

Академия наук СССР
Уральский научный центр
Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

МАГОМЕДОВА Маргарита Алексеевна

СУКЦЕССИИ СООБЩЕСТВ ЛИТОФИЛЬНЫХ ЛИШАЙНИКОВ
В ВЫСОКОГОРЬЯХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

03.00.05 - ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск, 1980

Работа выполнена в лаборатории экологии растений и геоботаники Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР.

Научный руководитель - доктор биологических наук,
профессор Горчаковский П.Л.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор Андреев В.Н.,
кандидат биологических
наук Мартин Ю.Л.

Ведущая организация - Тартуский государственный
университет.

Защита диссертации состоится "20" мая 1980г. в "14" часов
на заседании специализированного совета Д 002.05.01 по защите
диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Инсти-
туте Уральского научного цент-
ра (Тарту, 202).

в библиотеке института.

ск 1980г.

Гова М.Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность тем. Изучение закономерностей формирования и развития растительных сообществ относится к числу важнейших проблем современной геоботаники. Особый интерес представляет выявление ранних этапов завоевания растениями обнаженного субстрата. В высокогорных районах таким субстратом обычно являются обнажения массивно-кристаллических пород. Генетический ряд сукцессий при зарастании каменистого субстрата в высокогорьях и Арктике связан с изменением субстрата в процессе выветривания и почвообразования (Александрова, 1956; Горчаковский, 1975). Вследствие этого большое значение приобретает сопряженное изучение сукцессионных стадий и степени выветрелости породы, особенно при исследовании динамики эпилитной лишайниковой растительности. Однако специальных исследований, непосредственно связывающих формирование лишайниковых сообществ с процессами выветривания, не проводилось.

Цель и задачи исследования. Целью нашего исследования было изучение закономерностей формирования лишайникового покрова на обнажениях массивно-кристаллических пород в горных тундрах Северного Урала. В процессе работы решались следующие задачи: выявить и охарактеризовать стадии формирования сообществ на двух горных породах; разработать методику определения фитомассы накипных лишайников; проследить изменение состава, структуры и продуктивности сообществ лишайников на разных стадиях сукцессий.

Район работ. Сукцессии литофильных лишайниковых сообществ изучались в горных тундрах Северного Урала на массиве Косвинский Камень на высоте 700–1500 м над уровнем моря. Выбор района обусловлен наличием многочисленных скалистых обнажений, разрушающихся процессами выветривания; сочетанием двух пород, различающихся химическим составом, структурой, выветриваемостью и характером лишайникового покрова; отсутствием интенсивной хозяйственной деятельности человека; наличием флористической основы для начала лишайноценологических работ (Волкова, 1966, 1970, 1979).

Материал для диссертационной работы собирался во время полевых сезонов 1975, 1976, 1977 годов.

Научная новизна работы заключается в выявлении последовательности зарастания лишайниками обнажений ультраосновных пород в высокогорьях в связи со степенью выветрелости породы. Впервые установлены различия в формировании лишайникового покрова в зависимости от физических и химических свойств пород и характера их выветривания. Для относительной датировки субстрата использовано определение степени выветрелости породы в сочетании с лишайноценометрией. Впервые для горных тундр показано изменение фитомассы лишайников в ходе сукцессий. Разработана методика оценки запаса фитомассы накипных лишайников, определена структура фитомассы эпилитных лишайниковых синузий.

Практическая значимость. Материалы по динамике лишайниковых сообществ представляют интерес в связи с проблемой освоения и комплексного использования природных ресурсов высокогорий. Выявленная высокая чувствительность лишайников к условиям среды может лежать в основе использования этих растений в качестве индикаторов, в частности, для индикации инженерно-геологических условий.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на УП (Петрозаводск - июнь 1976) и УШ (Апатиты - июль 1979 г.) Всесоюзных симпозиумах "Биологические проблемы Севера", на конференциях молодых ученых Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в 1976, 1977, 1978, 1979 годах; на УП Всесоюзном совещании по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий (Новосибирск, 1977 г.); на конференции "Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала". (Челябинск - 1978 г.); на У Закавказской конференции по спорным растениям (Баку, 1979).

Публикации. По теме диссертации опубликованы четыре работы.

Объем работы. Диссертационная работа изложена на 236 страницах машинописного текста и состоит из введения, пяти глав, выводов и списка растений, упомянутых в тексте. Иллюст-

рирована 34 таблицами, 22 рисунками. Список литературы включает 337 наименований (179 отечественных, 158 иностранных).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. КРАТКИЙ ОЧЕРК ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Косьвинский Камень является частью Кытлымского горного массива, расположенного в зоне современного водораздела южной части Северного Урала. Он представляет собой обособленную, округлую гору с абсолютной высотой 1519 м над уровнем моря. Склоны горы крутые, покрыты крупноглыбовыми россыпями. Солифлюкция, морозное и подснежное выветривание приводят к формированию нагорных террас.

Породы, слагающие Косьвинский Камень, относятся к группе ультраосновных. Дунит - плотная мономинеральная оливиновая порода - в коренных выходах покрыт толстой светло-желтой коркой выветривания, при выветривании обнаруживает плитчатую отдельность. Пироксениты от дунита легко отличаются макроскопически. Это зернистая порода зеленовато-серого цвета, в меньшей степени подверженная выветриванию. Впадины корки выветривания сложены оливином, а выступы пироксеном и титаномагнетитом. Господствующее на Косьвинском Камне морозное выветривание обуславливает образование глыбового элювия. Размер элювиальных глыб колеблется от 10-15 см до 1,5-2 м в диаметре. Между глыбами иногда наблюдается скопление суглинка, образующегося при выветривании, но находящегося уже не в элювиальном залегании. Мощность таких суглинистых отложений не превышает 20 см.

Климат высокогорий Северного Урала отличается суровостью. Средняя многолетняя годовая температура ниже нуля. Характерны резкие суточные колебания температуры, часты летние заморозки. Над Северным Уралом в течение всего года преобладают циклонический тип циркуляции, ветры западного направления. Годовое количество осадков в наиболее высоких местах Урала превышает 800 мм (Кувшинова, 1968), велика облачность. Повторяемость пасмурной и дождливой погоды летом в горных тундрах достигает 48-53% (Фамелис, 1977). По наблюдениям И.К. Булатовой (1978), относительная влажность воздуха за вегетационный период в среднем равна 80%.

Кытлымский массив находится в бореально-лесной (таежной) зоне на границе подзон северной и средней тайги (Горчаковский, 1965). Для растительности района характерна четко выраженная высотная поясность. Прослеживаются следующие высотные пояса: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый с фрагментами холодных гольцовых пустынь (Горчаковский, 1975).

Мы изучали первичные лабильные сообщества на россыпях и останцах, каменистые и лишайниковые тундры.

П. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБЪЕМ ВЫПОЛНЕННЫХ РАБОТ

Отбор образцов проводился методом случайной выборки. В качестве пробной площади рассматривали горные тундры массива в целом.

Описание лишайниковых сообществ. Для учета фитоценологических показателей пользовались квадрат-сеткой размером 25×25 см. В бланке описания отмечалось местоположение пробной точки, подробно характеризовалось местообитание - порода, характер ее залегания, степень выветрелости, ориентация и крутизна описываемой поверхности, окружающая растительность.

Выявлялся видовой состав. Для каждого вида в поле определялась встречаемость, покрытие, при возможности количество особей, их размер, жизненное состояние, конкурентоспособность. Анализ взаимоотношений проводился с использованием коэффициента агрессивности (Мартин, 1968).

Определение фитомассы накипных лишайников. При определении фитомассы накипных лишайников исходили из определения покрытия вида в сообществе и измерения массы лишайника на единицу поверхности слоевища. Отбирались куски породы со слоевищем лишайника одного вида. Слоевища отделяли от породы отжигом в муфельной печи или растворением в концентрированной серной кислоте. После обработки порода взвешивалась и по разнице с весом до отжига устанавливалась фитомасса лишайника.

Высчитывалась фитомасса на 1 см^2 и $6,25 \text{ см}^2$ (1% покрытия при использовании учетных площадок 25×25 см). Точность определения фитомассы 10-15% мы считали достаточной, т.к. в этих же пределах находится и статистическая ошибка определения покрытия видов.

Определение фитомассы лишайниковых сообществ. Фитомасса накипных лишайников определялась косвенным методом, описанным выше. Листоватые лишайники отделяли от субстрата, взвешивали в воздушно-сухом состоянии, предварительно разделив по видам. Фитомассу кустистых лишайников определяли традиционным методом, аналогичным методу укусов. Их также разбирали по видам и взвешивали в воздушно-сухом состоянии. Фитомассу оценивали с учетом общих требований, необходимых для получения достоверных данных по биологической продуктивности (Василевич, 1969 б).

Определение степени выветрелости породы. При определении степени выветрелости породы для относительной датировки стадий руководствовались работой Н.В. Коломенского (1952). Кроме указанных в таблице 1, использовали следующие показатели: цвет поверхности, толщина измененного слоя, длина, глубина и ширина трещин, наличие скрытых трещин, пористость, коэффициент выветрелости. В зависимости от толщины слоя мелкозема выделяли четыре стадии: А - менее 2 см, В - 2-5 см, С - 6-10 см, Д - более 10 см.

Выделение и изучение сукцессионных стадий. Для выявления сукцессионных смен в горных тундрах Северного Урала использовали метод экологических рядов. Основным фактором, вызывающим сукцессионные смены растительности на обнажениях массивно-кристаллических пород в горных тундрах Северного Урала является изменение степени выветрелости породы, трансформация рельефа (Горчаковский, 1975). Выделение и исследование этапов сукцессий сообществ литофильных лишайников отражает ход процессов выветривания и, по классификации С.В. Викторова (1971, 1976), относится к стадийно-синхронной индикации ландшафтных процессов.

Для относительной датировки использовали лишеноценометрические данные и определение степени выветрелости породы. Первоначальное выделение стадий осуществлялось в поле. Обработка описаний выполнена вручную. При группировании описаний проведена проверка правильности выделения стадий. Для этого мы воспользовались методом, предложенным В.И. Василевичем (1962, 1969а).

Для изучения состава и структуры лишайниковых сообществ сделано и проанализировано 463 описания. Для определения фито-

Таблица I

Оценка степени выветрелости породы

Тип субстрата	г л и б м				щ е б е н ь			
	5 м 25 см	2 м 15 см	1 м 10 см	50 см	10 см	5 см	2 см	< 2 см
Степень выветривания	I	2	3	4	5	6	7	8
Характер поверхности	гладкая	шероховатая	гранулированная	ячугал	гладкая	шероховатая	гранулированная	ямчатая
Кристаллы (для порфосилитов)	не вырваны	не отделяются	с трудом отделяются	отделяются				
Прочность (для дунитов)	с трудом раскалывается	легко раскалывается	легко раскалывается		разламывается руками	разламывается	разламывается пальцами	
Углы	острые	острые	закругленные	круглые		острые		закругленные
Трещины:								
характер стенок	гладкие	шероховатые	гранулированные					
характер краев	острые	острые	закругленные	круглые				
заполнение	отсутствует	частичное	частичное или полное	мелкозем и лигниты				
состав			мелкозем					

массы кустистых лишайников разобрано 236 проб, фитомасса определена для 15 видов накипных лишайников. С этой целью исследовано 413 образцов. Замеров слоевищ накипных лишайников сделано 6760, слоевищ листоватых 1746, кустистых 18420. Определено число ветвлений на 5004 подециях представителей рода *Cladonia*.

III. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА

Исследовали, как зависит видовой состав и покрытие лишайников от высоты над уровнем моря, ориентации склона, ориентации и крутизны поверхности, на которой формируется лишайниковая группировка.

Зависимость от высоты над уровнем моря. При сравнении использовано 54 описания лишайниковых группировок, сделанных на высоте 1500, 1300 и 1100 м. В результате анализа полученных данных при выделении и изучении сукцессионных стадий объединили материал, собранный на высотах от 1100 до 1300 метров над уровнем моря. В привершинной части суровые условия и замедленное выветривание в значительной степени сдерживают развитие лишайниковых сообществ.

Зависимость от ориентации склона. Установлено, что на число видов накипных лишайников ориентация склона не влияет. Покрытие накипных форм больше на поверхностях останцов, обращенных к западу. Число видов и покрытие листоватых лишайников больше на южном склоне. Покрытие кустистых лишайников больше на восточном и западном склонах.

Эпигейные лишайниковые сообщества на крутых западном и северном склонах Косьюинского Камня фрагментарны. На восточном склоне лишайниковые тундры занимают значительные площади. Покров лишайников хорошо развит, плотный, в нем представлено большее число видов.

Для изучения сукцессионных изменений в лишайниковых группировках мы избрали восточный склон как более разнообразный по местообитаниям и удобный для работы.

Зависимость от ориентации поверхности глыб. На восточном склоне Косьвинского Камня на высоте 1300 м на пироксенитах изучали зависимость лишайниковых группировок от ориентации поверхностей, на которых они формируются. Проанализировано 75 описаний. При выделении сукцессионных стадий использовали описания с поверхностями северной, восточной и южной ориентации. Описания с поверхностями, обращенных на запад из обработки исключили – затененность и влияние движущихся вниз по склону воды и снега обусловили низкое покрытие и число видов лишайников.

На дунитовом отроге восточного склона (плече) для выяснения зависимости видового состава и покрытия лишайниковых группировок от ориентации было сделано 64 описания. Достоверных различий в числе видов на склонах плеча разной ориентации установить не удалось. Видовая насыщенность на всех склонах равна 5. Обнаружены статистически достоверные различия в покрытии лишайников на склонах северном (27%) и восточном (30%) с одной стороны и западном (34%) и южном (36%) с другой. Между северным и восточным, а также южным и западным склонами различия в покрытии лишайниковых группировок незначительны. Литофильные лишайники оказались чуткими индикаторами ландшафтных различий – известно, что западные мезосклоны несколько теплее восточных и по ландшафтным признакам находятся ближе к южным (Щербаков, Кириллова, 1970).

Эпигейные лишайниковые сообщества, формирующиеся на дунитах, мы изучали на северном и южном склонах плеча Косьвинского Камня. Сообщества южного склона в связи с меньшим иссушающим действием ветра отличаются меньшей плотностью дернины, большим участием кладин.

Зависимость от крутизны поверхности глыб. На пироксенитах для анализа использовано 116 описаний с поверхностями горизонтальных и с углом наклона 15°, 30°, 45°, 60°, 75°, 90°, 106°, 120°. В анализ сукцессионных изменений не включены описания лишайниковых группировок с поверхностями горизонтальных и с уклоном 90° и более. Горизонтальные поверхности отличаются большим покрытием листоватых лишайников, значительной видовой насыщенностью. На поверхностях с уклоном 90° и более ма-

лое число видов, низкая видовая насыщенность, меньше покрытие, отсутствуют листоватые и кустистые формы. С увеличением крутизны до 75° растет поступление прямой солнечной радиации (Щербаков, 1976), с чем, очевидно, связано и увеличение покрытия лишайников.

Различий в числе видов и покрытии группировок на дунитах в зависимости от крутизны не обнаружено.

Проведенное исследование продемонстрировало высокую чувствительность лишайниковых сообществ к условиям среды и позволило выделить экологические разности при анализе сукцессионных изменений.

IV. ХАРАКТЕРИСТИКА СУКЦЕССИОННЫХ СТАДИЙ

1. Особенности зарастания и флористические различия лишайникового покрова на дунитах и пироксенитах

Из зарегистрированных в описаниях видов лишайников только на дунитах встречается 14. Среди них 10 видов накипных, 3 вида листоватых и один кустистый. Общими с пироксенитами являются 40 видов. В том числе 14 накипных, 9 видов листоватых и 17 видов кустистых лишайников. Только для пироксенитов характерно 20 видов накипных, 30 видов листоватых (в том числе все 14 видов семейства *Umbilicariaceae* и др.), 24 вида кустистых лишайников (в том числе 18 видов *Cladonia*).

Установлены различия в покрытии 26 видов лишайников вдоль генетического перехода от дунитов к пироксенитам на восточном склоне Косьвинского Камня. Сопоставление полученных результатов с данными об изменении химического состава пород (Ефимов, Ефимова, 1967) свидетельствует о большом значении химических свойств субстрата для лишайников, а также о роли некоторых элементов и их сочетаний (рис. 1).

Влияние скорости и типа выветривания породы, изменения ее свойств в процессе выветривания рассматривается в связи с выделением сукцессионных стадий в соответствии со степенью выветрелости.

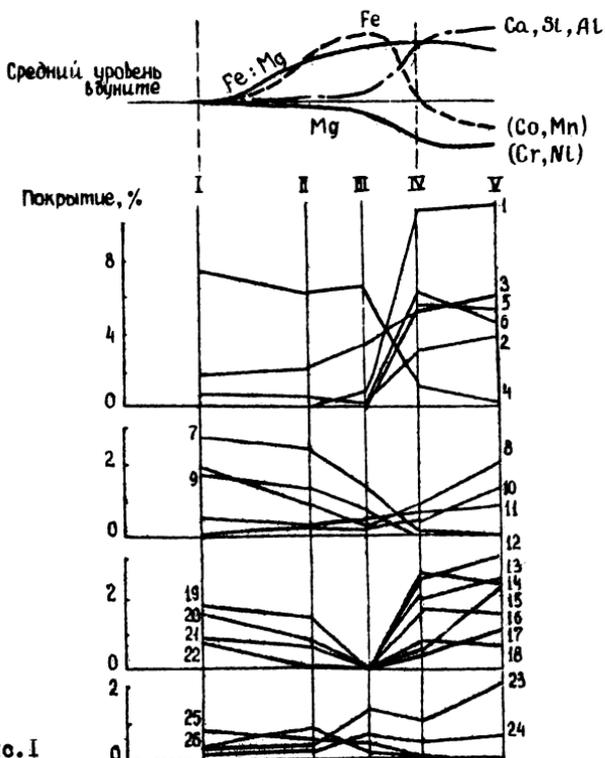


Рис. I

Изменение покрытия некоторых видов лишайников вдоль генетического перехода от дунитов к пироксенитам (изменение химического состава пород по Ефимову, Ефимовой, 1967, стр. 118):

I - типичные дуниты, II - переход от типичных дунитов к метадунилам, III - метадунилы, IV - пироксениты в зоне контакта с метадунилами, V - типичные пироксениты; 1 - *Rhizocarpon geographicum*, 2 - *Leocnora polytrpa*, 3 - *Lecidea pantherina*, 4 - *Aspicillia caesiocinerea*, 5 - *Lasallia pennsylvanica*, 6 - *Lasallia pustulata*, 7 - *Placynthium nigrum*, 8 - *Pertusaria lactea*, 9 - *Gasparrinia elegans*, 10 - *Lecidea dicksonii*, 11 - *Rhizocarpon atroflavescens*, 12 - *Cetraria hepaticum*, 13 - *Sphaerophorus fragilis*, 14 - *Haematomma ventosum*, 15 - *Lecidea flavocerulea*, 16 - *Leocnora badia*, 17 - *Umbilicaria proboscidea*, 18 - *Umbilicaria cylindrica*, 19 - *Physcia caesia*, 20 - *Caloplaca* sp., 21 - *Aspicillia cinerea*, 22 - *Buellia badia*, 23 - *Lecidea confluens*, 24 - *Rhizocarpon eupetrasum*, 25 - *Rhizocarpon atroalbescens*, 26 - *Candelariella vitellina*.

2. Оценка индикационной роли фитоценологических показателей

Для определения индикационного значения видового состава, числа видов, характера их размещения, покрытия лишайников мы проанализировали изменение этих показателей на породе разной степени выветрелости. При изменении пористости от 4,0 до II,0, а коэффициента выветрелости от 22 до 58% мы смогли пронаблюдать значительную перестройку сообществ лишайников (рис.2). Это может свидетельствовать о том, что выделение сукцессионных стадий в зависимости от степени выветрелости нерасчлененной до щебня породы в сообществах накипных лишайников имеет под собой объективную основу и различия в составе и строении сообществ вызваны не столько ценологическими факторами, сколько преобразованием субстрата.

Различия во флористическом составе служат одним из основных индикационных признаков. На основе наших данных мы делаем вывод о том, что набор видов-инициаторов сукцессии строго определен свойствами субстрата. Возможность внедрения новых видов в лишайниковое сообщество зависит не только от наличия свободной территории и конкурентной способности вида, но и от степени выветрелости породы.

Использование покрытия без учета видового состава и участия видов не может быть достаточно точным показателем сукцессионной продвинутости сообщества. При медленном разрастании таких видов как *Aspicilia caesiocinerea*, *Leocidea pantherina* группировка с их доминированием и достаточно высоким покрытием, вероятно, имеет значительный возраст, поскольку увеличение покрытия имеет тесную взаимосвязь с увеличением возраста субстрата (Orwin, 1970). Внедрение новых видов в эту группировку задерживается свойствами породы.

Значительные изменения претерпевает характер размещения видов. При пористости 4,0 мы наблюдаем крупные слоевища, расположенные отдельными пятнами, при пористости II, I лишайниковый покров представляет собой смесь мелких фрагментов слоевищ разных видов.

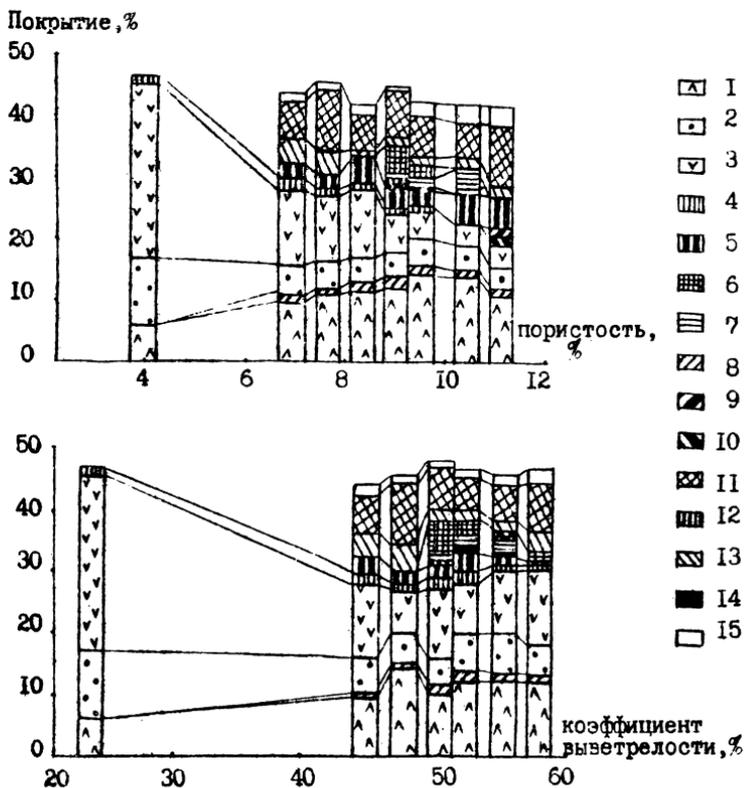


Рис.2 Изменение строения лишайниковых сообществ в связи с изменением пористости и коэффициента выветрелости дунита.
 1 - *Aspicilia caesiocinerea*, 2 - *Placynthium nigrum*,
 3 - *Lecidea pantherina*, 4 - *Rhizocarpon euretiaeum*,
 5 - *Rhizocarpon atroflavescens*, 6 - *Caloplaca* sp., 7 -
Aspicilia alpina, 8 - *Lecanora polytropa*, 9 - *Buellia*
badia, 10 - *Lecidea confluens*, 11 - *Gasparrinia elegans*,
 12 - *Pertusaria lactea*, 13 - *Candelariella vitellina*,
 14 - *Lecidea dicksonii*, 15 - *Physcia caesia*.

Последнее осложняет интерпретацию данных об изменении размеров слоевищ. Признак этот также зависит от конкурентоспособности вида. Связь размера слоевищ с возрастом не вызывает сомнений, но основывать датировку субстрата только на этом признаке вряд ли возможно.

Полученные нами данные свидетельствуют о необходимости использования при датировке всестороннего лихеноценометрического анализа.

3. Стадии формирования лишайникового покрова

В высокогорьях Северного Урала на массиве Косьвинский Камень мы проследили формирование лишайниковых сообществ на дунитах и пироксенитах. Развитие лишайниковой растительности на этих горных породах происходит по-разному, в соответствии с чем выделено две сукцессионные серии. В обеих сериях на основе определения степени выветрелости породы и применения лихеноценометрического метода выделено по девяти стадий.

ДУНИТЫ

Стадия 1. *Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea*

Глыбы дунита с гладкой поверхностью, острыми углами, очень прочные относятся к стадии выветривания 1.

Размещение лишайников явно зависит от наличия неровностей на поверхности глыб. Контактлов между слоевищами нет. Много стерильных слоевищ. Группировки характеризуются флористической неопределенностью.

Стадия 2. *Gasparria elegans* - *Placynthium nigrum* -

- *Lecidea pantherina* - *Aspicilia caesiocinerea*

Порода отличается прочностью. Глыбы с шероховатой поверхностью, острыми углами и краями трещин. Стадия выветривания - 2. Доминируют *Aspicilia caesiocinerea*, *Lecidea pantherina*, *Placynthium nigrum*, *Gasparria elegans*. Много стерильных слоевищ. Внедрение новых видов приурочено к трещинам.

Стадия 3. *Lecidea pantherina* - *Placynthium nigrum* -

Aspicilia caesiocinerea

Порода находится в стадии выветривания 3 - раскалывается молотком, поверхность шероховатая, края трещин и углы закругленные. *Gasparria elegans* поселяется в этой стадии преимущественно на слоевищах других лишайников и подвергается эрозии.

Стадия 4. *Placynthium nigrum* - *Aspicilia caesiocinerea*

Поверхность дунитовых глыб ямчатая. Порода довольно легко раскалывается молотком и расщеляется по трещинам. Края трещин и углы глыб округлые. Стадия выветривания - 4.

Отчетливо прослеживается концентрация и ожесточенная конкуренция лишайников вдоль трещин. На этой стадии отмечены достоверные различия в покрытии разных видов в зависимости от ориентации.

Стадия 5. *Gasparria elegans* - *Placynthium nigrum* -
- *Aspicilia caesiocinerea*

Стадия выветривания породы - 5. Дунит разбит трещинами на блоки толщиной около 2 см и диаметром около 10 см. От удара молотка они довольно легко раскалываются. Куски породы по трещинам расходятся.

На этой стадии начинается деструкция лишайникового покрова. Несколько сокращается общее покрытие. В ряде группировок размещение лишайников можно назвать диффузным - это мозаика мелких фрагментов слоевищ.

Стадия 6. *Caloplaca* sp. - *Placynthium nigrum* -
- *Aspicilia caesiocinerea*

Порода расщеляется и дробится. Формируется щебень диаметром около 5 см с острыми краями, с шероховатой или гладкой поверхностью. Появляются прожилки мелкозема. Стадия выветривания - 6А.

В связи с разрушением субстрата происходит дальнейшая деструкция лишайникового покрова. Покрытие всех видов резко уменьшается. В первую очередь - у видов, тяготеющих к трещинам. Появляются кустистые лишайники.

Эта стадия завершает изменение лишайникового покрова в ходе сукцессий в пределах первичных лабильных сообществ.

Стадия 7. *Alectoria ochroleuca* - *Cladina arbuscula* -
- *Cetraria laevigata*

Субстрат представляет собой шероховатый щебень с острыми краями размером от 5 до 2 см в сочетании с тонким слоем мелкозема - стадия выветривания 7А.

Подвижность субстрата приводит к полной деструкции слоевищ накипных лишайников. В сравнении с каменистыми тундрами на пироксенитах здесь больше участие высших растений и отсутствует моховая дернина.

Стадия 8. *Cladina arbuscula* - *Cetraria laevigata* -
- *Alectoria ochroleuca*

На дунитовом щебне размером около 2 см с закругленными краями и тонким слоем мелкозема - стадия выветривания 7В - формируется лишайниковая тундра с *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria laevigata*, *Cladina arbuscula* в качестве доминантов и покрытием около 50%.

Стадия 9. *Cladina arbuscula* - *Alectoria ochroleuca* -
- *Cetraria laevigata*.

На щебне размером около 2 см с закругленными краями, который разламывается руками или очень легко раскалывается молотком и мелкоземе значительной мощности (5 и более см) - стадия выветривания 8С-8Д - формируется кустарничково-лишайниковая тундра. Покрытие менее 50%. Лишайники разрастаются куртинами.

Этим этапом завершается сукцессионная серия зарастания лишайниками дунитов.

ПИРОКСЕНИТЫ

Стадия 1. *Lecanora polytrora* - *Rhizocarpon geographicum*

На острогранных глыбах с гладкой поверхностью (стадия выветривания 1) единичные мелкие, часто стерильные слоевища *Rhizocarpon geographicum*, *Lecanora polytrora* поселяются в микроуглублениях породы, контактируют крайне редко.

Стадия 2. *Lecidea pantherina* - *Rhizocarpon geographicum*

На глыбах с шероховатой не измененной по цвету поверхностью, острыми углами, острыми краями незаполненных трещин (стадия выветривания 1-2) формируются группировки с резко выраженным доминированием *Rhizocarpon geographicum*. Наи-

более полно представлено на этой стадии семейство Lecideaceae. Отмечается присутствие в группировках слабо развитых стерильных слоевищ.

Стадия 3. *Lecidea flavocoeruleoens* - *Lecidea pantherina* - *Rhizocarpon geographicum*

Поверхность глыб шероховатая, иногда с выступающими острыми гранями минералов, по цвету не изменена. Углы и края трещин слегка закругленные. Трещины частично заполнены крупными кристаллами породы с острыми гранями. Стенки трещин шероховатые. Стадия выветривания - 2.

Доминирование по покрытию сохраняют *Rhizocarpon geographicum*, *Lecidea pantherina*. Обнаруживается присутствие стерильных слабо развитых слоевищ. На этой стадии существуют различия в составе группировок в зависимости от ориентации и крутизны поверхности.

Стадия 4. *Umbilicaria proboscidea* - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina*.

Поверхность глыб гранулированная, кое-где порывшаяся. Кристаллы минералов с острыми гранями, не выкрашиваются. Углы глыб и края трещин закругленные. Трещины заполнены примерно наполовину мелкоземистым материалом с примесью твердых кристаллов. Стадия выветривания - 3. Условно эту стадию можно назвать - *Umbilicariaceae*. Представители этого семейства достигают значительного развития, являясь самым активным компонентом группировок. Резко уменьшается встречаемость стерильных слабо развитых слоевищ накипных лишайников.

Стадия 5. *Parmelia centrifuga* - *Haematomma ventosum* - *Rhizocarpon geographicum* - *Lecidea pantherina*.

Глыбы пироксенита имеют гранулированную поверхность, порывшую местами. Кристаллы минералов хорошо выражены, с трудом поддаются выкрашиванию. Углы глыб и края трещин округлые. Трещины на две трети заполнены мелкоземистым материалом. Стадия выветривания 3-4.

Доминируют *Lecidea pantherina*, *Rhizocarpon geographicum*, *Haematomma ventosum*, *Parmelia centrifuga*.

К числу субдоминантов следует отнести *Lasallia pustulata* и *L. pennsylvanica*. Широко представлено семейство *Parmeliaceae*.

В группировках его представители наиболее активны.

Стадия 6. *Parmelia centrifuga* - *Lecidea pantherina* -
- *Haematomma ventosum*

На глыбах с рыжими пятнами, выкрашивающимися кристаллами минералов, округлыми углами (стадия выветривания 4). Трещины имеют круглые края, гранулированные поверхности, они заполнены мелкоземистым материалом и зарастают листоватыми лишайниками. Часто в трещинах появляются кустистые лишайники. Наибольшего разнообразия достигают листоватые лишайники, но они уже не являются самым активным компонентом в группировках. На поверхности глыб появляются *Sphaerophorus fragilis* и дернинки *Rhacomitrium lanuginosum*. На ракомитриуме поселяется *Alectoria ochroleuca*.

Стадии с 1 по 6 включительно мы относим к этапам формирования лишайникового покрова в пределах первичных лабильных сообществ.

Стадия 7. *Alectoria ochroleuca*

На выветрелой породе в стадии 4 разрастается моховая дернина и с ней кустистые лишайники. Мохово-лишайниковая дернина задерживает мелкозем, но слой его еще не выражен, встречается пятнами, толщина в среднем 0,7 см, максимальная - 4 см. Стадия выветривания - 4А.

Эта стадия в динамической классификации горных тундр соответствует каменистым горным тундрам. Доминирование переходит к кустистым лишайникам, хотя в ряде группировок значительно покрытие накипных и листоватых форм. Среди кустистых лишайников безраздельно господствует *Alectoria ochroleuca*. Встречаются кустистые лишайники рода *Cladina* в стадии накопления прироста.

Стадия 8. *Cetraria laevigata* - *Cladina arbuscula*

На выветрелой породе в стадии 4В со слоем мелкозема более 2 см формируется лишайниковая тундра.

Доля участия отдельных видов в группировках на этой стадии зависит от условий местообитания. Цетрариевые тундры встречаются на крутых западном и северном склонах, а также в привершинной части. Алекториевые тундры менее распространены и встречаются в бесснежных и обдуваемых местах на перегибах тер-

рас. Кладониевые тундры обычны на восточном склоне Косьвинского Камня.

Стадия 9. *Cladina rangiferina* - *Cladina arbuscula*

На выветрелой породе в стадии 4С-4Д в травяно-кустарничково-лишайниковой тундре доминируют *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*. Участие всех других видов лишайников заметно уменьшается. Эта стадия завершает цепь сукцессионных смен при зарастании пироксенитов, где господствующим компонентом растительного покрова являются лишайники.

В ходе последующих сукцессионных изменений растительности на дунитах и пироксенитах лишайники уступают место кустарничкам и травам.

По площадям и протяженности элементов сукцессионного ряда на профиле на дунитах максимально представлены сообщества более продвинутых стадий формирования лишайниковых сообществ. На пироксенитах в связи с общей подвижностью субстрата на крутых склонах Косьвинского Камня заключительные стадии занимают небольшие площади. Максимально представлены сообщества четвертой, пятой и шестой стадий. Инициальных группировок мало.

У. ИЗМЕНЕНИЕ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ ЛИШАЙНИКОВЫХ СООБЩЕСТВ В ХОДЕ СУКЦЕССИИ

Общим для двух серий является преобладание процесса внедрения новых видов и отсутствие процесса их выпадения на первых стадиях формирования лишайникового покрова (табл. 2, 3). Набор видов ограничен свойствами субстрата. После четвертой стадии на дунитах преобладает процесс выпадения видов, связанный с разрушением породы до щебня. На пироксенитах выпадение видов после пятой стадии обусловлено внедрением кустистых лишайников. На шестой и седьмой стадиях на дунитах в связи с формированием сообществ кустистых лишайников происходит некоторое увеличение количества видов.

В изменении числа видов на единицу площади наблюдаются в целом те же тенденции, что и в изменении флористического богатства: видовая насыщенность увеличивается на первых стадиях и несколько снижается на последних в связи с переходом к сооб-

Таблица 2

Сукцессионные изменения в лишайниковых сообществах на дунитах

Стадии сукцессии	Видовое разнообразие				Видовая насыщенность	Число видов разных морфологических типов			Число конкурентов			Покрывание (%)	Литомасса г/м ²
	Всего видов	остатка	выпадает	внедряется		накипных	листоватых	кустовых	сильных	средних	слабых		
1	8	-	-	8	3	7	1	-	1	2	5	5	17
2	12	8	-	4	4	11	1	-	1	6	5	16	52
3	20	12	-	8	5	17	3	-	2	7	11	34	106
4	27	17	3	10	8	16	10	1	4	12	11	48	143
5	16	14	13	2	7	13	2	1	0	8	8	37	113
6	19	13	3	6	6	11	2	6	1	8	10	10	38
7	13	5	14	8	6	-	-	13	1	5	7	13	119
8	21	12	1	9	7	2	3	16	0	9	12	54	363
9	19	16	5	3	6	-	2	17	0	7	12	42	616

Таблица 3

Сукцессионные изменения в лишайниковых сообществах на пироксенитах

Стадии сукцессии	Видовое разнообразие				Видовая насыщенность	Число видов различных морфологических типов				Число конкурентов			Покрытие (%)	Фитомасса г/м ²
	Всего видов	остается	выпадает	внедряется		накипных	листоватых	кустичных	оливных	средних	слабых			
1	3	-	-	3	2	3	-	-	-	-	2	3	5	7
2	9	3	-	6	4	9	-	-	1	6	2	6	30	63
3	24	9	-	15	6	22	2	-	6	10	8	10	41	91
4	38	19	5	19	7	23	15	-	11	13	14	13	62	148
5	54	31	7	23	10	21	33	-	14	20	20	20	68	156
6	43	30	24	13	11	15	23	5	5	20	18	20	72	164
7	47	23	20	24	9	11	11	25	0	12	35	12	74	282
8	40	17	30	23	8	2	5	33	0	6	34	6	82	805
9	14	14	26	-	6	-	-	14	0	6	8	6	81	700

цествам кустистых лишайников, слагаемых небольшим числом видов. В лишайниковых сообществах, формирующихся на пироксенитах, различия более четкие, флористическая насыщенность больше. Сообщества на дунитах отличаются неопределенностью видового состава.

В ходе сукцессий лишайниковых сообществ на обнажениях ультраосновных пород в горных тундрах Северного Урала происходит смена накипных форм листоватыми, а затем кустистыми, обусловленная изменением степени выветрелости породы. На дунитах эта последовательность выражена менее ярко - с нарушением стабильности субстрата листоватые формы выпадают. На пироксенитах более четко прослеживается смена жизненных форм. В этой серии ценоотические факторы имеют большее значение.

По этой же причине более характерны для сообществ лишайников, формирующихся на пироксенитах, агрессивные отношения между лишайниками. В обеих сериях агрессивность растет по мере увеличения количества видов и покрытия. На пироксенитах особенно обостряются отношения между лишайниками на четвертой и пятой стадиях с появлением и увеличением числа видов листоватых лишайников, которые поселяются главным образом на слоевищах накипных. На шестой и седьмой стадиях по мере разрастания листоватых и появления кустистых форм все накипные лишайники утрачивают конкурентные способности и вытесняются из сообщества конкурентно активно, но непосредственно между кустистыми формами агрессивные отношения не имеют массового распространения. На дунитах агрессивность увеличивается в течение первых четырех стадий. Расчленение субстрата, приводящее к выпадению многих видов, разрушает сообщество, сокращает число возможных отношений. С образованием сомкнутого покрова кустистых лишайников вновь создаются условия для конкуренции, однако случаев прямого действия одного слоевища лишайника на другое немного. Большее значение имеет, как и на пироксенитах, уплотнение дернины и изменение условий увлажнения.

В ходе сукцессий на дунитах покрытие возрастает в течение первых четырех стадий в связи с формированием покрова накипных лишайников (табл. 2). Снижение покрытия на последующих ста-

диях обусловлено нарушением сообществ из-за разрушения субстрата. Вновь увеличивается покрытие с формированием покрова кустистых лишайников. На девятой стадии его снижение связано с внедрением высших растений. На пироксенитах покрытие последовательно увеличивается в ходе сукцессий от 5 до 82% (табл. 3). На девятой стадии также начинается внедрение высших растений и покрытие лишайников уменьшается. По сравнению с дунитами на пироксенитах степень покрытия субстрата лишайниками выше, заметнее роль листоватых лишайников. В сообществах кустистых лишайников меньше роль ксероморфных видов.

Доминирование некоторых видов лишайников сохраняется на протяжении ряда сукцессионных стадий. Большое покрытие является результатом накопления прироста в предыдущих стадиях. Поэтому вид-доминант данной стадии со значительным покрытием - индикатор пассивный. Так, если при зарастании пироксенитов на первой стадии *Rhizocarpon geographicum* при покрытии менее 3% указывает на возможность внедрения лишайников, то на протяжении всех других стадий, в которых он встречается, этот вид увеличивает покрытие, но при этом пассивно следует за процессом выветривания. Активным индикатором является вид, само появление которого знаменует начало процесса (Виكتورов, 1971). Поскольку лишайники растут медленно, вид - активный индикатор не успевает стать доминантом, доминирование его проявляется лишь с течением времени, а значит и процесса выветривания.

Проведенное нами исследование дает возможность проследить накопление фитомассы лишайников в ходе сукцессий. Наблюдается тенденция к увеличению запасов фитомассы от первичных лабильных сообществ обнажений и россыпей до лишайниковых тундр (табл. 2, 3). В ходе сукцессий изменяется структура фитомассы по соотношению морфологических групп. Увеличивается роль кустистых лишайников, приходящих на смену накипным и листоватым формам. Меньший запас фитомассы, меньшее количество листоватых форм и большая роль ксероморфных видов кустистых лишайников на дунитах по сравнению с пироксенитами обусловлена различиями в отношении к выветриванию этих двух пород.

Изменение годовичного прироста фитомассы по нашим данным зависит от соотношения видов с разной величиной прироста в

сложении фитомассы и т.о. связано с изменением условий, особенно увлажнения.

ВЫВОДЫ

1. Характер зарастания, состав и строение лишайниковых группировок определяются химическими и физическими свойствами горной породы, отношением ее к выветриванию. На обнажениях ультраосновных пород в горных тундрах Северного Урала (Носовинский Камень) выделяются две сукцессионные серии: серия зарастания пироксенитов и серия зарастания дунитов.

2. В каждой сукцессионной серии выделено по девяти стадий. Для относительной датировки использовано определение степени выветрелости породы, измерение толщины слоя мелковета и моховой дернины совместно с анализом изменения видового состава, видовой насыщенности, покрытия, размеров слоевищ, характера размещения, конкурентной активности видов.

3. Набор видов - инициаторов сукцессии строго определен условиями среды, прежде всего свойствами субстрата. Массовое внедрение видов в сообщества в ходе сукцессии связано со снижением роли субстрата как лимитирующего фактора в процессе его выветривания и освоения лишайниками. Выпадение лишайников-инициаторов сукцессии на дунитах связано с разрушением породы до щебня, а на пироксенитах - с внедрением в сообщества кустистых лишайников.

4. Смена морфологических типов лишайников - переход от накипных к листоватым, а затем кустистым - при зарастании обнажения массивно-кристаллических пород детерминирована степенью выветрелости породы.

5. Увеличение видовой насыщенности и покрытия на первых этапах сукцессий сопровождается ростом агрессивности в отношениях между лишайниками. Снижение видовой насыщенности связано с разрушением субстрата на дунитах, а также с переходом в обеих сериях к сообществам кустистых лишайников, олаженных небольшим числом видов.

6. Доминирование некоторых видов лишайников сохраняется на протяжении ряда сукцессионных стадий. В связи с медленным

ростом лишайников виды - активные индикаторы (по терминологии С.В.Викторова) приобретают доминирующее значение лишь с течением времени, по мере выветривания, переходя на более продвинутых стадиях в разряд пассивных индикаторов.

7. Наблюдается тенденция к возрастанию запасов фитомассы от первичных лабильных сообществ обнажений и россыпей до лишайниковых тундр. Различия в запасах фитомассы в двух сукцессионных сериях связаны с различиями в условиях формирования лишайникового покрова на дунитах и пироксенитах.

8. Выявленная высокая чувствительность лишайников к условиям среды может быть положена в основу разработки методов их использования для индикации условий среды и природных процессов.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Опыт определения фитомассы лишайников в горных тундрах Северного Урала. - Тезисы докл. УП симпозиума Биологические проблемы Севера. Ботаника. Петрозаводск, 1976, с. 126-127.

2. Фитомасса и продуктивность лишайников в горных тундрах Северного Урала и их изменение в ходе сукцессий. - Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тезисы докл. УП Всесоюз. совещ., Новосибирск, 1977, с. 123-124.

3. Методика определения фитомассы накипных лишайников. Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. 1. Дикорастущая флора и растительность. Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, 1978, с. 29-30.

4. Сукцессии сообществ литофильных лишайников в высокогорьях Северного Урала. - Экология, 1979, № 3, с. 29-38.

НС 11321 ПОДПИСАНО К ПЕЧАТИ 10/1У-80г. ФОРМАТ 60x84 1/16
~~ОБЪЕМ 1.62 ПЕЧ. Л. ТИРАЖ 100 ЗАКАЗ 988~~
ЦЕХ № 4 ОБЪЕДИНЕНИЯ "ПОЛИГРАФИСТ",
СВЕРДЛОВСК, ТУРГЕНЕВА, 20