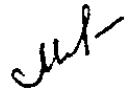


На правах рукописи
УДК 574.4:504.05+582.29

МИХАЙЛОВА Ирина Николаевна

ЭПИФИТНЫЕ ЛИХЕНОСИНУЗИИ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА
В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

03.00.16 - экология



Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург

1996

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

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Магомедова М.А.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Махнев А.К.
кандидат биологических наук
Рябкова К.А.

Ведущая организация: Ботанический Институт
им.В.Л.Комарова Российской
Академии Наук

Защита состоится " 19 " ноября 1996 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 002.05.01 в Институте экологии растений и животных УрО 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 "18" октября 1996 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Нифонтова М.Г.

Общая характеристика работы

Актуальность темы. В условиях усиливающегося антропогенного влияния на окружающую среду возрастает необходимость оценки степени нарушенности природных комплексов. Традиционным объектом для работ в области биоиндикации и экологического мониторинга являются эпифитные лишайники. Высокая чувствительность позволяет использовать их для диагностики первых стадий поражения экосистем, когда реакция других компонентов еще не выражена.

Средний Урал с точки зрения лишенологии обладает определенной спецификой. Высокая концентрация промышленных предприятий, существующая на протяжении длительного периода времени, обусловила создание высокого регионального уровня загрязнения атмосферы, что усугубляет природную бедность лишенофлоры и приводит к резкому уменьшению покрытия, биомассы и других количественных параметров лишайникового покрова. В связи с этим разработанные к настоящему времени методики лишеноиндикации для использования в данном районе требуют значительной переработки. Практика лишеноиндикации требует возможности работы с форофитами различных видов и в древостоях разного возраста. Для разработки методик и адаптации имеющихся необходимо знание особенностей строения и формирования эпифитных лишеносинузий как в естественных, так и в нарушенных местообитаниях.

Цель и задачи работы. Цель данной работы - изучение состава, структуры и процесса формирования эпифитных лишеносинузий и закономерностей их техногенной трансформации. В соответствии с поставленной целью в задачи исследования входило:

- 1) изучение состава и структуры эпифитных лишеносинузий в естественных и нарушенных местообитаниях;
- 2) изучение процесса формирования эпифитного покрова в естественных и нарушенных местообитаниях;

3) изучение параметров дозовых зависимостей интегральных характеристик эпифитного покрова основных лесообразующих пород;

4) изучение процесса аккумуляции токсикантов в коре форофитов и оценка ее влияния на состав, структуру и процесс формирования эпифитных лишеносинузий.

Научная новизна работы. Впервые показаны закономерности техногенной трансформации эпифитного лишайникового покрова лесов Среднего Урала. Впервые описан процесс формирования эпифитных лишеносинузий темнохвойных лесов Среднего Урала и его изменение в условиях техногенной нагрузки. Впервые показано изменение интенсивности конкурентных отношений в ходе формирования лишеносинузий при разной степени токсической нагрузки. Впервые на значительном статистическом материале показана форма дозовых зависимостей интегральных параметров эпифитного лишайникового покрова.

Практическая ценность работы. Разработаны рекомендации по использованию параметров эпифитного лишайникового покрова в целях экологической диагностики и нормирования в условиях промышленных районов Среднего Урала.

Апробация работы. Основные положения работы докладывались на: Всесоюзной конференции "Экологические проблемы охраны живой природы" (Москва, 1990), Всесоюзной школе-семинаре "Проблемы устойчивости биологических систем" (Севастополь, 1992), V конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 1994).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 9 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка цитируемой литературы и приложения. Изложена на 148 страницах машинописного текста и содержит 30 таблиц (из них 6 в приложении) и 29 рисунков. В списке литературы 161 источник, в том числе 63 отечественных и 98 зарубежных.

Содержание работы

Глава 1. Характеристика района исследования

Исследования проводились на западном склоне Среднего Урала в подзоне южной тайги. Экспериментальный полигон расположен в зоне действия выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗа). На момент проведения работ (1990-93 гг.) завод функционировал около 50 лет. Основные поллютанты - SO_2 и тяжелые металлы. При подобной структуре выбросов основной причиной поражения лишайников является двуокись серы; пыль тяжелых металлов лишь усугубляет ее действие (Горшков, 1990; LeBlanc, Rao, 1975).

Глава 2 . Материал и методика

Выбор пробных площадей. Общие закономерности техногенной трансформации эпифитных лишайносинузий изучены на 68 временных пробных площадях, расположенных в узлах километровой сетки размерами 5x20 км в направлении, противоположном господствующим ветрам. Представлены главным образом березовые и сосновые травяные леса и елово-пихтовые и пихтово-еловые травяные и зеленомошно-кисличные леса на серых лесных и бурых горно-лесных почвах.

На основе маршрутных исследований были выбраны три стационарные площади, характеризующие основные стадии трансформации эпифитного покрова (4,5, 7 и 30 км от источника эмиссии). Площади расположены в одинаковых элементах рельефа (нижняя часть склона); исходно на них представлен один тип леса - елово-пихтовый липняковый на серых лесных почвах.

Описание лишайносинузий проводилось в соответствии с общепринятыми в лишайноиндикационных исследованиях методиками. На каждом дереве отмечали количество присутствующих видов, проективное покрытие на основании ствола и высоте 1.3 м, высоту поднятия по стволу *Nurogymnia physodes*. Проективное покрытие определяли с помощью квадрат-сетки 10x10

см со стороны максимума. На каждой временной площади выполнено описание лишайникового покрова 20 деревьев вида, преобладающего в древостое: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), береза (*Betula* spp.), ель сибирская (*Picea obovata* Ldb.). С 5 деревьев хвойных пород на каждой площади собраны образцы верхнего слоя коры для химического анализа.

Для изучения процесса формирования эпифитного покрова использован косвенный метод (Александрова, 1964), позволяющий анализировать закономерности сукцессионных рядов на основе данных о составе и структуре лишайносинузий на разновозрастных форофитах. Формирование синузий изучали на стационарных площадях на стволах пихты сибирской (*Abies sibirica* Ldb.) и ели сибирской. Модельные деревья подбирались таким образом, чтобы составить равномерный возрастной ряд, охватывающий промежуток от 25 до 140 лет. Возраст деревьев определен дендрохронологическим методом. На каждой пробной площади выполнено описание лишайникового покрова 70-100 деревьев каждого вида. С 20-25 деревьев каждого вида собраны образцы верхнего слоя коры и слоевища *Hyrogymnia physodes* для химического анализа.

Для изучения межвидовых отношений использовали классификационную схему Ю.Л.Мартина (1967). Учет межвидовых отношений проводился на двух участках ствола: от основания до высоты 0.5 м и на высоте 1-1.5 м по всей окружности ствола. По материалам описаний вычислены коэффициенты агрессивности (Мартин, 1967).

Химические анализы. Пробоподготовка и анализ образцов коры и лишайников проведены в лаборатории экологической диагностики и нормирования ИЭРиЖ УрО РАН. Определена кислотность водной вытяжки коры потенциометрическим методом, а также валовое содержание тяжелых металлов (Pb, Zn, Cu, Cd) в коре и лишайниках методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии.

Математическая обработка материала. Для математической обработки

материала применяли стандартные статистические процедуры (Зайцев, 1984). Для аппроксимации дозовых зависимостей параметров лихеносинузий использовали уравнение логистической кривой:

$$y = \frac{A - a_0}{1 + \exp(\alpha + \beta x)},$$

где x - оценка нагрузки, y - оценка параметра, α и β - коэффициенты, a_0 - минимальный уровень, A - максимальный уровень. Целесообразность его использования для параметров надорганизменных уровней обоснована Е.Л.Воробейчиком с соавт. (1994). Коэффициенты уравнения определялись итерационным методом численного оценивания Марквардта (процедура реализована в пакете "Statgraphics" для IBM-PS).

Для свертывания информации о загрязнении снегового покрова и почвы использовали индекс, показывающий кратность превышения фонового уровня загрязнения:

$$K_i = D_i / \min[D_i], \quad D_i = [Cu]_i / [Cu]_f + [Pb]_i / [Pb]_f + [Cd]_i / [Cd]_f,$$

где K_i - индекс загрязнения i -ой площадки, $[]_i$ - концентрация элемента на i -ой площадке, $[]_f$ - концентрация местного фона (30 км от завода).

Глава 3. Аккумуляция токсикантов в коре деревьев и слоевищах лишайников

Динамика кислотности коры. Все исследованные форофиты относятся к группе деревьев с кислой корой (Du Rietz, 1945). Кислотность коры ели в районе исследования находится в пределах 2.8-3.7, сосны - 2.84-3.39. На уровне тенденции можно отметить снижение верхней границы диапазона кислотности коры ели (до 3.1) в зоне сильного влияния выбросов (0-4 км). Для относительно "чистых" участков характерен значительный размах значений рН. При этом отмечена достоверная корреляция между кислотностью коры сосны и почвы (коэффициент линейной корреляции 0.57, $P < 0.05$). Для ели подобная зависимость отсутствует. Достоверной связи кислотности коры с кислотностью снегового покрова не обнаружено.

При всех уровнях нагрузки обнаружена достоверная связь кислотности

коры пихты и ели с возрастом дерева. Наиболее высокие значения pH обнаружены на деревьях моложе 60 лет.

Отсутствие четко выраженного эффекта подкисления коры выбросами медеплавильного комбината, по-видимому, является результатом значительного регионального уровня загрязнения и дальним переносом газообразных поллютантов, главным образом SO₂, который является основным источником подкисления.

Аккумуляция тяжелых металлов в коре деревьев. По мере приближения к источнику эмиссии наблюдается закономерное увеличение содержания в коре всех проанализированных металлов. Наиболее резкие изменения наблюдаются в содержании меди (в 10-15 раз по сравнению с фоном) и свинца (3-5-кратное увеличение). Концентрации металлов в коре ели выше таковых в коре пихты на всем исследованном градиенте, включая контрольные площади. По-видимому, это следует связывать с особенностями структуры коры ели, обуславливающими ее большую удельную площадь поверхности и, соответственно, большую сорбционную способность. По мере приближения к заводу кратность межвидовых различий возрастает (особенно для свинца и меди).

В загрязненной зоне содержание меди и свинца на основаниях стволов ели достоверно выше, чем на высоте 1.3 м; на пихте эта закономерность отмечена также для цинка.

Аккумуляция тяжелых металлов в слоевищах *Hypogymnia physodes*. По мере приближения к источнику эмиссии наблюдается закономерное увеличение концентраций в слоевищах всех проанализированных металлов. Содержание меди увеличивается по сравнению с фоновым уровнем в 4-7 и 9-11 раз в буферной и импактной зонах соответственно, цинка - в 1.3-2.3 и 1.7, свинца - в 3-4 и 3-11, кадмия - в 1.6-1.8 и 1.5 раз.

На контрольной площади обнаружен следующий ряд накопления металлов в слоевищах: Zn > Cu > Pb > Cd. Под влиянием токсической

нагрузки происходит изменение соотношения концентраций металлов: на расстоянии 7 км от источника ряд накопления имеет вид $Cu > Zn > Pb > Cd$ (для обоих видов форофитов); на расстоянии 4.5 км для ели остается неизменным, а для пихты приобретает вид $Cu > Pb > Zn > Cd$. Согласно литературным данным, меньшая кратность накопления цинка по сравнению с другими металлами обусловлена низкой интенсивностью поглощения его из растворов и большей степенью вымывания из таллома по сравнению с медью и свинцом (Pucket e.a., 1973; Pakarinen e.a., 1978).

Аккумулятивная способность лишайников превышает таковую коры деревьев. На контрольной площади средние значения коэффициента биологического поглощения (отношение концентраций металлов лишайник/кора) находятся в пределах 1-2 (исключение составляет высокий коэффициент поглощения меди на пихте (4.2-14.7 в различных зонах нагрузки). На всем исследованном градиенте нет однозначной зависимости между видом форофита и количественными характеристиками аккумуляции металлов (несмотря на то, что кора форофитов существенно отличается по сорбционной способности). Это, а также факт отсутствия корреляции между концентрациями металлов в коре и слоевищах в загрязненной зоне позволяет предположить, что роль субстрата в аккумуляции лишайниками токсикантов весьма мала. Предположение согласуется с литературными данными о незначительности транспорта металлов из коры в организм эпифитов (Rasmussen, Johnsen, 1976).

Глава 4. Общие закономерности техногенной трансформации эпифитных лишайников

Характеристика лишайников незагрязненных местообитаний. В работе приведена подробная характеристика лишайников исследованных форофитов, обсуждаются приуроченность видов лишайников к видам деревьев. Исследованные виды деревьев характеризуются достаточно однородным видовым составом лишайников, что определяется

принадлежностью их к одной группе форофитов. В целом лишеносинузии района исследования характеризуются низким видовым разнообразием; ярко выражена монодоминантность. Наиболее бедным составом характеризуется эпипокров ели (8 видов), пихта, береза и сосна близки по общему количеству видов (13, 14 и 15 соответственно). Для синузий ели отмечена максимальная вариабельность количественных характеристик.

Феноменология техногенной трансформации лишеносинузий. Основное направление изменений - уменьшение видового разнообразия и покрытия лишайников по мере приближения к источнику выбросов. По степени выраженности этих процессов территория возле завода может быть разделена на несколько последовательно расположенных зон (табл.1), границы между которыми выделяются достаточно четко при сравнении физиономических признаков лишайникового покрова (видовой состав, общее проективное покрытие).

В наиболее загрязненной части градиента (1-3 км) формируется "**лишайниковая пустыня**", в которую мы включили площади с развитием *Scoliciosporum chlorococcum*. В **импактной зоне** лишенофлора представлена 2-4 наиболее устойчивыми видами (доминирует в синузиях *Cladonia copioscaea*, на стволах хвойных к ней присоединяются *Нуросепомусе scalaris* и *H.friesii*, реже - *Нурогумния physodes*). Лишайниковый покров сконцентрирован у оснований стволов. На стволах ели и сосны спорадически образуются синузии на высоте 1.3 м, сложенные *Нуросепомусе friesii*. Резко повышена степень вариабельности количественных параметров лишайникового покрова. Так, на ели коэффициент вариации видовой насыщенности (среднего количества видов на стволе) возрастает от фоновых 39.5 до 435.9 %, на сосне - от 21.4 до 69.4 %, на березе - от 18.8 до 49.8 %. Столь же четкие зависимости отмечены для покрытия на основании ствола.

Буферная зона занимает промежуточное положение. Уменьшение большинства параметров лишеносинузий менее сильное, значения некоторых

из них сохраняются на фоновом уровне (например, высота поднятия *Nurogymnia physodes* на сосне). Высок размах показателей: минимальные значения остаются почти на импактном уровне, в то время как максимальные близки к фоновому.

Таблица 1

Параметры лишайникового покрова в разных зонах нагрузки

Параметр	Зона нагрузки и ее протяженность		
	Импактная (1-9 км)	Буферная (9-13 км)	Фоновая (>13 км)
Сосна			
Количество видов	2-4	4-5	12-15
Видовая насыщенность	0.9-2.8	3.0-4.3	5.0-5.8
Проективное покрытие, %			
на основании ствола	2.1-8.0	10-27	63-74
на высоте 1.3 м	0.0-1.5	0.5-35.0	29-75
Высота поднятия, см	0-20	180	180
Береза			
Количество видов	1-3	2-7	10-14
Видовая насыщенность	0.1-1.0	1.0-4.8	3.6-5.7
Проективное покрытие, %			
на основании ствола	1-10	19-78	61-95
на высоте 1.3 м	0.0	0.0-6.5	0.5-13.0
Высота поднятия, см	0-15	0-78	68-150
Ель			
Количество видов	1-4	4-7	6-8
Видовая насыщенность	0.1-0.4	1.1-2.0	2.3-3.1
Проективное покрытие, %			
на основании ствола	0.2-22.0	17-51	18-38
на высоте 1.3 м	0.0	0.0-3.5	0-10
Высота поднятия, см	0-25	0-25	0-70

По степени чувствительности видов выделены три группы токситолерантности (табл.2). В таблицу включены только наиболее распространенные и легкоидентифицируемые виды, которые могут использоваться как индикаторные. Отсутствующий в таблице *Scoliciosporum chlogossum* мы определяем как индифферентный. **Устойчивые** виды распространены на всем полигоне исследований (исключая зону

"лишайниковой пустыни"). Встречаемость их резко снижена по сравнению с фоновой лишь в наиболее загрязненной части градиента - до расстояния 2 км от источника выбросов. **Чувствительные** виды отсутствуют в наиболее загрязненной части градиента. В импактной и буферной зонах их встречаемость в большей или меньшей степени снижена по сравнению с фоновой. Распространение **очень чувствительных** видов ограничено фоновой территорией (в отдельных случаях отмечены единичные находки в буферной, реже импактной зонах).

Таблица 2

Группы токситолерантности лишайников

Устойчивые	Чувствительные	Очень чувствительные
Cladonia coniocraea C. digitata Hypocenomyce friesii H. scalaris	Cetraria pinastri C. sepincola Chaenotheca ferruginea Cladonia fimbriata Hypogymnia physodes Lecanora pulicaris Parmeliopsis ambigua	Bryoria implexa Chaenotheca stemonea C. chrysocephala Cladonia cenotea Evernia mesomorpha Imshaugia aleurites Lepraria incana Parmelia sulcata Usnea spp.

Зависимости доза-эффект. Зарегистрированы тесные зависимости между параметрами лишайниковых группировок и оценками дозы токсической нагрузки (табл.3). Наиболее высокие значения мер связи отмечены для количества видов, видовой насыщенности и покрытия на основании ствола, из форофитов - для сосны, из оценок дозы нагрузки - для расстояния до источника эмиссии. Последнее обстоятельство, вероятно, связано с различиями в характере атмосферного переноса отдельных ингредиентов выбросов. Пылевые частицы с адсорбированными на них тяжелыми металлами выпадают сравнительно близко от источника выбросов, тогда как SO₂, HF и NO_x (определяющие основной токсический эффект для лишайников) имеют значительно больший радиус рассеивания (Василенко и др., 1985). Поэтому расстояние выступает в данном случае и более

адекватным показателем дозы нагрузки.

Таблица 3

Параметры зависимостей доза-эффект для показателей эпифитного лишайникового покрова

Показатель	Расстояние от источника выбросов, км				Содержание металлов в почве, усл.ед.			
	r_{xy}	D	Xн	Xв	r_{xy}	D	Xв	Xн
Сосна								
Количество видов	0.85 **	0.79	12.4	14.4	-0.72 *	0.54	-	-
Видовая насыщенность	0.94 ***	0.88	11.8	13.7	-0.80 *	0.65	-	-
Покрытие, %:								
на основании ствола	0.86 ***	0.89	12.5	15.5	-0.73 **	0.67	-	-
на высоте 1.3 м	0.68	0.42	11.3	13.2	-0.55	0.63	1.83	2.10
Высота поднятия, см	0.87 ***	0.85	7.5	13.6	-0.74	0.96	1.95	2.19
Ель								
Количество видов	0.74 ***	0.70	-	-	-0.67 ***	0.51	-	-
Видовая насыщенность	0.71 ***	0.82	-	-	-0.57 **	0.55	2.76	6.55
Покрытие, %:								
на основании ствола	0.56 **	0.63	7.7	8.3	-0.49 **	0.26	3.45	5.50
на высоте 1.3 м	0.29	0.30	-	-	-0.27	0.52	2.17	2.26
Высота поднятия, см	0.61 ***	0.59	7.6	9.5	-0.44 *	0.36	2.79	3.14
Береза								
Количество видов	0.80 ***	0.62	11.8	14.3	-0.68 ***	0.59	2.14	2.43
Видовая насыщенность	0.86 ***	0.52	10.8	13.2	-0.69 ***	0.52	-	-
Покрытие, %:								
на основании ствола	0.50 *	0.46	4.9	6.1	-0.44 *	0.25	2.26	2.13
на высоте 1.3 м	0.36	0.26	10.4	11.5	-0.36	0.37	1.48	1.52
Высота поднятия, см	0.54 **	0.42	5.9	8.5	-0.48 *	0.18	2.21	2.50

Примечание. r_{xy} - коэффициент линейной корреляции (уровни значимости: * - 5%, ** - 1%, *** - 0.1%); D - доля объясняемой логистическим уравнением дисперсии; Xн, Xв - абсциссы нижней и верхней критических точек; прочерк означает ситуацию, когда логистическая кривая не выходит на плато и критические точки находятся вне области реальных значений нагрузки.

Полученные результаты позволяют ранжировать показатели по их информативности, что необходимо для создания системы диагностических признаков. Чем выше разброс средних значений между градациями нагрузки и чем меньше разброс внутри градаций, тем больше информативность

показателей и тем надежнее можно восстановить значения фактора по значениям признака. При таком понимании информативности (Арманд и др., 1991) ее количественной мерой может выступать F-отношение Фишера, применяемое в стандартном дисперсионном анализе. Ряды информативности при использовании разных вариантов оценки дозы нагрузки не совпадают, что связано со статистическим, а не функциональным характером связей. Следовательно, для включения в диагностическую систему необходимо выбирать показатели, устойчиво сохраняющие высокую информативность при всех вариантах оценивания дозы. Такой показатель для всех видов форофитов только один - видовая насыщенность. Для сосны и ели достаточно информативно также покрытие на основании ствола, тогда как покрытие на высоте 1.3 м во всех случаях оказалось на последнем месте.

Полученные зависимости доза-эффект можно разделить на два типа. Первый - классическая S-образная кривая с хорошо выраженными верхним и нижним горизонтальными участками (рис.1а), второй - фрагмент логистической кривой, по внешнему виду напоминающей гиперболу или экспоненту (рис.1б). В последнем случае нахождение абсцисс критических точек логистической функции не имеет смысла, поскольку они лежат вне области реальных значений дозы токсической нагрузки. Кривые второго типа преобладают при оценивании дозы с помощью содержания металлов в почве. Основной вывод, следующий из анализа зависимостей доза-эффект, заключается в том, что они существенно нелинейны: до определенного - критического (порогового) - уровня нагрузки параметры лихеносинузий стабильны и их изменчивость определяется естественной мозаичностью природных факторов; когда же критический уровень нагрузки превышен, происходит резкое изменение показателей. Последующее увеличение нагрузки уже не вызывает кардинальных изменений. Таким образом, на кривой выделяются три качественно различных участка: плавные изменения сменяются резким скачком, который затем вновь переходит в плавные

изменения. О высокой скорости перехода свидетельствует то, что в большинстве случаев он очень резок: расстояние между абсциссами верхней и нижней критических точек составляет всего 0.6-3.0 км и только в одном случае - 6.1 км. Если принять весь градиент загрязнения - от максимальных концентраций до выхода на местный фон - за 100%, то область перехода составляет всего 0.51-3.68% (только в двух случаях -21.06 и 38.66%).

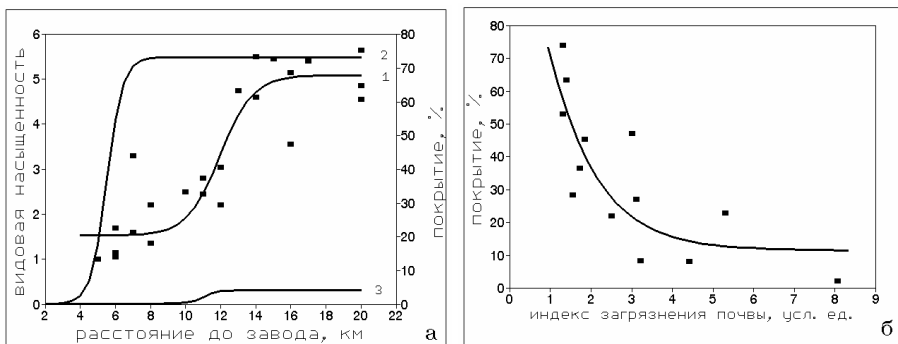


Рис.1. Примеры дозовых зависимостей параметров эпифитного покрова.

а - параметры эпипокрова березы (1- видовая насыщенность (показана с эмпирическими точками), 2, 3 - покрытие на основании ствола и высоте 1.3 м (эмпирические точки опущены)); б - проективное покрытие на основании ствола сосны. Линии - аппроксимация логистическим уравнением.

При более детальном рассмотрении в дозовой зависимости, кроме описанного выше, можно выделить также менее выраженный переход, существующий между импактным уровнем и "абсолютным нулем" ("лишайниковой пустыней"). Однако аппроксимация данного перехода уравнением регрессии ненадежна из-за его малой амплитуды, обусловленной крайне низким обилием лишайников в импактной зоне.

Дозовые зависимости параметров эпифитных лишайносинузий по форме сходны в аналогичными кривыми для других компонентов лесных экосистем, в частности, древесного и травяно-кустарничкового ярусов (Воробейчик, Хантемирова, 1994; Воробейчик и др., 1994; "Комплексная экологическая оценка...", 1992, Степанов, 1993). Специфика лишайносинузий по сравнению с

другими компонентами проявляется в относительно большей частоте случаев редуцированных дозовых кривых (рис.2б). Это может быть связано как с высокой чувствительностью лишайников к загрязнению, так и, возможно, с недостаточной репрезентативностью данных в зонах фоновых и малых нагрузок.

Сравнивая чувствительность различных параметров лишайносинузий, на уровне тенденции можно отметить, что в первую очередь начинают уменьшаться показатели видового разнообразия, затем - покрытие на высоте 1.3 м, далее - покрытие на основании ствола. Относительно большая устойчивость покрытия лишайникового покрова по сравнению с разнообразием, вероятно, связана с компенсаторным замещением одних видов другими, вследствие чего общее проективное покрытие до определенного уровня загрязнения остается неизменным.

Наличие описанного ступенчатого характера дозовой зависимости имеет принципиальное значение для экологического нормирования и диагностики нарушений экосистем, поскольку позволяет объективизировать процесс определения значений допустимых нагрузок. Абсциссу верхней критической точки можно интерпретировать как величину предельно допустимой техногенной нагрузки на эпифитные лишайносинузии. Наиболее чувствительные параметры (покрытие на основании сосны, количество видов на сосне и березе) начинают изменяться с удаления 14-15 км от завода, наименее (покрытие на основании ствола ели и березы) - с 6-8 км. При использовании в качестве показателя дозы содержания металлов в почве величина критической нагрузки соответствует 1.5-2.8-кратному превышению фонового уровня. Другие компоненты лесных экосистем более устойчивы: например, для травяно-кустарничкового яруса соответствующие величины равны 2.8-3.3, древостоя - 3.4-4.5 (Воробейчик, Хантемирова, 1994). Основываясь на принципе слабого звена в системе, величины предельно допустимых нагрузок на лишайносинузии правомерно использовать для

разработки наиболее жестких экологических нормативов которые бы защищали и другие, менее чувствительные, компоненты экосистем.

Глава 5. Динамические процессы в лишайно-синузиях

В незагрязненных местообитаниях заселение стволов происходит в возрасте 25-30 лет (рис.2). Первыми заселяют субстрат эпифитные *Cladonia*, переходящие на основания деревьев с валежа и напочвенного мохового покрова (стадия ***Cladonia coniocraea***, или **факультативных эпифитов**). Далее в большинстве случаев происходит практически одновременное заселение стволов лишайниками всех морфологических типов слоевищ (стадия ***Cladonia coniocraea - Hypogymnia physodes***. По мере дальнейшего формирования форофита и освобождения ствола от нижних веток происходит заселение стволов порошкоплодными лишайниками (стадия ***Cladonia coniocraea - Hypogymnia physodes - Chaenotheca ferruginea***). Постоянное присутствие *Chaenotheca ferruginea* с характерным рисунком расположения на стволе можно связать с формированием постоянного рисунка стволового стока, т.к. представители сем. Caliciaceae предпочитают заселять поверхности, не подвергающиеся прямому смачиванию осадками (Титов, 1986).

В ряде случаев наблюдается отклонение от описанного выше хода микросукцессионного процесса. При этом образуются синузии со значительным участием накипных форм (***Cladonia coniocraea-Lepraria incana*** и ***Cladonia coniocraea-Chaenotheca ferruginea***). Принимая во внимание экологические особенности *Lepraria incana* и *Chaenotheca ferruginea* (Титов, 1986; Almborn, 1952, цит по: Skye, 1968; Tibell, 1980) можно предположить, что синузии этих типов представляют собой наиболее сциофитный и гигрофитный вариант развития эпифитного покрова. Как правило, они приурочены к деревьям с хорошо развитой кроной и небольшим свободным подкроновым пространством на стволе. Снижение частоты встречаемости синузий *Cladonia coniocraea-Chaenotheca ferruginea* с возрастом дерева позволяет предположить, что происходит их дальнейшее развитие с образованием

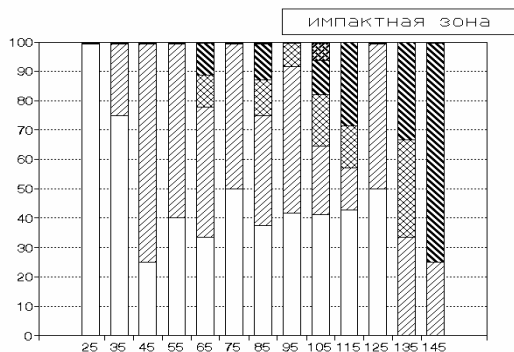
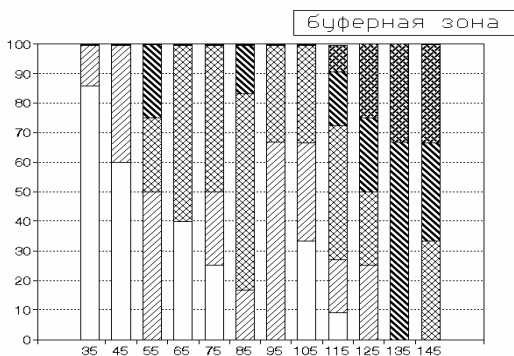
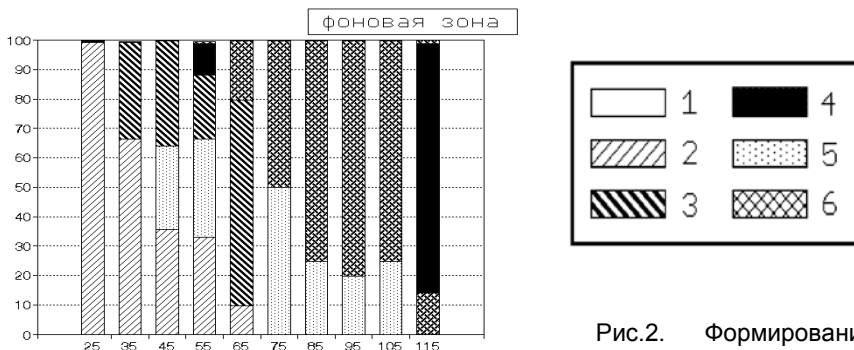


Рис.2. Формирование эпифитного лишайникового покрова на стволах ели.

Оси: X - возраст дерева, лет, Y - встречаемость стадии, % деревьев.

Стадии: 1-незаселенные стволы, 2 - *Cl. coniocraea*, 3 - *Cl. coniocraea-H.physodes*, 4 - *Cl. coniocraea-H.physodes-Ch.ferruginea*, 5 - *Cl. coniocraea-L.incana* и *Cl. coniocraea-Ch. ferruginea*, 6 - *Cl. coniocraea - H. friesii*.

стадии *Cladonia coniocraea*-*Hypogymnia physodes*-*Chaenotheca ferruginea*.

По мере увеличения видовой насыщенности и покрытия синузий на основаниях стволов закономерно возрастает количество контактов между слоевищами разных видов. Параллельно отмечается рост доли агрессивных отношений в синузиях оснований стволов (нарастание *Hypogymnia physodes* на слоевища других видов, главным образом *Chaenotheca ferruginea*, *Cladonia coniocraea*, *Hypoclenomyces friesii*). Относительная стабилизация межвидовых отношений происходит на 75-90-летних стволах. Результатом взаимодействий является, по-видимому, пространственное рассредоточение лишайников из оптимальных для заселения участков. Подобные изменения коэффициентов агрессивности в ходе сукцессий отмечены для эпилитных лишайносинузий (Мартин, 1967; Магомедова, 1980). На высоте 1.3 м, где лишайниковый покров развит значительно слабее по сравнению с основанием ствола, контакты между слоевищами разных видов отмечаются редко.

Говоря в целом о микросукцессиях эпифитных лишайносинузий, можно отметить следующее. В ходе смен преобладает процесс внедрения новых видов, выпадения видов практически не происходит. Ряд видов доминируют на протяжении нескольких стадий (*Cladonia coniocraea*, *Hypogymnia physodes*). Не выражена смена морфологических типов. Можно утверждать, что основным фактором формирования эпифитных лишайносинузий является развитие форофита и связанные с ним изменения комплекса микроклиматических условий и физико-химических свойств коры.

На территории, подверженной влиянию выбросов, выделено 4 стадии микросукцессии. Три из них - *Cladonia coniocraea*, *Cladonia coniocraea*-*Hypogymnia physodes* и *Cladonia coniocraea*-*Hypogymnia physodes*-*Chaenotheca ferruginea* - по составу доминирующих видов соответствуют таковым контрольной площади. Отличие заключается в резком снижении разнообразия сопутствующих видов и общего проективного покрытия синузий. Специфична для зоны действия выбросов стадия ***Cladonia coniocraea*-*Hypoclenomyces***

friesii. Высокая устойчивость к загрязнению атмосферы позволяет *Нуросепомусе friesii* занимать значительные площади на стволах в отсутствие конкуренции, причем в буферной зоне образуемые им синузии сравнимы по покрытию с многовидовыми синузиями контрольной территории. Заселение стволов лишайниками происходит в возрасте 40-45 лет (рис.2); однако в буферной зоне встречаются отдельные незаселенные стволы пихты и ели 110- и 120-летнего возраста соответственно. В импактной зоне доля незаселенных стволов колеблется от 30 до 50 % вплоть до 130-летнего возраста. Стадия факультативных эпифитов отличается большей продолжительностью по сравнению с фоновой территорией: на стволах пихты до 80 (в отдельных случаях до 110) лет в буферной зоне, на на стволах ели - до 130 лет. В импактной зоне синузия *Cladonia coniocraea* встречается на 130-140-летних стволах.

После стадии факультативных эпифитов на загрязненной территории следует стадия *Cladonia coniocraea*-*Нуросепомусе friesii*, после чего микросукцессионный процесс идет по схеме, характерной для незагрязненных местообитаний. Заключительная стадия микросукцессий - *Cladonia coniocraea*-*Нурогумния physodes*-*Chaenotheca ferruginea* - в импактной зоне практически отсутствует, в буферной спорадически отмечается на деревьях старше 90 (пихта) - 110 (ель) лет. Резко снижена интенсивность конкурентных отношений: контакты между слоевищами отмечены на стволах старше 90-110 лет, агрессивные отношения единичны (нарастание *Нурогумния physodes* на слоевища *Нуросепомусе friesii* и *Cladonia coniocraea*). Это соответствует общему положению о снижении роли биотических взаимодействий в экстремальных условиях. Также необходимо отметить очевидно менее тесную связь стадий развития эпифитного покрова с возрастом форофита по сравнению с фоновой территорией.

Таким образом, под влиянием выбросов происходит замедление темпов сукцессий эпифитных лишеносинузий и уменьшение количества стадий.

Частично это может объясняться замедлением развития форофита под действием выбросов, однако в целом можно предложить следующий механизм этого явления. Стадии формирования эпифитных лихеносинузий можно представить в виде системы связанных между собой уровней, по мере продвижения по которым уменьшается степень экстремальности среды. Виды "нижнего" уровня (первая стадия микросукцессии) существуют при неблагоприятных микроклиматических условиях, на нестабильной коре, в условиях дефицита жизненного пространства. По мере освобождения нижней части ствола от ветвей и формирования кроны происходит увеличение пространства для заселения, уменьшается влажность, увеличивается освещенность, формируется четкий рисунок стволового стока, стабилизируется кора. Под влиянием дополнительного стресса (загрязнение) организмы стремятся к уменьшению общей нагрузки, заселяя субстраты с наиболее благоприятными условиями. Виды последней стадии, обитающие в оптимальных условиях и представляющие собой, как правило, наиболее чувствительные компоненты лихеносинузий, элиминируются. По мере увеличения нагрузки количество элиминируемых стадий увеличивается вплоть до полного исчезновения эпифитных лишайников. Подобным образом объясняется уменьшение высоты поднятия лишайников по стволам деревьев в условиях загрязнения, переход отдельных видов на более трофные, с большой буферной емкостью субстраты (например, гнилая древесина). Интересно отметить, что картина техногенной трансформации лишайникового покрова в значительной степени соответствует развернутой в пространстве микросукцессии, что свидетельствует о некоторой общности механизмов реагирования сообществ на экстремальные условия местообитания.

Выводы

1. Эпифитные лихеносинузии южнотаежных лесов Среднего Урала характеризуются низким видовым разнообразием; ярко выражена

монодоминантность.

2. Основным фактором формирования эпифитных лишеносинузий является процесс роста форофита и комплекс связанных с ним микроклиматических характеристик. Выделено три основные стадии микросукцессий на стволах пихты и ели. Отклонения от основной схемы определяются микроклиматическими особенностями местообитания. В ходе микросукцессий преобладает процесс внедрения новых видов. Увеличение видовой насыщенности и проективного покрытия в ходе микросукцессий сопровождается ростом агрессивности в межвидовых отношениях. На последней стадии развития эпифитного покрова интенсивность конкуренции снижается.

3. Основными направлениями трансформации эпифитных лишеносинузий в условиях загрязнения сернистым ангидридом и пылью тяжелых металлов являются снижение количества видов, видовой насыщенности, проективного покрытия, высоты поднятия *Hurogymnia physodes* по стволу, увеличение степени варьирования количественных параметров лишеносинузий. В ряде случаев наблюдается смена доминантов. Лишенофлора различных форофитов в зоне действия выбросов в значительной мере утрачивает свою индивидуальность.

4. По степени токситолерантности выделены три группы видов лишайников. К устойчивым отнесено 4 вида, к чувствительным - 7, к очень чувствительным - 9.

5. Под влиянием токсических выбросов происходят существенные изменения процесса формирования лишеносинузий: замедление темпов микросукцессий, появление стадии с доминированием толерантного вида, в ряде случаев - уменьшение количества стадий. Снижается роль возраста дерева как определяющего фактора развития эпифитного покрова. Резко снижается интенсивность межвидовых взаимодействий и их роль в формировании структуры синузий.

6. Кора исследованных хвойных пород деревьев (ели и пихты) обладает высокой аккумулятивной способностью по отношению к тяжелым металлам и может быть использована в условиях района исследования в качестве маркера уровня техногенной нагрузки на сообщества эпифитов. Сорбционная способность коры ели превышает таковую коры пихты. Показана необходимость учета возраста дерева и высоты взятия пробы на стволе при проведении индикационных работ .

7. *Нурогумния physodes* обладает высокой аккумулятивной способностью по отношению к тяжелым металлам. Кратность накопления уменьшается в ряду $Cu > Pb > Cd, Zn$. Количество металлов, аккумулированных в слоевищах *Нурогумния physodes*, не зависит от вида форофита и концентрации металлов в коре, что позволяет предположить незначительность транспорта токсикантов из коры деревьев в слоевища.

8. Дозовые зависимости параметров лишайникового покрова существенно нелинейны и в большинстве случаев имеют S-образный вид. Переход между фоновым и импактным состоянием очень резкий; начинается, когда фоновый уровень загрязнения превышен в 1.5-2.8 раза.

9. Для использования в целях прикладной экологии в промышленных районах Среднего Урала наиболее информативным параметром эпифитного лишайникового покрова является видовая насыщенность. Для этого показателя отмечена максимально тесная связь со степенью загрязнения, высокая чувствительность и минимальное варьирование при одном уровне нагрузки. Также рекомендуется использовать проективное покрытие на основании ствола и информацию о распространении индикаторных видов.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Михайлова И.Н. О выборе показателей для лишайиндикации промышленного загрязнения в условиях Среднего Урала // Проблемы устойчивости биологических систем. Харьков, 1990. С.317-319.

2. Воробейчик Е.Л., Михайлова И.Н., Усолкина Е.В., Фарафонов М.Г. Пространственные эффекты при оценке техногенных нарушений экосистем // Экологические проблемы охраны живой природы. М., 1990. Ч.III. С.197-198.
3. Михайлова И.Н. Возможности использования характеристик лишайниковых группировок для индикации аэротехногенного загрязнения // Споры растений Крайнего Севера России. Сыктывкар, 1993. С.72-83.
4. Михайлова И.Н. Сообщества эпифитных лишайников // Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург, 1994. С.210-216.
5. Михайлова И.Н. Формирование эпифитных лишайников в условиях аэротехногенной нагрузки // Биота Урала. Екатеринбург, 1994. С. 33-34.
6. Михайлова И.Н. Динамика химического состава субстрата эпифитных лишайников в зоне действия медеплавильного комбината // Механизмы поддержания биологического разнообразия. Екатеринбург, 1995. С.103-105.
7. Михайлова И.Н. Сукцессии эпифитных лишайников в условиях химического загрязнения // Труды Пятой молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге. Санкт-Петербург, 1995. С.72-75.
8. Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. Эпифитные лишайники в условиях химического загрязнения: зависимости доза-эффект // Экология. 1995. N6. С.455-460.
9. Vorobeychik E.L., Mikhailova I.N., Khantemirova E.V. Estimation of the toxic load critical levels for the forest ecosystems // Sustainable development: environmental pollution and ecological safety. V.1. Dnipropetrovsk: Dnipropetrovsk State University, 1995. P.54-55.