АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Ю. Л. МАРТИН

ФОРМИРОВАНИЕ ЛИШАЙНИКОВЫХ СИНУЗИЙ НА МОРЕНАХ ЛЕДНИКОВ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск
1967

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Ю. Л. МАРТИН

ФОРМИРОВАНИЕ ЛИШАЙНИКОВЫХ СИНУЗИЙ НА МОРЕНАХ ЛЕДНИКОВ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск
1967

Диссертация выполнена в лаборатории экологии растений и геоботаники Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР

Научный руководитель — доктор биологических наук, профессор **П. Л. Горчаковский.**

Научный консультант — кандидат биологических наук, доцент **Х. Х. Трасс.**

Защита назначена Объединенным Ученым Советом при Институте экологии растений и животных УФАН СССР на 30 января 1968 г.

Официальные оппоненты:

1) Доктор биологических наук **В. Д. Александрова;**

2) Доктор биологических наук, профессор **Б. П. Колесников.**

Отзывы и замечания на автореферат просим присылать по адресу: г. Свердловск, 8 ул. 8 марта, 202, Институт экологии растений и животных УФАН СССР. Ученому секретарю Объединенного Ученого Совета.

Автореферат разослан 30 декабря 1967 г.

Ученый секретарь **Г. С. Хренова.**

Формирование растительности на каменистом субстрате— литосерии Clements, 1928; Clements, Weaver, 1929; Мак-Дуголл, 1935 и др.) относится к частным сменам (Ярошенко, 1961), точнее, к сменам последовательным или сукцессиям (Александрова, 1964). По классификации динамических явлений в растительности, предолженной В. Н. Сукачевым (1928, 1938, 1942, 1954), формирование сообществ при вселении растений на свободные субстраты относится к сингенетическим сукцессиям.

На общие закономерности зарастания каменистого субстрата в Арктике обратил внимание еще К. Бэр (1838 а, б). В подобласти арктических тундр наиболее детальные и обстоятельные работы по изучению сукцессий растительности проведены В. Д. Александровой (1946, 1956, 1962, 1963). Ею выделено 11 генетических рядов сукцессионных смен, среди которых рассматривается и ряд зарастания скал и каменистых россыпей (Александрова, 1956, 1963).

В арктических тундрах средоизменяющая роль растений, в том числе и лишайников, очень мала. В суровых условиях арктического климата ведущим фактором биогеоценогенеза является физическое выветривание каменистого субстрата. Средообразующая способность лишайников выявляется главным образом через конкурентные отношения между видами. Из этого следует важность изучения характера взаимоотношений между компонентами лишайниковых синузий, без которых вряд ли удастся показать конкретные причины тех или других смен.

На динамические явления в лишайниковых группировках обратили внимание многие исследователи. Однако надо отметить, что преимущественно изучалась динамика эпифитных лишайниковых группировок (Ochsner, 1928; Barkman, 1949, 1958I Degelius, 1964; Doignon, 1964 и др.). Это, по-ви-

димому, объясняется наличием множества методов, позволяющих сравнительно четко определять возраст субстратов.

Определение возраста каменистого субстрата связано с большими трудностями. Поэтому большинство исследований по этим проблемам выполнено на освобождающихся от ледников территориях. Особое место среди таких исследований занимают работы В. С. Купера (Cooper, 1923, 1931, 1939) на Аляске, а также работы В. Люди (Lüdi, 1945, 1958) в Альпах.

Многими авторами, работающими на ледниковых моренах и грунтах, отмечалось здесь нахождение лишайников (Faegri, 1933; Palmer, Miller 1961; Stork' 1963; Persson, 1964 и др.). Во всех работах, проведенных на моренах и ледниковых грунтах, главнейшей задачей являлось выяснение последовательных стадий растительности в общем. Динамика же лишайниковых группировок, как одного из первых этапов биогеоценогенеза, на ледниковых моренах еще специально не изучалась.

Главной задачей нашей работы является детальное изучение смен в лишайниковых синузиях на разновозрастных субстратах (моренах). В связи с этим выявилось четыре круга вопросов, требующих рассмотрения: датировка субстратов, методика отбора образцов, определение характера межвидовых отношений, выбор диагностических признаков и классификация синузий.

Сбор материалов для настоящей работы производился в 1965 и 1966 гг. в одном из центров современного оледенения Полярного Урала, в бассейне озер Б. и М. Хадата-Юган-Лор в районе гляциологической станции Института географии АН СССР (67°6′ с. ш. и 66°1′ в. д.).

I. Физико-географический очерк района исследований

Урал, как складчатая зона, сформировался в эпоху герцинского орогенеза. В мезозое Урал испытывал неоднократные сводовые поднятия, завершавшиеся каждый раз полной пенепленизацией страны (Дибнер, 1957). Орографически выраженный горный хребет в пределах Уральской пенепленизированной зоны сформировался в олигоцене-миоцене (Наливкин, 1943; Варсанофьева, 1961). Наряду с эрозионным расчленением, на формирование рельефа северных районов Урала оказали воздействие нивально-ледниковые процессы, обус-

ловившие образование типично альпийских форм рельефа — каров, трогов, зубчатых гребней и т. п. (Боч, Краснов, 1946; Степанов, 1963 и др.). Многие речные долины сильно сужены, образуя обширные конуса выносов, часто подпруживающие крупные озера (Б. и М. Хадата-Юган-Лор, Усьва-Ты, Кузь-Ты и др.). Встречаются и глубокие озера тектонического происхождения, например Б. и М. Щучьи (Долгушин, Кеммерих, 1959).

Альпийский рельеф особенно хорошо выражен в западной части Полярного Урала, где часто встречаются современные ледники, снежники и глубокие горные озера (Троицкий, 1961, 1962, 1966 и др.).

Северная часть Полярного Урала лежит в атлантической области субарктического климатического пояса. Климат этой части Урала складывается под влиянием арктического воздуха, формирующегося над центральным полярным бассейном, и воздуха умеренных широт. В связи с высокоширотным положением района, холодный период более продолжительный (с сентября до апреля), чем теплый. Средняя годовая температура отрицательная, от —3,7° С (метеостанция Верхний Щугор) до —7,6° С (метеостанция Плато ИГАН). Северная часть Полярного Урала находится в зоне избыточного увлажнения. По данным метеостанции Плато ИГАН, средняя годовая абсолютная влажность воздуха составляет 3,7 мб, а относительная — 83%. Годовое количество осадков в горной области Полярного Урала (метеостанция Плато ИГАН) около 1500 мм, которое почти равномерно распределяется между холодным и теплым периодами (Гуськов, 1966).

Полярный Урал расположен в пределах тундровой и лесотундровой растительных зон, а высокогорная часть ботанико-географически выделена в заполярный округ (Горчаковский, 1960, 1965, 1966). Характерной чертой растительности этого района как горной страны является вертикальная поясность (Городков, 1926 а, б, 1935 а, б, 1936, 1946; Сочава, 1927; Говорухин, 1960; Горчаковский, 1960, 1965, 1966; Куваев, 1961). В пределах гор Полярного Урала выделены следующие растительные пояса (снизу вверх): Горнотаежный, подгольцовый, нижний гольцовый и верхний гольцовый (пояс холодных гольцовых пустынь).

Изученные нами ледниковые морены расположены в горнотундровом поясе, где распространен комплекс каменистых, лишайниковых, пятнистых и кустарниково-моховых тундр. На

ледниковых моренах нами обнаружено 145 видов и разновидностей лишайников, 99 видов высших растений и 14 видов мхов.

2. Методика исследований

а) Подготовительная фаза. В качестве объекта изучения динамики лишайниковых синузий нами выбирались морены трех полярноуральских ледников: ледник Института географии АН СССР (ИГАН), акад. Л. С. Берга и акад. С. В. Обручева. Выбор объекта обоснован следующими соображениями: во-первых, названные ледники имеют систему разновозрастных моренных отложений, которые детально описаны, и соответствующие материалы опубликованы (Троицкий, 1961, 1962, 1966); во-вторых, ледники распространены выше границы леса, что позволяет наблюдать за развитием лишайникового покрова на моренах без учета влияния лесной растительности; в-третьих, по геоморфологическим особенностям (альпийский рельеф) ледниковые морены не подвергались интенсивному влиянию со стороны человека.

б) Аналитическая фаза. Методическим вопросам изучения частных смен (сукцессий) растительности посвящена обширная литература (Clements, 1928; Lüdi, 1932; Braun-Blanquet, 1951; Oosting, 1956; Phillips, 1959; Gounot,1961; Curtis, Cottam, 1962; Лавренко, 1959 и др.). В обзорной работе В. Д. Александрова (1964) отмечает два принципиально различающиеся метода при изучении сукцессии-прямой и косвенный .Из них первый—метод непосредственных наблюдений за ходом смен, широко применяемый исследователями сообществ высших растений (Clements, 1904, 1928; Weaver, 1918; Tansley, 1920; Braun-Blanquet, 1932, 1951; Lüdi, 1932, 1940; Алехин, 1936; Лавренко, 1940 и др.)—в меньшей мере нашли сторонников среди ученых, изучающих группировки низших растений (Ochsner, 1928; Doignon, 1962; Reijnders, 1955 и др.). Основным недостатком прямых методов является то, что они требуют значительной затраты времени (Braun-Blanquet, 1951; Cooper, 1923, 1931, 1939; Doignon, 1952 и др.).

Преимуществом косвенных методов является их большая оперативность, т. е. за сравнительно короткий срок можно подобрать серии описаний, которые могут быть рассмотрены как разновозрастные стадии одного сообщества. В. Люди (Lüdi, 1932) подчеркивает, что надежность результатов при-

менения косвенных методов зависит от точности датировки стадий. Следуя вышеуказанному принципу, ряд исследователей эпифитной споровой растительности применяли для определения возраста форофита или исследуемого участка следы почек (Doignon, 1954; Degelius, 1964), количество годичных колец (Tyszkiwiecz, 1935), диаметр стволов (Olsen, 1917; Felfjöldy, 1941; Barkman, 1949, 1958; Phillips, 1951; Takahashi, 1954; Koskinen, 1955); работы проводились также на разновозрастных гарях (Doignon, 1949).

В областях, где отсутствует древесная растительность (главным образом в Арктике и альпийском поясе высокогорий), применялся лихенометрический метод определения возраста исследуемых участков (Beschel, 1950, 1957, 1958, 1961 а, б; Andrews, Webber, 1964; Webber, 1964; Martin, 1967; Турманина, 1967 и др.).

В условиях, где определение абсолютного возраста субстрата не осуществимо, устанавливалась относительная последовательность стадий развития растительности (Baer, 1838 а, б; Lüdi, 1921; Зубков, 1932; Городков, 1936, 1956, 1958; Александрова, 1956; Тихомиров, 1956, 1957 и др.). Указанный метод был использован в работах ряда исследователей лишайниковых группировок (Cooper, 1912; Ochsner, 1928; Barkman, 1949, 1958; Beschel, 1954; Persson, 1964; Kärenlampi, 1966 и др.).

Для выявления отдельных стадий развития лишайникового покрова на ледниковых моренах мы пользовались косвенными методами (комбинированием метода, основанного на точной датировке стадий, с методом выявления рядов относительно разновозрастных стадий).

Отбор образцов производился комбинированием систематического (регулярного) и случайного методов (Frey 1966; Грейг-Смит, 1967 и др.). Применяемый нами ограниченно случайный метод отбора пробных точек (комбинация регулярного и случайного методов) позволяет при исследовании мозаичной растительности применять статистический анализ для обработки исходных данных (при регулярном отборе этой возможности нет).

Для установления наиболее подходящих размеров пробной площадки мы исходили из учета влияния краевого эффекта, требования минимизации дисперсии среднего и удобства произведения подсчетов. Для лишайниковых синузий оптимальной величиной пробной площадки оказалась 20×20 см.

На пробных площадках вышеуказанных размеров при помощи квадрат-сетки для отдельных видов отмечались встречаемость, покрытие, при возможности — количество особей, жизненность (по трехбалльной шкале) и конкурентность. Характер размещения компонентов лишайниковых синузий определялся по полю размещения Фрея (Frey, 1965; Фрей, 1966 а, б, в).

Наряду с проведением описаний лишайниковых синузий, нами велись специальные наблюдения для выяснения характера межвидовых отношений. В этих целях на линейных трансектах налагались линии учета длиной 1 м, на протяжении которых регистрировались типы взаимоотношений по выработанной нами шкале.

в) Синтетическая фаза. При обработке исходных данных по межвидовым отношениям в лишайниковых синузиях мы применили корреляционное вычисление и критерий X^2. Сортировка материала произведена по методу Чекановского (Sneath, Sokal, 1962; Sokal, Sneath, 1964 и др.). Анализ конкурентных связей и конкурентная характеристика видов лишайников (и некоторых мхов) производились применением предложенного нами коэффициента агрессивности K_a.

Обработка фитоценологических описаний производилась измерением расстояний между отдельными синузиями, считая, что растительность является n-мерной системой, в которой место каждой точки (синузии) определяется координатами, которые равняются значениям количественных признаков, составляющих эту синузию видов (Раменский, 1938; Gams, 1954; Goodall, 1954; Poore, 1956; Василевич, 1962 и др.).

Расстояние между синузиями в многомерной системе определялось на основе покрытий компонентов по формуле, предложенной В. И. Василевичем (1962):

$$D = \sqrt{(X_1 - X_2)^2 + (У_1 - У_2)^2 + (Z_1 - Z_2)^2 \ldots}$$

где X_1, $У_1$, Z_1 и т. д. — покрытия видов A, B, C... в первой синузии, а X_2, $У_2$, Z_2... — покрытия этих же видов во второй.

Вычисления коэффициента корреляции, а также расстояний между синузиями производились в вычислительном центре Тартуского государственного университета на электронной машине «Урал-4».

3. Лихенометрическое определение возраста ледниковых морен

Лишайники являются одними из наиболее медленнорастущих растений (Smith, 1921; Tobler, 1925; des Abbayes, 1951; Hale, 1961 и др.). В районах умеренного климата годичный прирост корковых лишайников редко превышает 1—2 мм (Hausman, 1948; Beschel, 1954; Hale, 1954, 1961; Smith, 1962 и др.), а в высокогорьях и Арктике составляет лишь несколько долей миллиметра.

При применении лихенометрии основной задачей является определение прироста лишайников. Как показывает Р. Е. Бешель (Beschel, 1957 а, 1961 б), на выбранной ограниченной территории прирост лишайников можно считать константным, поскольку влияние климатических флюктуаций сглаживается медленностью роста. Точность определения прироста увеличивается, если лишайник растет в крайних для этого вида климатических условиях и отсутствует «большой период» роста (Beschel, 1957 а, 1961 а, б).

В качестве индикаторов возраста пользуются видами лишайников, дающими правильные круглые розетки слоевища (виды из родов Lecidea, Parmelia, Rhizocarpon и др.). Временной диапазон индикации возраста при помощи лишайников ограничивается перидом в 1500—2000 лет (Beschel, 1957 а, 1958, 1959, 1961 б).

Поскольку непосредственное определение приростов лишайников-индикаторов требует продолжительного времени, при лихенометрических работах целесообразно пользоваться косвенными методами, т. е. сравнивать максимальные диаметры слоевищ вида-индикатора на исследуемых участках с максимальными диаметрами этого же вида при сходных экологических условиях на объектах с известным возрастом.

Лихенометрией пользовались некоторые ученые для определения возраста древних статуй (Follmann, 1961 а, б), определения возраста ледниковых морен и динамики ледников (Beschel, 1950, 1957 а, б, 1958, 1959, 1961 а, б, 1965; De Heinzelin, 1953; Heuberger, Beschel, 1958; Andrews, Webber, 1964; Webber, 1964 1967 б).

На моренах полярноуральских ледников в качестве индикатора возраста мы использовали широко распространенный вид коркового лишайника Rhizocarpon tinei. На моренах ледника Берга, где было измерено около 1000 слоевищ R. tinei,

годичный прирост для него составлял 0,14±0,03 мм, на моренах ледника ИГАН — 0,20 ± 0,02 мм и на моренах ледника Обручева — 0,18 ± 0,02 мм.

По данным лихенометрических исследований, система морен ледника Берга может быть разделена на шесть разновозрастных участков. Самый близкий к ледниковому языку моренный вал имеет возраст 70—100 лет, что совпадает с началом деградации ледников в конце прошлого столетия. За первым валом, местами сливаясь с ним, расположен вал возрастом 195—200 лет. Эти сроки хорошо связываются с концом холодного периода в 1750—1780 гг., с появлением средневозрастного поколения лиственницы в лесах Полярного Урала (Шиятов, 1965), снижением ледовитости Карского моря (Назаров, 1947), наступанием ледников в Европе (Брукс, 1952). Третий участок морен имеет возраст 340—370 лет. Возникновение его связано с потеплением климата на Урале. В это время на Полярном Урале появилось ныне перестойное поколение лиственницы (Шиятов, 1965, 1967). Четвертый участок моренной системы ледника Берга имеет возраст 700—740 лет. Это совпадает со значительным продвижением ледников в Альпах, исторической стадией оледенения на Кавказе, образованием ледников в Скандинавии и их наступлением в Арктике (Троицкий, 1966). Два участка исследованных морен имеют возраст значительно больше, чем позволяет определять лихенометрия, — это два вала древних морен возрастом примерно 8000 и 12000—14000 лет. Их образование связано с сартанским временем (Троицкий, 1966).

На моренах ледника ИГАН нами определялись отложения следующих возрастов: 100 лет, 200 лет, 340—370 лет. На основе сравнения фитоценологических описаний (мы применили коэффициент Сёренсена) были получены кривые сходства, которые позволяют сказать, что в моренной системе ледника ИГАН имеются отложения примерно того же возраста, как и у одного из древних валов морен ледника Берга (8000 лет).

4. Анализ взаимоотношений между лишайниками

Глубокий интерес со стороны фитоценологов к явлениям взаимоотношений между растениями объясняется тем, что структура фитоценозов и взаимосвязи между отдельными его компонентами тесно связаны. О сложности вскрытия закономерностей межвидовых отношений и структуры растительного

сообщества говорят многочисленные методы, предложенные различными исследователями (Ильинский, Посельская, 1929; Кац, 1943; Уранов, 1935, 1955; Cole, 1949, 1957; Raabe, 1952 De Vries, 1954; Iversen, 1954; Williams, Lambert, 1959, Dagnielie, 1960; Looman, Campbell, 1964; Грейг-Смит, 1967 и др.).

Изучению взаимоотношений между компонентами лишайниковых группировок посвящено сравнительно небольшое количество работ (Bitter, 1898; Malme, 1901; Sernander, 1912; Hayren, 1914; Degelius, 1940; Окснер, 1961). Количественный подход к изучению лишайниковых группировок впервые был осуществлен М. Е. Хейлем (Hale, 1952, 1955) при изучении вертикального распространения споровых растений в лесах штата Висконсин (США), а также в работах некоторых других исследователей (Culberson, 1955; De Sloover, 1964; Kershaw, 1964; Мартин, Волкова, 1965; Мартин, 1967 и др.).

Полевые данные по взаимоотношениям для 65 видов лишайников с морен ледника ИГАН и 52 видов с морен ледника Берга подвергались корреляционному анализу. Для сортировки материала мы пользовались методом Чекановского, описанным в работах по цифровой таксономии (Sneath, Sokal, 1962; Sokal, Sneath, 1964; Williams, Dale, 1965). Группирование производилось на четырех уровнях достоверности: $Pr < 0{,}1\%$; $Pr < 1{,}0\%$; $Pr < 5\%$ и $Pr > 5\%$.

В результате деления совокупности видов выяснилось, что среди видов, отмеченных на древних моренах ледника Берга, группы тесно связанных видов выделяются более четко, чем на молодых моренах ледника ИГАН. Проанализированный материал позволяет утверждать, что взаимоотношения между видами в лишайниковых синузиях на древних моренах имеют более дискретный характер, чем на молодых.

Для количественной характеристики конкурентности отдельных видов мы пользовались предложенным нами коэффициентом агрессивности K_a. Смысл этого коэффициента заключается в том, что сравнивают наблюдаемое количество агрессивных отношений с максимально возможным количеством отношений при независимом распределении партнеров в пространстве. Коэффициент агрессивности имеет следующее выражение:

$$K_a = 1 - 2\sum_{i=1}^{n} X_{in} \left(\sum_{i=1}^{n} y_{in}\right)^{-1}$$

где X—количество агрессивных отношений данного вида и У—количество всех наблюдаемых отношений.

Коэффициент K_a имеет значение от —1 до +1. Виды, имеющие значение $-1{,}0 \leqslant K_a < -0{,}5$, мы считаем сильными конкурентами, $-0{,}5 < K_a < +0{,}5$—средними и $+0{,}5 < K_a \leqslant +1{,}0$ —слабыми конкурентами.

Найденные коэффициенты агрессивности позволяют составлять ряды напряженности. На молодых моренах ледника ИГАН количество сильных конкурентов больше чем на древних моренах ледника Берга. В группу сильных конкурентов на молодых моренах входят Lecanora alpina, Umbilicaria proboscidea, U. hyperborea, Alectoria ochroleuca, на древних моренах—U. hyperborea, U. proboscidea. Группа средних конкурентов на молодых моренах также больше, слабых конкурентов больше на древних моренах. Анализ взаимоотношений между лишайниками на ледниковых моренах показал, что исключительно агрессивных видов не наблюдалось.

Виды лишайников ведут себя по-разному с разными соседями в разновозрастных синузиях. Например, Alectoria ochroleuca на молодых моренах является сильным конкурентом ($K_a = -0{,}7$), а на древних—средним ($K_a = -0{,}2$); Rhizocarpon tinei на молодых моренах оказался средним конкурентом ($K_a = +0{,}1$), а на древних—слабым ($K_a = +0.9$) и т. д.

5. Классификация моренных лишайниковых синузий

Лишайниковые группировки рассматривались различными авторами по-разному:

а) В. П. Савич (1909, 1913, 1914 и др.) подробно описывал лишайниковые „формации“, формация у него соответствует фитоценозу в широком смысле;

б) исследователями, применившими методику франко-швейцарской геоботанической школы (Frey, 1923, 1927, 1933, 1937; Hilitzer, 1925; Ochsner, 1928; Felfjöldy, 1941, 1942; Duvigneaud, 1942; Klement, 1955, 1958; Barkman, 1958; Galle, 1960; 1965 и др.), лишайниковые группировки рассматриваются как растительные сообщества (фитоценозы) и применяются соответствующие классификационные единицы (классы, порядки, альянсы, ассоциации);

в) представителями фенноскандинавской геоботанической школы (Du Rietz, 1921, 1925, 1932; Almborn, 1948, 1953, 1955; Degelius, 1964 и др.) лишайниковые группировки трактуются

как синузии и применяются синузиологические таксоны (унионы, социететы);

г) некоторые сторонники индивидуалистического направления в лихеноценологии (Hale, 1952 1955; Culberson, 1955; Kershaw, 1964: Beals, 1965) отвергают какие-либо принципы классификации, рассматривая растительность как явление непрерывное.

Понятие синузии трактовалось по крайней мере в четырех различных объемах (Vaga, 1940). Один из основоположников метода синузии Т. Липпмаа (Lippmaa. 1933, 1938) понимал синузию как общее выражение, понятие для экологически и пространственно обособленных более или менее гомогенных элементарных единиц растительности. Синузиями в его понимании являются и группировки лишайников. По ряду свойственных им признаков лишайниковые группировки образуют особый тип синузии (Трасс, 1966). По Т. Липпмаа (op. cit.) синузии можно выделить на основе характерных видов. Именно элективные и преферентные характерные виды, которые выделяются по признакам степени постоянства и общего покрытия, являются важными признаками выделения синузии. Он также указывал (op. cit.), что классификация синузий должна быть экологической. Исходя из положений метода синузий, на моренах трех ледников Полярного Урала нами выделено 25 синузий, которые объединились в семь социететов.

Морены ледника ИГАН

1. Социетет Umbilicaria cylindrica
   1) Синузия Umbilicaria cylindrica — Rhizocarpon tinei
   2) Синузия Umbilicaria cylindrica — Lecidea fuscoatra
2. Социетет Lecanora atra
   3) Синузия Lecanora atra — Rhizocarpon tinei
   4) Синузия Lecanora atra — Cetraria fahlunensis
3. Социетет Cetraria fahlunensis
   5) Синузия Rhizocarpon tinei — Cetraria fahlunensis
   6) Синузия Cetraria faheunensis — Parmelia pubescens
   7) Синузия Cetraria fahlunensis — Umbilicaria hyperborea
4. Социетет Parmelia centrifuga
   8) Синузия Parmelia centrifuga — Umbilicaria proboscidea
   9) Синузия Parmelia centrifuga — Rhizocarpon tinei
   10) Синузия Parmelia centrifuga — Aspicilia cinerea
   11) Синузия Parmelia centrifuga — Parmelia sulcata
5. Социетет Cladonia alpestris
   12) Синузия Cladonia alpestris — Cetraria nivalis

13) Синузия Cladonia alpestris — Cetraria islandica
14) Синузия Cladonia alpestris — Cladonia rangiferina
6. Социетет Thamnolia vermicularis
15) Синузия Alectoria ochroleuca — Cornicularia divergens
16) Синузия Thamnolia vermicularis — Cetraria nigricans

Морены ледника Берга.

1. Социетет Umbilicaria cylindrica
1) Синузия Umbilicaria cylindrica — Rhizocarpon tinei
2) Синузия Umbilicaria cylindrica — Lecidea fuscoatra
3) Синузия Rhizocarpon tinei — Aspicilia gibbosa
2. Социетет Lecanora atra
4) Синузия Lecanora atra — Rhizocarpon tinei
5) Синузия Lecanora atra — Cetraria fahlunensis
3. Социетет Parmelia centrifuga
6) Синузия Parmelia centrifuga — Umbilicaria proboscidea
7) Синузия Parmelia centrifuga — Rhizocarpon tinei
8) Синузия Parmelia centrifuga — Aspicilia cinerea
9) Синузия Parmelia centrifuga — Parmelia sulcata
10) Синузия Parmelia centrifuga — Umbilicaria pennsylvanica
11) Синузия Parmelia centrifuga — Haematomma ventosum
12) Синузия Parmelia centrifuga — Sphaerophorus globosus
13) Синузия Parmelia centrifuga — Lecanora polytropa
4. Социетет Cladonia alpestris
14) Синузия Cladonia alpestris — Cetraria nivalis
15) Синузия Cladonia alpestris — Cetraria islandica
16) Синузия Cladonia alpestris — Cladonia uncialis
17) Синузия Cladonia alpestris — Cladonia rangiferina
18) Синузия Cladonia rangiferina — Cetraris nivalis
5. Социетет Stereocaulon alpinum
19) Синузия Cetraria nivalis — Solorina crocea
20) Синузия Stereocaulon alpinum — Cetraria cucullata
6. Социетет Thamnolia vermicularis
21) Синузия Alectoria ochroleuca — Cornicularia divergens
22) Синузия Thamnolia vermicularis — Cetraria nigricans

Морены ледника Обручева

1. Социетет Umbilicaria cylindrica
1) Синузия Umbilicaria cylindrica — Rhizocarpon tinei
2) Синузия Rhizocarpon tinei — Aspicilia gibbosa
2. Социетет Lecanora atra
3) Синузия Lecanora atra — Rhizocarpon tinei
4) Синузия Lecanora atra — Cetraria fahlunensis
3. Социетет Cetrtria fahlunensis

5) Синузия Rhizocarpon tinei — Cetraria fanlunensis
6) Синузия Cetraria fahlunensis — Umbilicaria hyperborea
4. Социетет Stereocaulon alpinum
7) Синузия Cetraria nivalis — Solorina crocea
8) Синузия Stereocaulon alpinum — Cetraria cucullata

6. Сукцессии лишайников на моренах

Первыми организмами, заселяющими обнажающиеся субстраты, являются бактерии, аэрофитные водоросли, актиномицеты и грибы (Полынов, 1948; Таусон, 1947; Красильников, 1949; Келлер, 1951 и др.), подготавливающие субстрат для расселения лишайников, образующих инициальные стадии растительной жизни на молодых местообитаниях (Clements, Shelford, 1939; Emerson, 1947; Frey, 1947; Cooper, Rudolph, 1953; Klement, 1955; Быков, 1957; Barkman, 1958; Trass, 1962; Degelius, 1961; Горчаковский, 1966; Martin, Trass, 1967 и др.).

Многие авторы, изучающие закономерности формирования растительных сообществ на ледниковых моренах и грунтах, привели данные о времени появления на них лишайников (Cooper, 1923, 1931, 1939; Faegri, 1933; Palmer, Miller, 1961; Stork, 1963; Persson, 1964; Martin, Trass, 1967 и др.). Время заселения лишайниками различного типа субстратов хотя и разное, но колеблется в небольших пределах от 5 до 20 (40) лет.

В фитоценологии теория сукцессий разработана для объяснения смен экологически гетерогенных и структурно сложных растительных сообществ. Термин «микросукцессия» применяется нами для обозначения смен, происходящих на экологически обособленных сравнительно гомогенных участках в структурно однородных группировках, вызванных эндогенными причинами на уровне синузий (в смысле Липпмаа). Стадии микросукцессии образуют непрерывный ряд, поскольку коакции между компонентами синузии и изменения среды также имеют непрерывный характер.

Мы различаем несколько типов микросукцессии: по стадиальности — моно-, олиго- и полистадиальные; по смене жизненных форм — прогрессивные, регрессивные и циклические; по степени выработанности — континуидные и дискретные.

На ледниковых моренах можно выделить две серии сукцессии: первая — зарастание камней и валунов, вторая — за-

растание мелкощебенчатого грунта. Характерной чертой сукцессий на моренах является параллельное протекание серий, также их конвергенция. Каждая из сукцессионных серий имеет определенную стадиальность микросукцессий, которая привела к образованию в общем 25 лишайниковых синузий.

1. Umbilicaria cylindrica — Rhizocarpon tinei формируется в течение пяти стадий, из которых две первых свойственны и другим синузиям социетета Umbilicaria cylindrica: Umbilicaria cylindrica — Lecidea fuscoatra, Umbilicaria cylindrica — Aspicilia gibbosa.

2. Umbilicaria cylindrica — Lecidea fuscoatra формируется прохождением семи стадий микросукцессий, из которых две первые — общие для всех синузий социетета Umbilicaria cylindrica.

3. Rhizocarpon tinei — Aspicilia gibbosa на моренах не завершает развития. Стадия возрастом 100 лет описана как синузия Rhizocaron tinei — Aspicilia gibbosa, но малое покрытие (3%) указывает, что имеем дело с одной из начальных стадий микросукцессий на участках, недавно освободившихся от многолетних снежников и льда.

4. Lecanora atra — Rhizocarpon tinei имеет инициальную стадию, сходную с аналогичными у предыдущих синузий. Через пять стадий микросукцессий компонентами этой синузии достигается покрытие 11,5%, что явно указывает на незаконченность ряда.

5. Lecanora atra — Cetraria fahlunensis является близкой к вышеописанной синузии, отличаясь от нее одним из доминантов и значительно большей степенью покрытия. Первые три стадии микросукцессий этих синузий сходны. В дальнейшем происходит разветвление. На пятой стадии имеются все основные компоненты синузии. На шестой стадии развития происходит перестройка по покрытию, изменяется характер размещения доминантов.

6. Rhizocarpon tinei — Cetraria fahlunensis. Инициальной стадией является Lecanora polytropa — Rhizocarpon tinei. Вторая стадия микросукцессий отличается от аналогичных для синузий социетета Umbilicaria cylindrica присутствием листоватого лишайника Umbilicaria hyperborea. Проходя семь стадий микросукцессии, компоненты синузии достигают покрытия 64,5% при 8 видах. Присутствуют два вида Sphaerophorus globosus, Haematomma ventosum, которые указывают на связи с синузиями на древних моренах.

7. Cetratia fahlunensis — Parmelia pubescens по флористическому составу является близкой к вышеописанной. Из шести стадий микросукцессий, описанных для данной синузии, четыре — общие с синузией Rhizocarpon tinei — Cetraria fahlunensis. Доказательством оптимального развития данной синузии, кроме высокой степени покрытия (99,0%), является присутствие видов со слитным и регулярным размещением (Cetraria fahlunensis, Parmelia pubescens).

8. Cetraria fahlunensis — Umbilicaria hyperborea на начальных стадиях имеет некоторое сходство с синузиями социетета Lecanora atra, которое заключается в том, что четвертая стадия микросукцессии для данной синузии и третья — для вышеуказанных отличаются по присутствию на первой Umbilicaria hyperborea и отсутствием Lecidea dicksonii. Первые четыре стадии сходны с анологичными для синузии Cetraria fahlunensis — Parmelia pubescens. С другой стороны, эта синузия на шестой стадии довольно близка к синузиям социетета Parmelia centrifuga.

9. Parmelia centrifuga — Lecanora polytropa формируется на недавно освобожденных от многолетних снежников участках на склонах древних морен ледника ИГАН. Количества стадий развития этой синузии обнаружить не удалось. По флористическому составу и величине D можно предполагать, что данная синузия имела близкие инициальные стадии с синузией Cetraria fahlunensis — Umbilicaria hyperborea.

10. Parmelia centrifuga — Sphaerophorus globosus является близкой к Rhizocaron tinei — Cetraria fahlunensis. Поскольку последняя, описанная на молодых моренах, не достигла максимального развития, можно предполагать, что в данных климатических условиях ее развитие приводит к образованию синузий, близких к Parmelia centrifuga — Sphaerophorus globosus.

11. Parmelia centrifuga — Umbilicaria pennsylvanica формировалась прохождением стадий микросукцессий, близких к синузии Rhizocarpon tinei — Cetraria fahlunensis (D = 43,1).

12. Parmelia centrifuga — Aspicilia cinerea также близка к синузиям Rhizocarpon tinel — Cetraria fahlunensis (D = 41,0) и Cetraria fahlunensis — Umblicaria hyperborea (D = 33,9). Поскольку отсутствуют моренные отложения промежуточного возраста, трудно установить, какие стадии приведенной синузии являются общими с Parmelia centrifuga — Umbilicaria pennsylvanica, но их родство выражается через расстояние D.

13. Parmelia centrifuga — Parmelia sulcata в развитии сравнительно рано отклоняется от других синузий социетета Parmelia centrifuga. Наличие ряда видов с одинаковой степенью покрытия (Parmelia centrifuga—30%, P. sulcata—30%, Rhizocarpon tinei—25%) и обстоятельство, что эти виды размещены слитно, свидетельствуют о состоянии, близком к климаксовому.

14. Parmelia centrifuga — Rhizocarpon tinei является продолжением ряда микросукцессий, которые на молодых и средневозрастных моренах кончают синузии Rhizocarpon tinei — Cetraria fahlunensis, Cetraria fahlunensis — Umbilicaria hyperborea.

15. Parmelia centrifuga — Haematomma ventosum является продолжением ряда микросукцессии, который сходен в начальных стадиях развития с синузией Cetraria fahlunensis — Umbilicaria hyperborea. Промежуточные стадии не обнаружены из-за отсутствия соответствующих моренных отложений.

16. Parmelia centrifuga — Umbilicaria proboscidea октзывается сравнительно близкой к синузии Cetraria fahlunensis — Umbilicaria hyperborea (D=28,7) и Rhizocarpon tinei — Cetraria fahlunensis (D=33,0). По-видимому, данная синузия формировалась через несколько промежуточных стадий, микросукцессий, близких рядам приведенных синузий и продолжавших их развитие,

Инициальные стадии эпигейных лишайниковых синузий особенно хорошо выражены на молодых моренах ледника Обручева, где они выявляют свойство континуума. Однако, как показывает дальнейший анализ, на определенных этапах развития лишайникового покрова выделяются сравнительно дискретные ряды, приводящие к образованию девяти синузий трех социететов.

В формировании эпигейного лишайникового покрова превалирует полистадиальный тип микросукцессий.

17. Cladonia alpestris — Cladonia rangiferina встречена нами на маломощном мелкоземистом грунте в понижениях между камнями. Эта синузия формируется на протяжении пяти стадий и достигает покрытия 93%.

18. Cladonia alpestris — Cetraria nivalis имеет с предыдущей синузией общие первые две стадии. Дальнейшее развитие этой синузии связано с увеличением мелкоземистого покрова на участках, открывающихся в процессе выравнивания поверхности морен. На последней, оптимальной стадии покрытие компонентов синузии достигает 132%.

19. Cladonia alpestris — Cladonia uncialis на первых стадиях близка к вышеописанной. Между этими рядами наблюдаются цикличные переходы в связи с накоплением мелкозема и смывания его. Описываемая синузия формируется прохождением пяти стадий.

Вышеописанными тремя рядами микросукцессий исчерпывается один из рядов развития. Формирование второй группы эпигейных лишайниковых синузий на моренах связано с образованием щебенчатых грунтов.

20. Cetraria nivalis — Solorina crocea развивается на хорошо освещенных мелкоземисто-щебенчатых субстратах. В формировании этой синузии можно идентифицировать три стадии. Уже на второй стадии микросукцессии обнаружены высшие растения и мхи (Minuartia macrocarpa, Oxyria digyna, Rhacomitrium lanuginosum).

21. Sterocaulon alpinum — Cetraria cucullata формируется на площадях, где чередуются небольшие пятна мелкозема и щебенки. В развитии данной синузии определены четыре стадии микросукцессий. На последней из них обнаружен ряд высших растений Andromeda polifolia, Deshampsia arctica, Oxyria digyna, Rhacomitrium lanuginosum. Возможно, что указанными четырмя стадиями развитие синузии не кончается, поскольку покрытие составляет 43,0%.

Третья группа эпигейных лихеносинузий связана с режимом ветров (открытые или запрытые склоны).

22. Cladonia rangiferina — Cetraria nivalis выделяется раньше других из инициальных синузий. На второй стадии она имеет ясно выраженные связи с остальными тремя синузиями этой группы. В формировании данной синузии выделено четыре стадии. Со второй отмечено присутствие двух видов мхов Rhacomitrium canescens, R. lanuginosum.

23. Cladonia alpestris—Cetraria islandica имеет одинаковые первые стадии микросукцессий с предыдущей синузией. Она развивается на более сухих местообитаниях с хорошим дренажем. В ее развитии выделяются четыре стадии, из которых последняя является стадией стабилизации, т. е. происходит перестановка отдельных видов по значимости.

24. Alectoria ochroleuca—Cornicularia divergens выделяется из стадий, сходных для Cladonia rangiferina—Cetraria nivalis, Cladonia alpestris—Cetraria islandica на третьей стадии, и, проходя еще три, достигает максимального развития (покрытие

80%). На четвертой стадии микросукцессии имеется полный набор видов, характерных для этой синузии. В течение пятой стадии происходит стабилизация.

25. Thamnolia vermicularis—Cetraria nigricans на первых стадиях имеет идентичные или сходные стадии с тремя вышеописанными синузиями. Эти четыре ряда на начальных стадиях образуют сложные циклические переходы от одного к другому. Для данной синузии отмечено пять стадий, из которых последняя является стадией стабилизации. Распространение этой синузии связано с продолжительным снеговым покровом.

ВЫВОДЫ

1. Заселение свежеобнаженных каменистых субстратов лишайниками может начинаться с любых основных жизненных форм лишайников.

2. Анализ межвидовых отношений в лишайниковых синузиях дает основание предполагать, что нет стройной иерархической системы видов по «силе конкурентности». Один и тот же вид обнаруживал различные отношения в разновозрастных синузиях к различным партнерам.

3. На моренных отложениях выделяются две серии сукцессий: а) серия зарастания каменистого субстрата, б) серич зарастания мелкощебенчатого грунта.

4. Ряды микросукцессионных смен при формировании разных синузий имеют различную стадиальность.

5. Общей чертой рядов микросукцессий является цикличность переходов на начальных стадиях, которая чаще наблюдается у эпигейных лишайниковых синузий, чем у эпилитных.

6. В развитии лишайникового покрова на моренах полярноуральских ледников выделены следующие типы микросукцессий: а) моностадиальный, б) олигостадиальный, в) прогрессивный полистадиальный. Последний оказался наиболее распространенным.

7. В течение сукцессий увеличивается дискретность рядов микросукцессий и элементарных единиц лишайникового покрова, также детерминированность взаимоотношений между видами.

8. Лишайниковый покров исследованных морен характеризуется пестротностью. На небольшой территории выделено 25 синузий, объединенных в 7 социететов.

9. Определение возраста ледниковых морен при помощи лихенометрии оказалось достаточно точным, что позволяет считать этот хронологический метод перспективным в условиях, где отсутствуют древесные растения.

10. В целях выявления и детализации региональных особенностей и общих закономерностей биогеоценогенеза на свежеобнаженном каменистом субстрате, в дальнейшем целесообразно провести комплексные фитоценологические исследования в различных районах Арктики, высокогорий и на побережьях морей.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ ИЗЛОЖЕНО В СЛЕДУЮЩИХ РАБОТАХ АВТОРА:

1. О закономерностях вертикального распространения лишайников в высокогорьях (Главный Кавказский хребет, Заилийский Алатау). Тезисы докл. научной конференции посв. 100-летию со дня рожд. проф Н. И. Кузнецова. Тарту. 1964.

2. Математическое выделение элементарных единиц эпилитных лишайниковых сообществ. (В соавторстве с А. М. Волковой). Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту. 1965.

3. Samblike mikrosikstessioonidest erinevatel substraatidel /О микросукцессиях лишайников на различных субстратах/. (В соавторстве с Х. Х. Трассом). Докл. 7-го съезда естествоиспытателей Эстонии. Тарту, 1967.

4. Lihhenomeetria—kronoloogiline meetod /Лихонеметрия—хронологический метод/. Докл. 7-го съезда естествоиспытателей Эстонии, Тарту 1967.

5. Использование лишайников как индикаторов времени обнажения горных пород. Программа и тезисы докл. совещ. по проблемам фитоиндикации. Ленинград. 1967

6. О применении перфокарт при определении лишайников. Сборник докл. научной конф., посв. 100-летию со дня рожд. проф. Н. И. Кузнецова. Тарту. (В печати).

7. О закономерностях высотного распространения лишайников в высокогорьях (Главный Кавказский хребет, Заилийский Алатау). Сборник докл. научной конф., посв. 100-летию со дня рожд. проф. Н. И. Кузнецова. Тарту. (В печати).

8. Лишайники как компоненты некоторых биогеоценозов Полярного Урала. Мат. симп. по проблемам использования прир. ресурсов Крайнего Севера. Сывтывкар. (В печати).

9. Заметки о лихенофлоре и основные лишайниковые синузии стационара «Харп». В сб.: Споровые растения Урала. Свердловск. (В печати).

10. К лихенофлоре Полярного Урала. Флористические заметки. Тарту. (В печати).

11. Заметки о распространении желтых видов рода Rhizocarpon в СССР Флористические заметки. Тарту. (В печати).

12. О возрастной структуре лишайникового покрова морен некоторых ледников. В сб.: Новые данные о флоре и растительности Урала. Свердловск. (В печати).

13. Использование лишайников как индикаторов времени обнажения горных пород. В сб.: Проблемы фитоиндикации. Изд-во «Наука». Москва. (В печати).

14. Сопряженность между видами в лишайниковых синузиях. Мат. конф. по применению количественных методов в геоботанике. Москва. (В печати).

15. О методике изучения динамики лишайникового покрова высокогорий. Мат. Закавказской конф. по споровым растениям. Тбилиси. (В печати).

16. Об альпийских лишайниковых синузиях западной части Главного Кавказского хребта. Мат. Закавказской конф. по споровым растениям. Тбилиси. (В печати).

17 О перспективах совместного использования дендрохронологии и лихенометрии для познания динамики оледенения горных стран. Тезисы докл. конф. по дендрохронологии. Каунас. (В печати).