запасов массы лишайников. При переходе от одной стадии трансформации к другой общие запасы лишайников уменьшаются в 2-2,5 раза. В целом масса лишайников снижается в 5-7 раз.

Показатель массы лишайников положительно коррелирует с высотой и покрытием лишайников ($r=0,78$, при $p<0,05$), с долей кладин в структуре массы ($r=0,92$), толщиной и запасами мхов ($r=0,7$). Отрицательная связь выявлена с долей цветковых растений и процентом каменистости почв. Изменение видового состава, прежде всего, доминантных видов, приводит к изменению структуры

массы лишайников. Снижение ценотических позиций ценных кормовых видов (рода *Cladina*), увеличение роли в структуре синузий менее ценных в кормовом отношении и не имеющих кормовой ценности видов ведет к ухудшению состава и качества лишайниковых кормов.

В настоящее время на Полярном Урале очевидно катастрофическое снижение массы лишайников, прежде всего, видов, составлявших в исходных сообществах их основу (рис.2). Масса лишайников снижается в 2-2.5 раза при переходе к следующей стадии трансформации, в целом уменьшается до 7 раз.

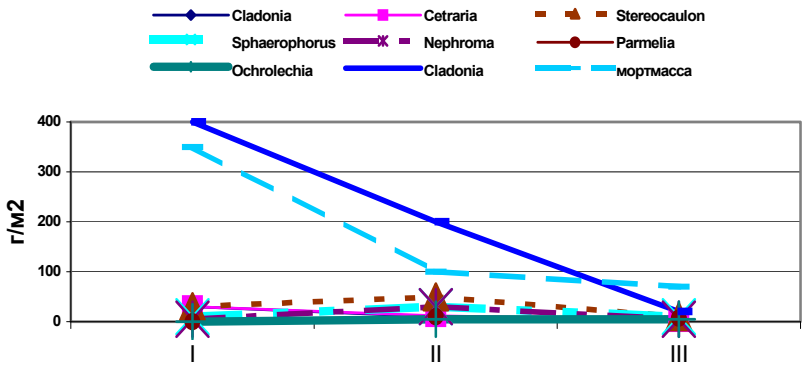


Рис. 2. Изменение мортмассы и массы лишайников разных родов на стадиях пастбищной трансформации

В лишайниковых, кустарничково-лишайниковых тундрах первоначально до 50% массы лишайников приходится на долю отмерших частей представителей рода *Cladina*. С появлением пастбищных нагрузок происходит резкое сокращение доли мортмассы лишайников, при относительно незначительном уменьшении биомассы кладин. При сильном нарушении лишайникового покрова, когда масса лишайников снижается в 5 раз, на долю мортмассы приходится до 70% запаса. Но фракция оказывается разнокачественной, ее компонентами становятся отмирающие части всех групп лишайников. При этом достоверного увеличения запасов прочих видов не происходит (рис.2). Изменения структуры массы лишайников сходны для всех сообществ с доминированием лишайников.

Глава 5. Воздействие выпаса на видовое и ценотическое разнообразие лишайников в градиенте высотной поясности

Проанализировано распределение 157 видов лишайников вдоль высотных профилей. Отмечено увеличение видового богатства в пределах горно-тундрового пояса и его сокращение в поясе холодных гольцовых пустынь. Эколого-ценотические оптимумы большинства видов лежат в пределах пояса горных тундр, только 9 видов тяготеют к подгольцовым редколесьям, а 13 к поясу холодных гольцовых пустынь.

В отсутствие выпаса в пределах пояса горных тундр отмечено увеличение видового разнообразия эпигейных лишайников с высотой: минимальное число видов зарегистрировано на высоте 100 м над ур. м.; максимальное видовое богатство – на высоте 300-500 м над ур. м. В поясе холодных гольцовых пустынь наблюдается тенденция к уменьшению числа видов в эпигейных сообществах. Это вызвано жесткостью гидротермических условий среды. Аналогичным образом изменяется видовая насыщенность лишеносинузий (табл.5.).

Таблица 5. Изменение видового богатства (1) и видовой насыщенности (2) эпигейных лишайников на разных высотных ступенях вне выпаса и под его воздействием

Высотные ступени	Вне выпаса		Слабо нарушенные		Сильно нарушенные	
	1	2	1	2	1	2
1*	16	6±0.7	33	14±0.2	24	9±0.3
2	42	12±1.1	67	26±2.4	54	19±1.4
3	39	17±0.9	56	34±1.6	42	17±1.9
4	32	9±1.4	42	19±0.8	нет таких нагрузок	
Всего видов	77		124		74	

*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.

На стадии умеренной трансформации лишайникового покрова на всех высотных ступенях в пределах горно-тундрового пояса отмечается увеличение видового разнообразия эпигейных лишайников. В центральной части пояса горных тундр этот процесс выражен особенно, поскольку маломощные, каменистые почвы, динамичность субстратов, ужесточение гидротермического режима с высотой над уровнем моря позволяют лишайникам сохранить высокую встречае-

мость, обилие, значительно увеличить видовое богатство даже при максимальных нагрузках. В нижней части склонов, где пастбищные нагрузки максимальны, лишайники уступают место травам и кустарничкам, являющимся более успешными конкурентами на сформированных почвах в менее жестких климатических условиях. Видовая насыщенность возрастает при умеренном выпасе в пределах пояса горных тундр в 2 раза.

Несмотря на общее увеличение видового разнообразия, уменьшаются различия в видовом составе сообществ на разных высотах. Это связано с тем, что вдоль высотного профиля появляются одни и те же виды: *Cladonia fimbriata*, *C. bellidiflora*, *C. cervicornis* ssp. *verticillata*, *C. cenotea*, *Cetraria ericetorum*, *C. odontella*, *Nephroma arcticum*, *Bryocaulon divergens*, *Arctoparmelia centrifuga*, *Parmelia saxatilis*, *P. omphalodes*, *Ochrolechia inaequatula*, *O. upsaliensis*, *Biatora vernalis*, *Pertusaria glomerata*, *P. dactylina*, *Phaeophyscia sciastra*, *Solorina crocea*, *Icmadophila ericetorum*, *Lecanora cenisia*, *Polyblastia terrestris*, *Umbilicaria cylindrica* и др. В условиях выпаса не отмечено четкой приуроченности видов к определенным высотным ступеням. В нижней части горно-тундрового пояса чаще, чем выше по профилю, появляются виды, характерные для эпифитных синузий, например *Tuckermanniopsis sepincola*, *Vulpicida pinastri*, *Foraminella hyperopta*, *Hypogymnia austerodes* и др. Тем не менее, видовое богатство сообществ увеличивается, прежде всего, за счет появления общих для всех высотных ступеней видов: шиловидно-сцифовидных кладоний, накипных и мелколопастных листоватых лишайников. Распределение видов определяется не высотой над уровнем моря, а, прежде всего, особенностями субстрата.

В целом для высокогорий Полярного Урала высокое сходство лишенобиоты на разных высотах может быть следствием влияния выпаса. Если сравнивать сообщества разных стадий трансформации на различных высотах, то сходство ненарушенных сообществ с трансформированными будет низким вдоль всего профиля (коэффициент Сьеренсена=0,51). Видовое сходство умеренно нарушенных и сильно трансформированных сообществ высоко (0,87), поскольку происходит внедрение общих устойчивых к выпасу видов.

С увеличением высоты и усилением пастбищной трансформации происходит однонаправленная смена доминирующих видов. Вне выпаса с высотой представители рода *Cladina* сменяют лишайники родов *Cladonia*, *Flavocetraria*, *Cetraria* и *Alectoria*, *Sphaerophorus*. Под воздействием выпаса на всех высотах по мере увеличения нагрузок происходит то же самое - из числа доминантов уходят кладины, заменяясь представителями родов *Cladonia*, *Cetraria*. Повышается ценотический статус накипных и мелколопастных листоватых видов, которые также могут занимать позиции доминантов (табл.6).

Таблица 6. Изменение внутрисинузального покрытия лишайников в кустарничково-лишайниковых тундрах под воздействием выпаса разной интенсивности в градиенте высотной поясности

Показатель	Высотные ступени			
	1*	2	3	4
Вне выпаса				
Внутрисинузальное покрытие, %	27±1,9	43±2,6	59±4,7	83±3,6
в том числе кустистые виды	20±1,6	37±0,7	48±3,7	70±4,9
накипные виды	2±0,4	4±0,4	4±1,6	5±0,6
листоватые виды	5±0,7	2±0,3	7±4,2	8±0,9
Умеренно нарушенные сообщества				
Внутрисинузальное покрытие, %	21±1,9	35±2,8	42±3,4	65±4,5
в том числе кустистые виды	4±0,6	11±1,2	19±2,6	31±4,3
накипные виды	8±1,1	14±0,9	10±1,4	19±2
листоватые виды	9±1,2	10±1,4	9±1,1	15±1,8
Сильно нарушенные сообщества				
Внутрисинузальное покрытие, %	10±0,9	16±2,4	24±3,6	данных нет
в том числе кустистые виды	1±0,4	3±0,6	3±0,4	
накипные виды	8±0,7	10±1,3	9±1,1	
листоватые виды	1±0,2	3±0,4	12±2	

*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 пояса холодных гольцовых пустынь.

Выводы

1. Биота эпигейных лишайников Полярного Урала включает 183 вида, относящихся к 28 семействам и 65 родам. Восемь ведущих по числу видов семейств включают 76% всей лишайнобиоты. Восемь ведущих родов объединяют 49% видов. Крупнейшим по числу видов является род *Cladonia* (43 вида). Более половины родов представлены одним видом.

2. Эпигейная лишенобиота Полярного Урала характеризуется невысоким таксономическим разнообразием. Состав и соотношение лидирующих по числу видов семейств и родов типичны для бореальных биот, хотя географическая структура лишенобиоты отличается преобладанием арктоальпийских видов со значительным участием бореальных. Экологические особенности лишенобиоты связаны с преобладанием видов, приспособленных к каменистым местообитаниям с жестким гидротермическим режимом.

3. Выпас северных оленей увеличивает видовое и ценотическое разнообразие эпигейных лишайников. В сообществах, находящихся вне выпаса выявлено 98 видов напочвенных лишайников, в сообществах со следами пастбищной трансформации – 171 вид. Высокое видовое разнообразие лишайников сохраняется, в том числе, и на стадии деградации лишайникового покрова – в таких сообществах отмечено 153 таксона. Таксономический анализ показал сохранение в градиенте пастбищных нагрузок ведущего положения пяти первых семейств – *Cladoniaceae*, *Parmeliaceae*, *Peltigeraceae*, *Pertusariaceae*, *Stereocaulaceae*. Увеличение видового разнообразия на пастбищных территориях происходит в большей мере за счет увеличения числа видов в исходных родах (на 68%), чем за счет появления новых родов, тем не менее, отмечено появление представителей 6 семейств и 24 родов.

4. На пастбищах, по сравнению с территориями, не подверженными воздействию выпаса, увеличивается разнообразие листоватых и накипных видов преимущественно арктоальпийского распространения, тяготеющих обычно к эпилитным или эпифитным субстратам. При интенсивных пастбищных нагрузках отмечается сокращение числа видов с бореальным распространением. Экологическая структура лишенобиоты отличается устойчивостью при увеличении нагрузки. Ведущей по числу видов является группа мезофитов. Лишь на стадии сильного нарушения лишайникового покрова выявлено возрастание роли криофитов и психрофитов.

5. Под воздействием выпаса происходит ослабление позиций доминантов лишайниковых синузий, изменение гидротермического режима и свойств субстратов, что облегчает проникновение новых видов. Наблюдается изменение и

усложнение структуры лишеносинузий, лишайниковый покров разбивается на участки с разным видовым составом и соотношением видов.

6. Лишайники отчетливо дифференцируются по степени чувствительности к выпасу. С учетом изменения фитоценотического статуса выделено пять категорий видов: неустойчивые – выпадающие из сообществ с появлением воздействия; чувствительные – резко снижающие свой ценотический статус уже при небольших нагрузках; индифферентные виды – слабо реагирующие на увеличение нагрузок, сохраняющие свое положение в сообществах; устойчивые виды – повышающие свой ценотический статус за счет увеличения встречаемости в сообществах при усилении нагрузок; положительно реагирующие на выпас – виды, для которых отмечено увеличение обилия и повышения ценотической роли вплоть до доминирования.

7. Снижение покрытия, уменьшение размеров и плотности лишайникового покрова приводит к снижению запасов массы лишайников и, соответственно, лишайниковых кормов. Вслед за изменением видового состава меняется структура запасов лишайников – сокращается доля ценных кормовых видов. Увеличение покрытия (обилия) менее ценных в кормовом отношении и не имеющих кормового значения, прежде всего, накипных и листоватых видов не приводит к увеличению запасов массы.

8. При увеличении пастбищных нагрузок снижается фитоценотическая роль лишайников. Изменение фитоценотической роли зависит от видового состава сообществ под воздействием выпаса, особенностей субстрата и гидротермического режима, взаимодействия лишайников между собой, а также с высшими растениями и мхами. Особенно чувствительны к выпасу лишайниковые, кустарничково-лишайниковые и каменистые кустарничковые тундры.

9. С высотой увеличивается роль лишайников в структуре растительного покрова, наблюдается увеличение видового богатства в пределах горно-тундрового пояса и его сокращение в холодных гольцовых пустынях. Выпас способствует снижению различий в видовом составе эпигейных лишайников, в соотношении видов, принадлежащих к разным географическим и экологическим элементам на разных высотных ступенях.

10. Состав и структура сообществ лишайников в поясе горных тундр как с увеличением высоты над уровнем моря, так и в связи с увеличением пастбищных нагрузок меняются единообразно: происходит увеличение видового разнообразия, однонаправленная смена доминантов (*Cladina* → *Cladonia* → *Cetraria* → *полидоминантность* с преобладанием накипных видов и *Sphaerophorus fragilis*), повышается ценотическая роль накипных и мелколопастных листоватых видов. При исключительно высокой интенсивности выпаса на прогонных путях, также как в поясе холодных гольцовых пустынь, наблюдается снижение видового разнообразия, покрытия и запасов эпигейных лишайников.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Эктова С.Н. Изменение разнообразия лишайников в горных тундрах Полярного Урала в связи с выпасом северных оленей // Биосфера и человечество: Матер. к конф. молод. уч. памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского. Екатеринбург, 2000. С. 329-330.

2. Эктова С.Н. Влияние выпаса оленей на изменение видового разнообразия сообществ с доминированием лишайников // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Вып. 2: Матер. конф. молод. уч. Екатеринбург, 2001. С. 294-297.

3. Эктова С.Н. Воздействие выпаса северного оленя на структуру лишайникового покрова в горных тундрах Полярного Урала // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. IX молод. науч. конф. Сыктывкар, 2002. С. 184-185.

4. Эктова С.Н. Лишайники в растительном покрове горных тундр Полярного Урала // Биота горных территорий: Матер. конф. молод. уч. 2002. Екатеринбург, 2002. С. 295-298.

5. Эктова С.Н. Влияние выпаса северного оленя на лишайники в градиенте высотной поясности // Проблемы региональной и глобальной экологии: Матер. конф. молод. уч. Екатеринбург, 2003. С. 338-348.

6. Эктова С.Н. Запас лишайников в горных тундрах Полярного Урала // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. X молод. конф. Сыктывкар, 2003. С. 240-241.

7. Эктова С.Н. Изменение лишайникового покрова Заполярного Урала под воздействием выпаса оленей // Биологические ресурсы Полярного Урала. Салехард, 2003. С. 88-94. (Научный вестник; Вып. 3, ч. 2).

8. Эктова С.Н. Изменение сообществ эпигейных лишайников с высотой на Заполярном Урале // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI съезда Русского ботанического общества. Барнаул, 2003. Т. 1. С. 195-196.

9. Эктова С.Н. Влияние выпаса оленей на состав и структуру лишайникового компонента фитоценозов // Экологические механизмы динамики и устойчивости экосистем: Матер. конф. молод. уч. Екатеринбург, 2004. С. 309-318.

10. Эктова С.Н. Высотное распределение лишайников на Полярном Урале на фоне пастбищных нагрузок // Биология, систематика и экология грибов в природных экосистемах и агрофитоценозах: Матер. междунар. науч. конф. Минск, 2004. С. 274-278.

11. Эктова С.Н. Характеристика сообществ с доминированием лишайников в долине реки Погурей (Полярный Урал) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. XI молод. конф. Сыктывкар, 2004. С. 345-346.

12. Эктова С.Н. Чем определяется устойчивость лишайников к выпасу северного оленя // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Матер. Всеросс. Науч. конф. Йошкар-Ола, 2004. С. 185-187.

13. Ektova S. Lichens on bare ground sports on reindeer pastures in mountain tundra of the Polar Urals // Lichens in focus: book of abstracts of the 5th IAL Symposium. Tartu, 2004. P. 55.

14. Магомедова М.А., Морозова Л.М., Эктова С.Н. Реакция лишайников на рекреационные нагрузки // Проблемы охраны природных ландшафтов и биоразнообразия России и сопредельных стран: матер. Межд. научно-практ. конф. Пенза, 2004. С. 76-78.

15. Магомедова М.А., Морозова Л.М., Эктова С.Н. Лишайники в растительном покрове Полярного Урала // Материалы по флоре и фауне Ямало-Ненецкого автономного округа. Салехард, 2004. С. 3-22. (Научный вестник; Вып. 3 (29)).

Подписано в 20.10.2004
Печать на ризографе. Усл. печ. л. 1,0.
Тираж 100 экз.
Отпечатано в типографии «Интерленд»
620026, Екатеринбург, ул. Р.Люксембург, 18.
Тел.: +7 (343) 371-12-72.