

на правах рукописи

АБДУЛЬМАНОВА СВЕТЛАНА ЮРИСОВНА

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРИРОСТА КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ
В ГРАДИЕНТАХ СРЕДЫ**

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2015

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель кандидат биологических наук
Эктова Светлана Николаевна

**Официальные
оппоненты:** **Мучник Евгения Эдуардовна**, доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт лесоведения РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии широколиственных лесов

Сони́на Анжелла Валерьевна, доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Петрозаводский государственный университет, профессор кафедры ботаники и физиологии растений

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Коми Научного центра Уральского отделения РАН

Защита состоится «26» мая 2015 г. в 13:30 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260-82-56, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru/>.

Автореферат разослан «27» марта 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. В бореальных и арктических экосистемах напочвенные лишайники являются одним из важных компонентов растительных сообществ. Их экологические функции многогранны: они формируют значительную долю общей биомассы растительного покрова, играют огромную роль в круговороте углерода, азота и фосфора, регулируют распространение высших растений, оказывают значительное влияние на гидротермические и эдафические условия почвенного слоя (Kershaw, 1985; Ahti, Oksanen, 1990; Jonson Čabrajić, 2009; и др.). Кроме того, эпигейные виды являются хорошим индикатором функционального состояния экосистем (Андреев, 1973; Boudreau, Payette, 2004; Магомедова, 2003). Неоспорима практическая значимость лишайников как важнейшего пищевого компонента в питании северных оленей при традиционном природопользовании северных народов.

Активное изучение лишайников, как кормовой базы, позволило накопить огромный пул информации об их запасах на локальном и региональном уровнях. Однако для системы рационального природопользования крайне востребованы данные о первичной продукции или годичном приросте. Кроме того, данные о скорости и возможности роста могут внести огромный вклад в понимание популяционной биологии лишайников и динамики сообществ с их участием (Yarranton, 1975; Holt, Bench, 2008). Несмотря на длительную историю анализа особенностей роста эпигейных лишайников, многие аспекты остаются не выясненными. В частности, по разным оценкам скорость прироста кустистых лишайников варьирует в широких пределах от 2 до 34% и зависит от огромного числа экологических факторов (Андреев, 1954; Karenlampi, 1974; Vasander, 1981; Толпышева и др., 2003; Holt et al., 2007; Jonson Čabrajić et al., 2010 и др.). Однако остро ощущается дефицит работ, анализирующих особенности прироста в разных природных градиентах, лимитирующую роль условий среды в варьирование его значений, и взаимодействие факторов. Остаются невыясненными особенности роста лишайников на фоне широтной зональности, фитоценотической приуроченности (болота, леса, тундры), орографии местности, от состава и структуры сообществ. Особый интерес представляет изучение прироста лишайников после различных нарушений и, прежде всего, выпаса оленей (Андреев, 1954; Boudreau, Paiette, 2004; Gaio-Oliveira et al., 2006 и проч.). Данные, оценивающие динамические аспекты годичного прироста кустистых лишайников в ходе как естественных (послепожарные демутации), так и антропогенных (выпас, механические нарушения) сукцессий, практически отсутствуют. Оценка закономерностей роста кустистых лишайников в самых разнообразных условиях среды создаст основу для экстраполяции и моделирования продукционных и восстановительных процессов в естественных и антропогенно-измененных экосистемах с доминированием лишайников.

Цель и задачи исследования. Цель работы – анализ особенностей линейного прироста кустистых лишайников в природных и антропогенных градиентах среды на территории Западной Сибири и Зауралья.

Для достижения цели поставлены и последовательно решены следующие задачи:

1. Определить годичный прирост кустистых лишайников на территории Западной Сибири и Полярного Урала, описать связь скорости роста с условиями окружающей среды.

2. Оценить уровень изменчивости прироста в зональном и высотном градиентах, в зависимости от фитоценотической и экотопической приуроченности, с учетом видоспецифичности.

3. Выявить соотношение процессов интеркалярного растяжения и отмирания слоевищ и оценить степень влияния на них факторов среды.

4. Проанализировать динамику прироста в ходе восстановительных сукцессий, определить вклад лимитирующих его факторов на разных этапах демутации.

5. Оценить скорость роста лишайников в градиентах среды на пастбищах северного оленя.

6. Охарактеризовать связь линейного прироста лишайников с приростом по биомассе.

Работа проведена на группе видов, относящихся к нескольким морфотипам: кустисто-разветвленные (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot, *C. rangiferina* (L.) F. H. Wigg, *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vězda, *C. stygia* (Fr.) Ruoss); шиловидные (*C. gracilis* (L.) Willd. var. *gracilis*); кустисто-лопастные (*Cetraria islandica* (L.) Ach., *C. laevigata* Rass., *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt & A. Thell). Именно они входят в группу высоко активных лишайников на территории Западно-Сибирской равнины, характеризуются высокими показателями встречаемости и обилия в составе многих растительных формаций (Эктова, 2012).

Научная новизна. Впервые на обширном материале проведен комплексный анализ скорости роста покровобразующих лишайников бореальной и тундровой зон: в широтном, долготном, высотном и фитоценотическом градиентах среды, что позволило оценить связь годичного прироста лишайников с широким спектром экологических условий. Получены оценки скорости интеркалярного растяжения и отмирания кустистых лишайников рода *Cladonia* на фоне климатических флуктуаций, данные о приросте кустисто-лопастных и шиловидных лишайников. Впервые показана динамика линейного прироста в ходе восстановительных и дигрессионных сукцессий. Предложена оригинальная методика расчета первичной продукции кустистых лишайников.

Теоретическое и практическое значение работы. Результаты исследования существенно расширяют знания об изменчивости прироста лишайников в градиентах среды на разных уровнях пространственной приуроченности. Понимание механизмов и темпов роста, степени влияния факторов среды на эти процессы позволяет дать научно

обоснованный прогноз развития сообществ с доминированием лишайников. Созданные массивы данных могут быть использованы для моделирования характера и сроков восстановления лишайникового покрова в ходе естественной и антропогенной динамики среды, что в настоящее время особенно актуально для тундровых экосистем в связи с интенсивной пастбищной эксплуатацией.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Прирост кустистых лишайников – очень переменчивый признак с четко выраженными зональными, высотными и ценоотическими различиями.

2. В широтном градиенте прирост лишайников определяется особенностями гидротермического режима территории, на региональном уровне – сочетанием локальных факторов среды (орографических, фитоценоотических) и уровнем антропогенной нагрузки.

3. При оценке первичной продукции и восстановительного потенциала кустистых лишайников использование универсальных значений прироста неправомерно: необходимо учитывать приуроченность лишайников к природно-климатическим зонам и растительным формациям, дифференцировано подходить к ненарушенным и трансформированным местообитаниям.

Степень достоверности и апробация результатов. Анализ значительного материала по модельным видам лишайников (около 14000 слоевищ 8 видов), собранного в широком спектре градиентов среды (зональном, высотном, орографическом, фитоценоотическом, на разновозрастных гарях и пастбищах северного оленя), и применение стандартных методов статистического анализа (дисперсионный, регрессионный, кластерный) обеспечивают достоверность полученных результатов и сформулированных на их основе выводов.

Данные, изложенные в диссертационной работе, были представлены на 8 Всероссийских конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (2008 – 2014), II (IV) Всероссийской молодежной научно-практической конференции «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2010), XVIII Симпозиуме микологов и лишенологов Балтики и собрании Северного лишенологического общества (Литва, Дубингяй (Dubingiai), 2011), Всероссийской конференции с международным участием «Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий» (Екатеринбург, 2012), Третьем съезде микологов России (Москва, 2012), Всероссийской конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана» (Республика Коми, Сыктывкар, 2013), XIX Симпозиуме микологов и лишенологов Балтики (Латвия, Талси (Talsi), 2014), Второй международной конференции «Лишенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований» (Санкт-Петербург, 2014).

Работа выполнялась при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (проект № 12-П-4-1043) и гранта РФФИ 12-04-31751, а также в рамках гранта Президиума УрО РАН по поддержке молодых ученых и аспирантов (11-4-НП-445).

Личный вклад автора. Автором выполнена работа по сбору полевого материала на 19 из 25 ключевых территорий. Автор лично выполняла общие геоботанические описания и описания лишеносинузий, проводила отбор образцов для определения прироста, плотности дернины и массы лишайников, осуществляла измерения лишайников на площадках мониторинга в сообществах лесотундры. Все камеральные работы, связанные с измерением образцов лишайников, а также созданием информационных массивов, математическим анализом данных, интерпретацией и обобщением полученных результатов проводились лично автором работы.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 20 научных работ, в том числе 2 статьи в издании, рекомендованном ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 193 страницах машинописного текста. Основной текст диссертации включает 40 рисунков и 55 таблиц, приложения – 11 таблиц, список литературы – 207 источника, из которых 104 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор глубоко признательна научному руководителю к.б.н. Эктовой С.Н., д.б.н. Головатину М.Г., к.б.н. Морозовой Л.М. за всестороннюю помощь и поддержку в ходе проведения полевых работ, предоставление первичных данных и образцов, активное обсуждение полученных результатов на разных этапах работы. Автор благодарна к.г.н. Ермохиной К.А. за предоставление части материала, коллективу лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты за участие в обсуждении предварительных результатов работы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. СКОРОСТЬ РОСТА ЛИШАЙНИКОВ И ЛИМИТИРУЮЩАЯ РОЛЬ ФАКТОРОВ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

В главе анализируются данные об особенностях биологии роста кустистых лишайников, лимитирующем влиянии экологических факторов среды на их прирост, связь физиологических процессов, обуславливающих рост лишайников, с температурными условиями, степенью увлажнения, освещенности, характеристиками субстрата. Показаны основные тенденции изменчивости относительного прироста кустистых лишайников в градиентах абиотических и биотических (особенности вертикальной и горизонтальной структуры, конкурентные отношения с высшими растениями) факторов среды. Обсуждаются вопросы, связанные с особенностями динамики лишайникового покрова после пожаров и под воздействием выпаса северных

олений, отмечен дефицит данных о скорости роста лишайников в ходе восстановительных сукцессий и под антропогенным прессом.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В диссертационной работе проанализированы материалы, собранные в период 2007-2014 гг. в 25 пунктах Западной Сибири и Полярного Урала. Особое внимание уделено ландшафтам и сообществам, где кустистые лишайники являются эдификаторами растительного покрова. Общие геоботанические описания были выполнены по стандартной методике (Полевая геоботаника, 1964), характеристика лишеносинузий – с учетом адаптированных в отношении лишайников методов (Магомедова, 2006). Оценивали видовой состав, встречаемость, обилие и покрытие видов, соотношение урсов и разных групп растений.

Для определения относительного и абсолютного прироста лишайников проводили измерения предельно увлажненных слоевищ с помощью электронного штангенциркуля (Garant 41 2618_150) и линейки. Расчет относительного прироста выполнен двумя способами: по **методу К.Н. Игошиной** (1939) – как результат деления длины всего лишайникового подеция на количество ветвлений, по **методу В.Н. Андреева** (1954) – с учетом скорости роста только живой части (деление длины живой части подеция на количество ветвлений). Последний способ имеет более широкое применение (Karenlampi, 1971; Sveinbjörnsson, 1990; Holt, Bench, 2007). Дополнительно оценивали *общую длину подеция, высоту живой части и их возраст, длину верхнего колена подеция*. Для определения *абсолютного прироста* на постоянных площадках ежегодно в течение четырех лет проводили промеры маркированных слоевищ лишайников без изъятия их из природной среды. На их основе были рассчитаны: *скорость интеркалярного растяжения слоевищ* – сумма годового растяжения отдельных колен живой части подеция за один вегетационный сезон, *скорость образования отмирающей части* слоевища за год – сумма высот мертвых колен, образовавшихся за вегетационный сезон, *абсолютный прирост* лишайников – разница между значениями интеркалярного прироста живой части слоевища и длиной отмерших колен, образовавшихся за 1 сезон наблюдений.

Общее число измеренных образцов составляет около 11000 подециев кустисто-разветвленных и около 2800 слоевищ кустисто-лопастных и шиловидных видов. В анализ включены материалы, охватывающие 250 геоботанических описаний и около 1500 описаний лишеносинузий из разных природных зон Западно-Сибирской равнины.

Климатические данные были получены с сайтов открытого доступа – «Погода России» (meteo.infospace.ru) и «Расписание погоды» (rp5.ru). Для создания массивов данных и первичных математических расчетов использовали программы MS Excel 2003, 2007, для статистической обработки применяли пакет *Statistica v. 8.0 (for Windows)*.

Глава 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Западно-Сибирская равнинная страна и горы Полярного Урала характеризуется четкими проявлениями широтной зональности и высотной поясности, что обусловлено выраженными градиентами распределения тепла и влаги. В целом климат региона характеризуется как континентальный с избыточным увлажнением на фоне недостаточной теплообеспеченности. В главе дается краткая климатическая, орографическая и фитоценотическая характеристика ключевых участков, заложенных в пределах бореальной и тундровой природно-климатических зон с учетом их подзональных единиц (южная, средняя и северная тайга, лесотундра, южные и северные субарктические, арктические тундры). Приведены таблицы, составленные на основании собственных геоботанических описаний, демонстрирующие структуру живого напочвенного покрова в пунктах отбора проб с учетом степени трансформации сообществ под действием антропогенных факторов среды или периода восстановления после нарушения.

Глава 4. ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ЗОНАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

4.1 Варьирование относительного прироста в градиентах абиотических и биотических факторов

В исследуемом диапазоне природных условий на территории Западной Сибири относительный линейный прирост лишайников рода *Cladonia* варьирует от 1.3 до 12.0 мм/год. В зональном градиенте скорость роста значительно снижается с юга на север: южная тайга – $7.3 \pm 1.3SD$, средняя тайга – $6.3 \pm 1.3SD$, полоса северотаежных редкостойных лесов – $5.4 \pm 2.0SD$, лесотундра – $3.7 \pm 1.1SD$, южные субарктические тундры – $2.3 \pm 0.6SD$, северные субарктические тундры – $2.6 \pm 0.6SD$, арктические тундры – $2.5 \pm 0.7SD$. В среднем прирост кустистых лишайников в лесных формациях значительно выше (в 2.5 раза), чем в тундровых и лесотундровых сообществах. Полученная закономерность коррелирует с динамикой климатических показателей (Рисунок 1).

Результаты одномерных регрессионных анализов показали, что на территории Западной Сибири прирост лишайников зависит от всех рассматриваемых гидротермических параметров. При этом наиболее значимым фактором является сумма активных температур, который объясняет 72 % дисперсии ($\beta=0.82$; $R^2_{adj}=0.72$; $p<0.01$). Количество осадков и относительная влажность воздуха в дни с активными температурами менее значимые факторы, объясняющие 56 % ($\beta=0.74$; $R^2_{adj}=0.56$; $p<0.01$) и 55% ($\beta=-0.73$; $R^2_{adj}=0.55$; $p<0.01$) дисперсии, соответственно. Методом множественной регрессии с использованием forward сортировки был проанализирован совместный вклад

всех трех климатических показателей в изменчивость относительного прироста лишайников. Наиболее значимая регрессионная модель (относительный прирост= $9.99+0.001x-0.09z$, где x – сумма активных температур, z – относительная влажность) показывает, что совместное влияние количества суммы активных температур и относительной влажности воздуха обуславливает до 50 % изменчивости относительного прироста ($\beta_{\text{акт.т}}=0.44$ и $\beta_{\text{отн.влажн.}}=-0.35$; $R^2_{\text{adj}}=0.50$; $p \ll 0.01$). Оценка изменчивости показателей длины живой части подеция и колена первого года жизни в полной мере подтверждают высокую чувствительность ростовых процессов у лишайников к изменению гидротермических условий среды в зональном градиенте.

Анализ видоспецифичных особенностей прироста показал, что в условиях южной и северной тайги, и лесотундры наибольший прирост характерен для *C. rangiferina* и *C. stygia*, средней тайги – для *C. stellaris* (Рисунок 1). Наименьшие показатели прироста вдоль зонального градиента повсеместно наблюдаются у *C. arbuscula*. По результатам регрессионного анализа вклад гидротермических условий в изменчивость относительного прироста каждого конкретного вида близок к варьированию значений усредненной скорости роста кустисто-разветвленных лишайников вдоль зонального градиента.

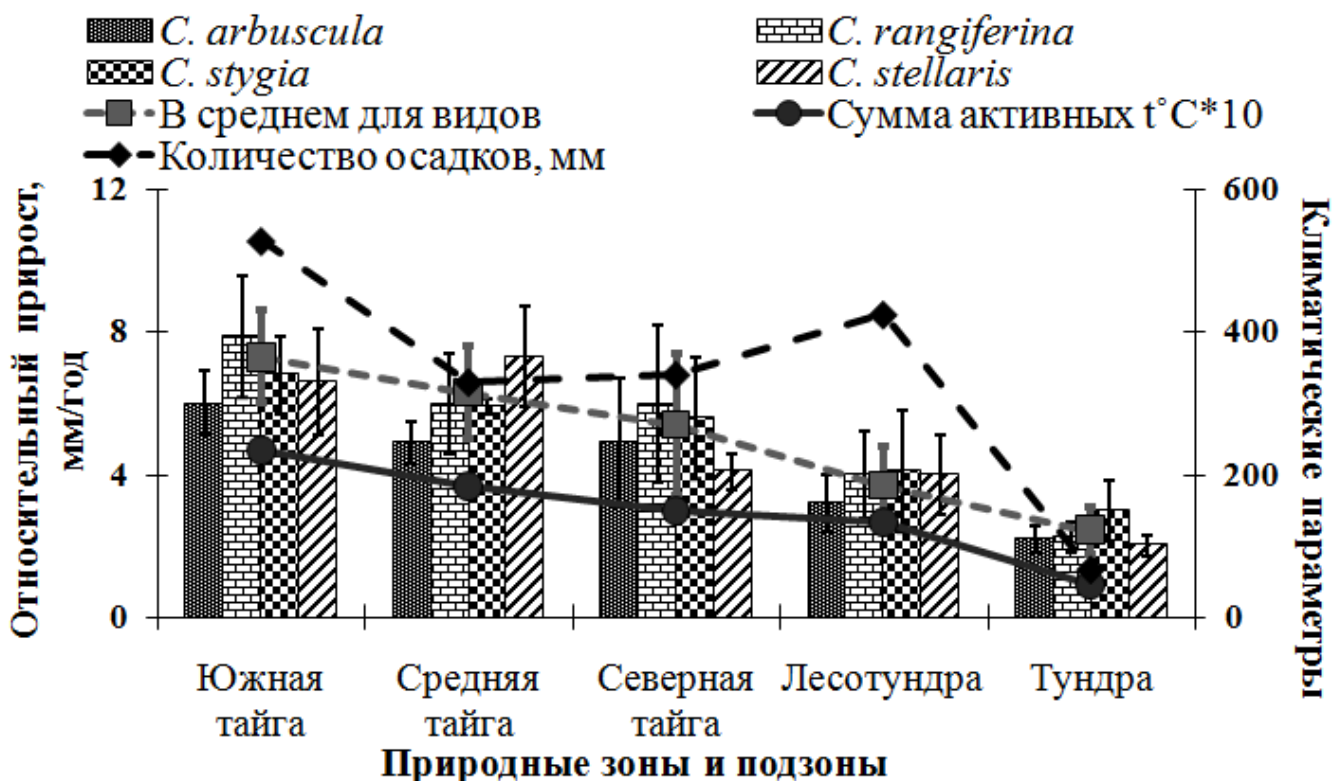


Рисунок 1 – Изменчивость прироста кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia* на фоне динамики гидротермических условий среды в градиенте широтной зональности

В пределах каждой природно-климатической единицы на территории Западной Сибири с использованием однофакторного дисперсионного и одномерного

регрессионного анализом проведена оценка изменчивости скорости роста лишайников в зависимости от фитоценологических и экотопических условий среды. В градиенте таежной зоны не выявлено значимых различий скорости роста модельных видов из разных лесных ассоциаций в пределах одной серии лесов (например, светлохвойных). Предполагается, что под пологом леса большее значение имеют особенности микроэктопа, субстрата и строения синузий, а не тип фитоценоза, что согласуется с данными, полученными для европейской части России (Толпышева и др., 2003). Значимыми факторами биотической среды являются доля мхов в структуре живого напочвенного покрова, особенно в условиях южной тайги ($\beta = 0.53$; $R^2_{adj} = 0.25$; $p = 0.05$), и мощность мохово-лишайниковой дернины ($\beta = 0.88$; $R^2_{adj} = 0.82$; $p < 0.01$). Значимость последнего фактора, и разных аспектов строения напочвенного покрова, возрастает при переходе от типичных лесных формаций к разреженным древостоям полосы северотаежных редкостойных лесов и открытым местообитаниям лесотундры.

На примере лесотундры выявлено, что варьирование значений прироста отмечено не только в разных типах фитоценозов, но и в зависимости от их положения в рельефе, его расчлененности. Показано, что прирост подстилки из сообществ, приуроченных к склонам холмов значимо выше ($F(4, 40)=12.58$, $p < 0.01$), чем с вершин водоразделов и ложбин стока, что, вероятно, связано с более благоприятными для роста условиями увлажнения и ветрового режима. Приуроченность подстилки к разным растительным группировкам и формам нанорельефа не оказывает значимого влияния на прирост изучаемых видов. Наибольший вклад в изменчивость прироста лишайников вносят такие фитоценологические показатели как сомкнутость кустарникового яруса ($\beta \sim 0.08-0.34$; $R^2_{adj} \sim 0.44-0.58$; $p < 0.01$), доля лишайников в напочвенном покрове – 39-43% ($\beta \sim -0.06-0.57$; $R^2_{adj} \sim 0.39-0.43$; $p < 0.01$) и мощность мохово-лишайникового яруса – 20-25% ($\beta \sim 0.13-0.91$; $R^2_{adj} \sim 0.20-0.25$; $p < 0.05$). В тундровой зоне на фоне интенсивных пастбищных нагрузок не выявлено значимых различий скорости роста модельных видов из разных природно-климатических подзон и типов фитоценозов, значимым фактором среды оказалась только мощность дернины ($\beta = 0.25$; $R^2_{adj} = 0.06$; $p = 0.02$).

На фоне высотной поясности в горах Полярного Урала в диапазоне высот от 200 до 650 м н.у.м. наблюдается постепенное снижение скорости роста с увеличением высоты над уровнем моря (Рисунок 2). При этом в крайних точках анализируемого высотного ряда наблюдаются значимые различия прироста лишайников: 3.83 ± 1.34 SD в нижней части горно-тундрового пояса и 2.68 ± 0.63 SD – на границе горных тундр и пояса холодных гольцовых пустынь ($F(1, 12)=5.31$, $p=0.04$). При более детальном разделении на высотные уровни (например, через 100 м) значимых различий не наблюдается.

В фитоценологическом градиенте прирост в горных кустарниковых тундрах значимо выше, чем в чистых лишайниковых и кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах. Из числа биотических факторов значимыми являются сомкнутость кустарникового яруса и

доля лишайников в напочвенном покрове, в случае если последний фактор оказывает положительное влияние на рост всех кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia*, то повышение сомкнутости кустарников неблагоприятно для *C. stellaris*.

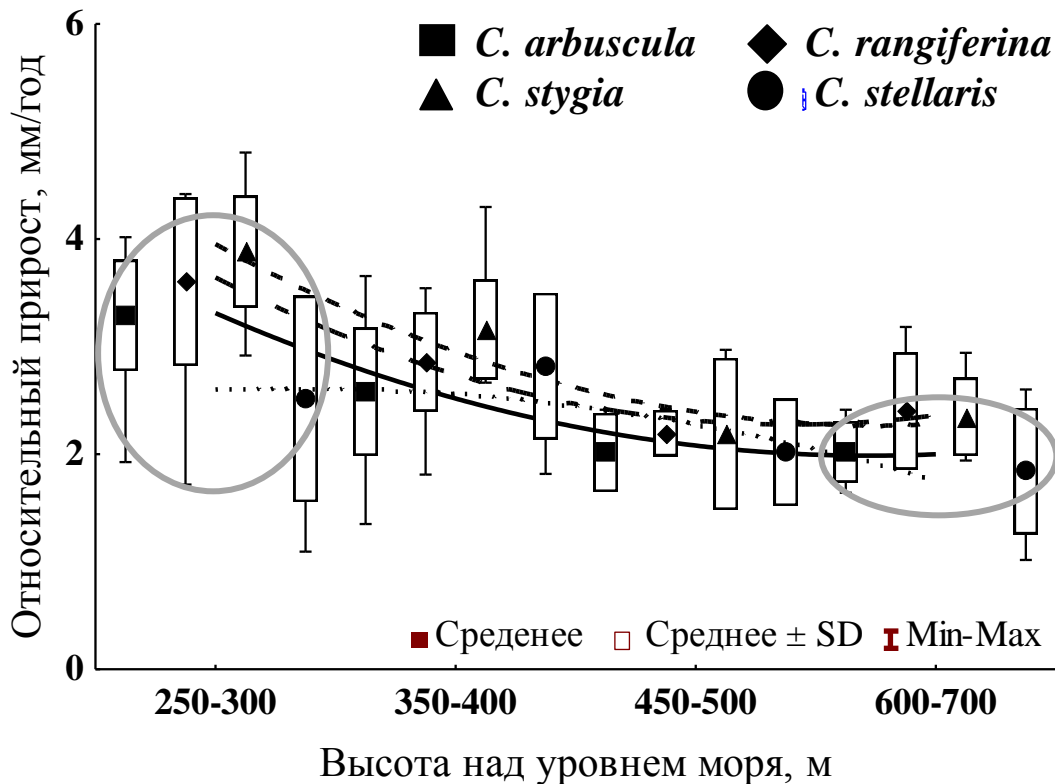


Рисунок 2 – Динамика прироста кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia* в градиенте высот

4.2 Варьирование других ростовых показателей кустистых лишайников в градиентах факторов среды

С целью оценки скорости интеркалярного растяжения и образования отмирающих колен у кустистых лишайников, определения абсолютных значений прироста, а также их изменчивости на фоне климатических флуктуаций проводили измерения подцелиев без изъятия из природной среды. Исследование было выполнено в пределах лесотундры в течение четырех сезонов (2011-2014 годы), характеризующихся контрастными гидротермическими условиями вегетационного периода: 2011 \approx «теплый», 2012 \approx «жаркий» и 2013 \approx «сухой» сезон. На протяжении 3-х сезонов наблюдений отмечена тенденция к снижению скорости растяжения при переходе от «теплого» со средним увлажнением к «жаркому» и в итоге «сухому» году (Таблица 1). Темпы интеркалярного роста замедляются, соответственно, на 10 и 2% в 2012 и 2013 гг. ($F(2, 215)=4.52, p=0.01$), что объясняется значительным дефицитом влаги при резком снижении количества осадков на фоне повышения температуры воздуха. Наибольшие колебания показателя интеркалярного растяжения отмечены в горных кустарничково-лишайниковых тундрах, тогда как в равнинных сообществах динамика на протяжении трех сезонов была незначительна.

Изменчивость скорости отмирания по сравнению с растяжением подошвы имеет свои особенности. Так в 2012 г. образование мертвых колен было замедленным (на 23%) ($F(2, 215)=5.74$, $p<0.01$), тогда как в 2013 г., в условиях длительного дефицита влаги и развития деструктивных процессов, возросло на 6%. Наибольшие изменения также отмечены в открытых типах горных тундр.

Максимальные значения абсолютного прироста выявлены в 2012 г. в равнинных тундрах (различия с другими сезонами незначимы: $F(2, 215)=1.90$, $p<0.15$), когда интеркалярное растяжение значительно превышало скорость отмирания. В 2011 и 2013 гг. значения абсолютного прироста сходны.

Таблица 1 – Значения ростовых параметров слоевищ кустистых лишайников в равнинных и горных тундрах в 2011-2013 годах

Территория / Год исследования	Равнинная лесотундра		Горные тундры	
	Хср±SD	min-max	Хср±SD	min-max
	Скорость интеркалярного растяжения, мм/год			
2011	7.74±1.77	5.46-11.74	9.43±2.19	6.41-16
2012	8.17±1.86	4.72-13.19	7.53±1.9	3.91-13.5
2013	7.65±1.9	4.7-13.87	7.73±2.45	3.5-14.61
	Скорость отмирания, мм/год			
2011	4.12±2.23	0-10.21	7.04±2.32	2.67-12.47
2012	3.51±1.95	0-7.53	5.17±2.28	2.17-13.88
2013	4.37±2.02	1.7-13.91	4.9±2.7	0-13.3
	Абсолютный прирост, мм/год			
2011	3.62±1.69	-0.65-6.48	2.38±1.58	-1.02-5
2012	4.51±1.66	0-8.29	2.5±1.42	-0.37-4.84
2013	3.28±1.2	-0.04-6.06	2.83±1.38	-2.79-5.73

Оценка многолетней динамики абсолютного прироста слоевищ на разных уровнях ландшафтной и фитоценотической приуроченности показала, что формируемые лишайниками сообщества находятся в равновесном состоянии, скорость растяжения в значительной степени уравновешивается процессами отмирания нижних колен. Однако на фоне естественной динамики (температурные инверсии, подвижность субстрата, сползание мохово-лишайниковой дернины вниз по склону) и механических воздействий (умеренный зимний выпас, рекреация) они не достигают стадии климакса.

4.3 Общие закономерности изменчивости прироста кустистых лишайников на севере Западной Сибири

В зональном и высотном градиентах среды выявлена общая закономерность – относительный прирост кустисто-разветвленных лишайников снижается на фоне ужесточения гидротермических условий среды, а именно с юга на север и с подъемом в

горы. Сравнение равнинных и горных сообществ-аналогов показало, что в горах скорость прироста и диапазон ее изменчивости ниже, чем на равнине. Главным фактором среды, обуславливающим изменчивость относительного прироста, является теплообеспеченность территории в сочетании с достаточным увлажнением. На региональном уровне высокая изменчивость скорости роста определяется орографическими особенностями и фитоценотическим обликом территории. В условиях лесной зоны на первый план выходят характеристики местообитаний и субстратов. При переходе от таежной зоны к открытым местообитаниям повышается роль биотических факторов среды (особенности вертикальной и горизонтальной структуры сообществ).

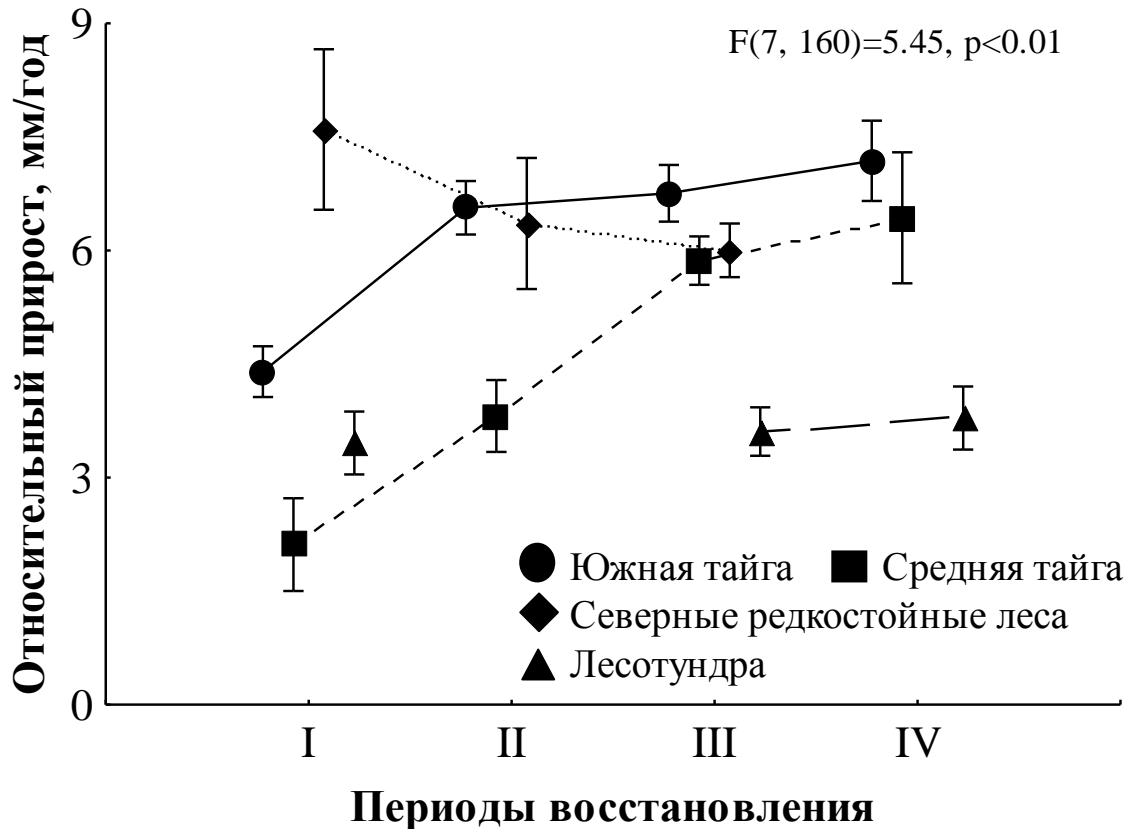
Глава 5. ДИНАМИКА РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК КУСТИСТО-РАЗВЕТВЛЕННЫХ ЛИШАЙНИКОВ В ХОДЕ ПИРОГЕННОЙ И ПАСТБИЩНОЙ ДЕМУТАЦИИ

5.1 Особенности прироста лишайников в ходе послепожарной сукцессии

Средние показатели годового прироста лишайников рода *Cladonia* на обследованных гарях Западной Сибири варьировали в широких пределах (от 1.2 до 11.9 мм/год) не только в зональном градиенте, но и относительно временного фактора (5-100 лет после пожара). Наименьшие значения прироста вдоль всего возрастного ряда гарей отмечены в условиях лесотундры. Наибольшая скорость роста лишайников на начальных этапах восстановления напочвенного покрова показана в сообществах полосы северных редкостойных лесов. На гарях старше 40 лет восстанавливается изменчивость и средние показатели, обусловленные принадлежностью к природно-климатической зоне.

Зональные особенности изменчивости прироста кустистых лишайников в ходе постпирогенной демутации связаны с фитоценотическими и экотопическими условиями территорий. Так, в южной и средней тайге сообщества с доминированием лишайников характерны для выровненных водораздельных пространств с песчаными субстратами, на которых огонь распространяется быстро, охватывая значительные площади. В полосе северных редкостойных лесов и лесотундре сообщества лишайников находятся в мозаичных экотопических и криогенных условиях, где огонь проходит не равномерно и сохраняются значительные участки исходной растительности. Так, в постпирогенных сообществах средней тайги, где восстановление напочвенного покрова протекает в соответствии с классической схемой послепожарной демутации (Maikawa, Kershaw, 1976; Нешатаев и др., 2002), скорость роста кустисто-разветвленных лишайников на гарях возрастом до 35 лет минимальна и ниже, чем на аналогичных этапах демутации в условиях лесотундры (Рисунок 3). В ходе дальнейшего восстановления, прирост модельных видов возрастает примерно в 5 раз (с 1.8 до 9.7 мм/год), как и другие высотно-возрастные параметры: длина живой части – в 2-5 раз, общая длина подцедия – в

3-10 раз, относительный возраст – в 2-3 раза. Стабилизация скорости роста и длины живой части спустя 40-60 лет после пожара свидетельствует о переходе лишайниковых слоевищ в период обновления подстилки в понимании В.Н. Андреева (1954), когда интеркалярное растяжение уравнивается скоростью отмирания, что свидетельствует о достижении максимального продукционного статуса. Результаты дисперсионного анализа демонстрируют значимые различия относительного прироста лишайников на разновозрастных гарях средней тайги моложе 70 лет ($F(3, 37)=16.67$; $p<<0.01$).



I – гарь 5-20 лет; II – гарь 25-35 лет; III – гарь 40-60 лет; IV – гарь старше 70 лет
 приведены средние значения параметра с учетом стандартной ошибки среднего

Рисунок 3 – Изменчивость относительного прироста кустисто-разветвленных лишайников в ходе послепожарной восстановительной сукцессии

Изменение скорости роста разных модельных видов лишайников полностью соответствует данной схеме изменчивости. Однако *C. arbuscula* раньше других достигает максимума прироста (на гарях 40-60 лет), у *C. rangiferina* и *C. stellaris* стабилизация скорости роста показана на гарях старше 70 лет. Как известно, последние два вида характерны для сукцессионно более поздних стадий восстановления (Kershaw, 1978; Ahti, Oksanen, 1990).

Неравномерное выгорание напочвенного покрова в лесах южной тайги способствует более быстрому восстановлению и структуры мохово-лишайниковых синузий, и скорости роста лишайников по сравнению со среднетаежными лесами. Виды рода

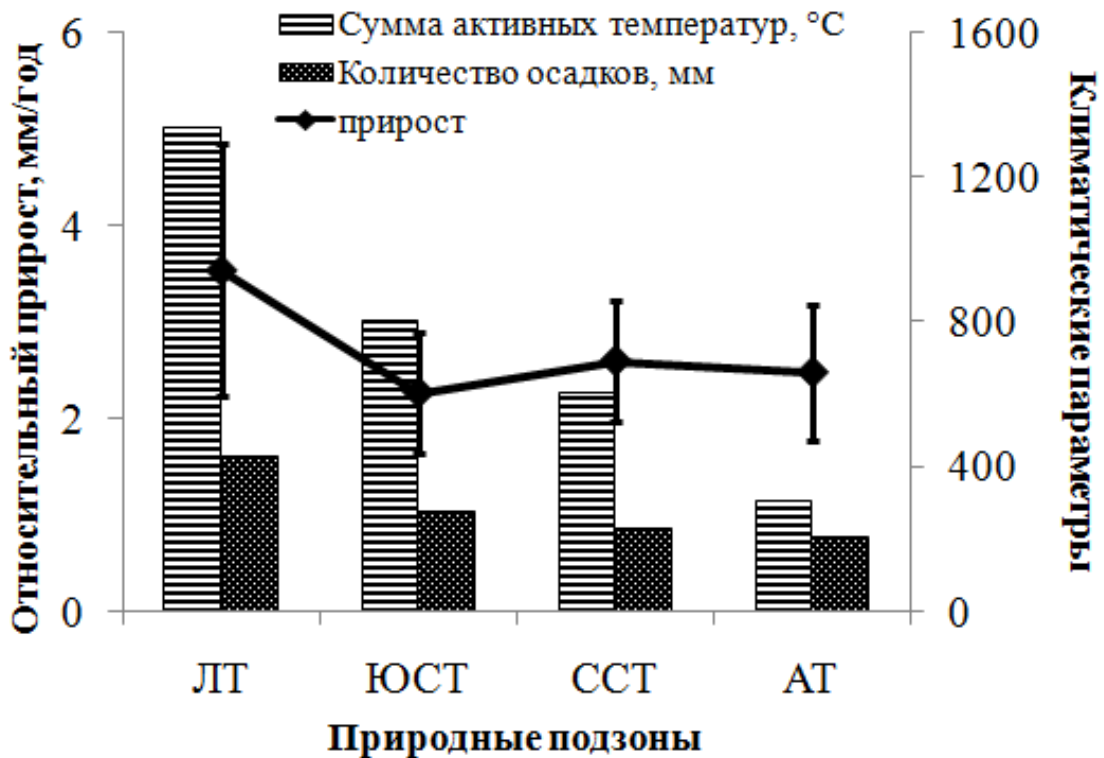
Cladonia достигают стабильного уровня прироста уже через 20-35 лет после пожара. В постпирогенном временном ряду прирост лишайников растет от 1.2 до 10.9 мм/год. Наибольшее увеличение скорости роста наблюдается в период от 9-15 до 20-35 лет после пожара ($F(1, 36)=15.09$, $p<0.01$). Скорость роста на гарях средней и южной тайги в наибольшей степени определяется мощностью лишайниковой дернины ($\beta=0.44$; $R^2_{adj}=0.31$; $p<0.01$ и $\beta=0.67$; $R^2_{adj}=0.40$; $p<<0.01$) и временем восстановления ($\beta=0.50$; $R^2_{adj}=0.28$; $p<0.01$ и $\beta=0.40$; $R^2_{adj}=0.16$; $p<0.01$), а в сообществах средней тайги значимой является также сомкнутость лишайникового яруса ($\beta=0.38$; $R^2_{adj}=0.14$; $p<0.01$). В сообществах поздних сукцессионных этапов на фоне монодоминирования *C. stellaris* вклад всех биотических факторов среды становится незначим.

В ходе послепожарного восстановления лишайниковых сообществ в полосе северных редкостойных лесов и лесотундре значимые различия в скорости роста кустистых лишайников на разных этапах постпирогенной сукцессии не выявлены (Рисунок 3). Здесь в полной мере сохраняются зональные особенности прироста – в сообществах северных редкостойных лесов скорость роста значимо выше, чем в лесотундровых фитоценозах вдоль всего временного ряда послепожарной демутиации ($F(1, 69)=47.02$; $p<<0.01$). При этом на разновозрастных гарях лесотундры вклад фактора времени в изменчивость скорости роста довольно высок (до 43%, $\beta=0.64$; $R^2_{adj}=0.43$; $p<<0.01$), вклад биотических условий среды значительно меньше. Во всех природных зонах значительный вклад в восстановление скорости прироста кустисто-разветвленных видов в ходе послепожарной демутиации вносит увеличение мощности мохово-лишайникового яруса.

5.2 Особенности прироста лишайников на пастбищах северного оленя

На севере Западной Сибири на летних и зимних пастбищах северного оленя при существующей интенсивности выпаса и современном состоянии растительного покрова относительный линейный прирост кустисто-разветвленных лишайников варьирует от 1.2 до 8.8 мм/год. При этом максимальные значения прироста выявлены в условиях лесотундры, а минимальные – в сообществах южных субарктических тундр (Рисунок 4).

Оценка скорости роста лишайников на разносезонных пастбищах показала, что прирост подцеиев на зимних угодьях значительно превышает скорость роста кустисто-разветвленных лишайников на летних пастбищах. Выявлено, что интенсивные пастбищные нагрузки нивелируют зональные различия прироста кустистых лишайников, что хорошо проявляется на примере Ямала, где значимые различия по подзонам отсутствуют, несмотря на значительную протяженность полуострова с севера на юг (около 750 км), выраженную широтную дифференциацию растительного покрова и климатических условий (Природа Ямала, 1995). Усредненные значения прироста для всего полуострова варьируют от 2.3 до 2.7 мм/год.



ЛТ – лесотундра; ЮСТ – южные субарктические тундры; ССТ – северные субарктические тундры; АТ – арктические тундры

Рисунок 4 – Изменчивость относительного прироста лишайников рода *Cladonia* на пастбищах северного оленя на севере Западной Сибири

Сравнение полученных результатов с показателями 30-80 годов XX века демонстрирует, что современные максимальные значения прироста кормовых видов лишайников на Ямале соответствуют нижней границе варьирования скорости роста лишайников на севере России (Андреев, 1954; Щелкунова, 1979; Полежаев, 1983). В среднем в настоящее время скорость роста кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia* на полуострове Ямал в 2.5-4.5 раз ниже, чем в 30-х годах XX века (Андреев, 1934; Андреев, 1954).

Оценка возможности восстановления и скорости прироста сильно угнетенных кустистых лишайников (высота подстилки 1-1.5 см, мертвая часть отсутствует) после снятия фактора пастбищной нагрузки была проведена на экспериментальных площадках в северных субарктических тундрах, изолированных от доступа оленей (огороженных) в 1993-1995 гг. (Магомедова, Морозова, 1997). Сравнительный анализ образцов лишайников с участков, изъятых из-под выпаса и расположенных рядом (подверженных интенсивному выпасу) показал отсутствие между ними значимых различий по показателям прироста. Отмечена лишь тенденция возрастания относительного прироста при снятии пастбищной нагрузки (Таблица 2). Среди модельных видов наибольшим восстановительным потенциалом на пастбищах обладает *C. stygia*.

Таким образом, темпы восстановления скорости роста лишайников в условиях перевыпаса крайне низкие. Даже спустя 20 лет после изъятия из-под выпаса скорость

прироста далеко не соответствует показателям, характерным для не- или слабонарушенных сообществ тундровой зоны, а пастбища не обладают кормовыми запасами лишайников.

Таблица 2 – Изменчивость прироста лишайников рода *Cladonia* в сообществах под выпасом и изъятых из под выпаса

Площадки, состояние дернины / Вид	Под выпасом				Огороженные участки без выпаса	
	дернина 1 см		дернина 1.5-2 см		дернина 2.5-3 см	
	Хср+SD	min-max	Хср+SD	min-max	Хср+SD	min-max
<i>C. arbuscula</i>	2.19±0.36	1.63-2.96	2.33±0.45	1.68-3.36	2.55±0.45	1.78-3.86
<i>C. rangiferina</i>	2.28±0.26	1.73-2.61	2.47±0.37	1.90-3.41	2.53±0.61	1.38-3.69
<i>C. stygia</i>	2.78±0.58	2.07-4.26	3.57±0.58	2.61-4.26	3.43±0.72	2.18-4.87

5.3 Основные тенденции изменчивости высотно-возрастных параметров лишайников под воздействием разных типов нарушения

Особенности восстановления лишайникового покрова и динамика роста кустистых лишайников определяются степенью нарушения исходных сообществ. При полном нарушении напочвенного покрова в результате пожара значительное увеличение прироста происходит скачками в следующие временные отрезки – 10-20, 25-35 и 40-60 лет после пожара – с дальнейшей стабилизацией. Факторами, обуславливающими скорость роста лишайников после нарушения, являются: фактор времени, нарастание мощности лишайниковой дернины и покрытия лишайников. При неполном выгорании исходных сообществ на горях наблюдается ускоренное восстановление структуры напочвенного покрова и более быстрое достижение стабильного уровня прироста. При крайне интенсивном воздействии происходит нарушение зональных особенностей прироста кустистых лишайников, как например, на молодых горях средней тайги. Однако достаточный временной период демутации без повторных нарушений способствует восстановлению тенденций изменчивости прироста.

Постоянное воздействие интенсивных антропогенных нагрузок ведет к значительному искажению зональных и сукцессионных трендов изменчивости скорости роста лишайников. Так, например, средние показатели прироста на летних пастбищах полуострова Ямал на фоне интенсивного выпаса значительно снижены, а период времени, требующийся для восстановления всех ростовых показателей, значительно удлинен. Через состояние лишайникового покрова, его целостности и наличия достаточно сформированного слоя отмирающей части дернины (от 2-4 и более см), которая отвечает за накопление влаги, прослеживается опосредованное воздействие фактора влажности на прирост кустистых лишайников. При механическом нарушении мохово-лишайниковой, дернины временной период, когда слоевица физиологически

способны удерживать влагу и растягиваться, существенно сокращается, что ведет к снижению показателей скорости роста.

Глава 6. СВЯЗЬ ЛИНЕЙНОГО ПРИРОСТА КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ С ПРИРОСТОМ ПО БИОМАССЕ

В современных условиях все более актуальными становятся методы оценки первичной продукции, не нарушающие структуру растительности, но способные охватить большие территории и дать хорошую статистически обоснованную выборку (Moen, 2006; Jonson Čabrajić, 2009). Для кустистых лишайников эта задача реализуема достаточно легко, благодаря особенностям их морфологии и роста, так как первичная продукция кустисто-разветвленных видов напрямую связана с размерами слоевищ (Moen et al., 2007) и со скоростью их линейного прироста (Салазкин, 1937; Андреев, 1954).

В работе предложена оригинальная методика пересчета показателей относительного линейного прироста кустистых лишайников в прирост по биомассе. Для этого была проанализирована структура 264 описаний лишайносинузий на площадках 10x10 см, а также проведено взвешивание порядка 220 образцов лишайниковых слоевищ. При определении продуктивности кустисто-разветвленных лишайников необходимо рассматривали следующие параметры: скорость и долю ежегодного прироста живой части подеция (процент от длины), индивидуальную площадь подеция, плотность дернины, вес 1 см верхушки и 1 см средней части подеция.

Несмотря на существенные различия скорости роста лишайников в градиентах среды, как было показано в главах 4 и 5, процент растяжения живой части слоевищ кустисто-разветвленных видов варьирует незначительно и составляет 7-13%, т.е. не зависит от зональной и фитоценотической приуроченности. Это позволяет нам экстраполировать данные о величине прироста для видов прочих морфотипов (шиловидных и кустисто-лопастных), полученные для условий равнинной лесотундры, на другие районы исследования.

Методика расчета первичной продукции.

Масса живой части подеция рассчитывается по формуле 6.1:

$$(m_{\text{жив}}): m_{\text{жив}} = m_{1\text{см}} + m_{\text{ср.ч.}} * (h_{\text{жив}} - 1) \quad (6.1)$$

Для определения прироста живой части слоевища по массе (v) использовалась формула 6.2:

$$v = (m_{\text{жив}} * \% \text{линейного прироста}) / 100 \quad (6.2)$$

Таким образом, мы получаем данные о приросте по массе одного подеция исследуемого вида.

На следующем этапе рассчитывается средняя площадь одного подеция (S_p) по формуле 6.3

$$S_p = C / D \quad (6.3)$$

где, C – покрытие данного вида в образце; D – плотность (количество) подцеиив данного вида в образце.

Среди анализируемых модельных видов средняя площадь одного подцеиия варьирует 0.06 до 2.25 см², минимальная – у *C. gracilis*, максимальная – у *C. stellaris*.

Для прочих учетных площадок (оптимальный размер 25x25 см) с подробными описаниями лишайникового покрова рассчитывается количество подцеиив (D) каждого модельного вида с использованием формулы 6.4

$$D = C / S_p \quad (6.4)$$

Первичная продукция (P) каждого модельного вида (на учетную площадку) в рассматриваемых типах сообществ рассчитывается, исходя из формулы 6.5.

$$P = v * D \quad (6.5)$$

На последнем этапе осуществляется пересчет первичной продукции лишайников на площадку в стандартные единицы измерения, например, г/м²*год.

Суммарные значения рассчитанной продукции модельных видов на имеющейся у нас выборке для условий лесотундры варьируют в пределах от 6.7 до 61.4 г/м²*год. Эта продуктивность обеспечивает при доминировании кустистых видов в разных типах сообществ запас массы лишайников от 122 – до 573 г/м². Полученные цифры хорошо согласуются с данными о запасах массы лишайников восточного макросклона Полярного Урала (Морозова и др., 2006), для которых в настоящее время есть актуальные данные о структуре запасов лишайников в широком диапазоне фитоценозов. Кроме того, рассчитанная нами ежегодная продукция для основных модельных видов лишайников на севере Западной Сибири составляет 7-13 % от имеющихся запасов биомассы, что укладывается в средние показатели (11%) для Субарктики, полученные при использовании метода укусов (Kärenlampi, 1988).

Таким образом, предложенный метод пересчета прироста по высоте в прирост по биомассе, можно рассматривать как точную экспресс-оценку первичной продуктивности сообществ с доминированием кустисто-разветвленных видов лишайников, позволяющую определить необходимые показатели при минимальном нарушении растительного покрова и трудозатрат.

ВЫВОДЫ

1. Скорость роста кустистых лишайников в пределах Западно-Сибирской равнины снижается в градиентах широтной и высотной поясности с юга на север и с поднятием в горы на фоне ужесточения гидротермических условий среды. Различия могут достигать 2.5-3 кратных значений.

2. К основным факторам, лимитирующим прирост лишайников, относятся: климатические (теплообеспеченность в сочетании с достаточным увлажнением),

орографические особенности местности и фитоценотический облик территории, целостность мохово-лишайникового яруса.

3. Вклад абиотических и биотических условий среды в варьирование показателей прироста зависит от зональной приуроченности территории: при переходе от лесных формаций к тундровым повышается степень влияния горизонтальной и вертикальной структуры почвенного покрова, в тоже время микроэкологические условия и структура синузид становятся незначимыми.

4. Динамика ростовых процессов у лишайников рода *Cladonia* демонстрирует высокую изменчивость на фоне климатических флуктуаций: межгодовые колебания интеркалярного растяжения и скорости образования мертвых колен могут достигать 3.5-16 мм/год (16-56% от длины живой части). Однако особенности структуры сообществ, приуроченность в рельефе могут сглаживать влияние абиогенных факторов.

5. Значительный вклад в изменчивость скорости роста слоевищ вносят видовые особенности лишайников. Несмотря на сходные тенденции изменения прироста в зональном или высотном градиентах, для разных модельных видов оптимальные условия для роста отмечены в разных природно-климатических зонах.

6. Изменчивость скорости роста кустистых лишайников в ходе послепожарной демуляции напрямую зависит от степени нарушения почвенного покрова: линейный прирост постепенно увеличивается в 1.5-5 раза по мере смыкания лишайникового покрова и нарастания мощности дернины и стабилизируется через 40-60 лет после пожара.

7. Постоянное воздействие интенсивных антропогенных нагрузок приводит к нарушению динамики прироста кустистых лишайников на фоне зональных градиентов и в ходе восстановительных сукцессий.

8. Предложена методика расчета продукции кустистых лишайников, основанная на данных о скорости роста подстилки и структуре лишайникового покрова.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Абдульманова С.Ю., Эктова С.Н. Соотношение прироста по высоте и по биомассе у кустистых лишайников / С.Ю. Абдульманова, С.Н. Эктова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2013. – Т. 15, № 3(2). – С. 688-691.

2. Абдульманова С.Ю., Эктова С.Н. Эколого-флористическое разнообразие сообществ среднетаежных лесов Западной Сибири / С.Ю. Абдульманова, С.Н. Эктова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, № 1(5). – С. 1175-1179.

Публикации в прочих изданиях:

3. Абдульманова С.Ю. Особенности формирования запасов лишайникового покрова на горях / С.Ю. Абдульманова // Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее) : материалы конф. молодых ученых (Екатеринбург, 30 марта – 3 апр. 2009 г.) – Екатеринбург, 2009. – С. 10-14.

4. Абдульманова С.Ю. Зональные особенности динамики видового состава лишайников в ходе пирогенной сукцессии / С.Ю. Абдульманова // Экология от южных гор до северных морей : материалы конф. молодых ученых (Екатеринбург, 19 – 23 апр. 2010 г.) – Екатеринбург, 2010. – С. 7-15.

5. Абдульманова С.Ю., Эктова С.Н. Виды-индикаторы пирогенных сукцессий лишайникового покрова лесотундровых и таежных лесов Западной Сибири / С.Ю. Абдульманова, С.Н. Эктова // Перспективы развития и проблемы современной ботаники : материалы II (IV) всероссийской молодежной научно-практич. конф. (Новосибирск, 5 – 8 окт. 2010 г.). – Новосибирск, 2010. – С. 153-156.

6. Абдульманова С.Ю. Зональные особенности прироста лишайников на горях / С.Ю. Абдульманова // Экология: сквозь время и расстояние : материалы конф. молодых ученых (Екатеринбург, 11 – 15 апр. 2011 г.). – Екатеринбург, 2011. – С. 11-14.

7. Абдульманова С.Ю. Зависимость размерно-возрастных параметров покрововообразующих лишайников от условий местообитания / С.Ю. Абдульманова // Экология: традиции и инновации : материалы конф. молодых ученых (Екатеринбург, 9 – 13 апр. 2012 г.). – Екатеринбург, 2012. – С. 5-14.

8. Абдульманова С.Ю. Влияние биотических факторов среды на скорость роста кустистых лишайников (*Cladonia* sp.) в сообществах горных тундр Полярного урала // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения : материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием (Апатиты, 2 – 5 окт. 2012 г.). – Апатиты, 2012. – Часть 1. – С. 30-35.

9. Абдульманова С.Ю. Изменчивость прироста покрововообразующих лишайников в пространственных градиентах / С.Ю. Абдульманова // Экология: теория и практика : материалы конф. молодых ученых (Екатеринбург, 15 – 19 апр. 2013 г.). – Екатеринбург, 2013. – С. 5-15.

10. Абдульманова С.Ю. Особенности формирования годичного прироста кустистых лишайников на севере Западной Сибири / С.Ю. Абдульманова // Биоразнообразие экосистем крайнего севера: инвентаризация, мониторинг, охрана : доклады II Всероссийской научной конференции (Сыктывкар, 3 – 7 июня 2013 г.). – Сыктывкар, 2013. - С. 144-153.

11. Абдульманова С.Ю. Динамика прироста и продуктивности кустистых лишайников в ходе восстановительных сукцессий / С.Ю. Абдульманова // Экология: популяция, вид, среда : материалы конф. молодых ученых (Екатеринбург, 14 – 18 апр. 2014 г.). – Екатеринбург, 2014. – С. 6-12.

Подписано в печать 23.03.2015
Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»
Формат 60x84 1/16. Объем 1 авт.л.
Заказ № 5. Тираж 100 экз.

Отпечатано в типографии Уральского центра развития дизайна
620075, г. Екатеринбург, ул. К. Либкнехта, 25