

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ В ЗОНЕ ДЕЙСТВИЯ КАРАБАШСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2025 г. И. Н. Михайлова^{a, *}, О. У. Первис^b, И. В. Фролов^{c, d}

^a Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^b Музей естественной истории, Великобритания SW7 5BD Лондон, Кромвель роуд

^c Ботанический сад УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

^d Ботанический институт им. В.А. Комарова РАН,
Россия 197022 Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2

*e-mail: mikhailova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 07.07.2025 г.

После доработки 30.09.2025 г.

Принята к публикации 14.10.2025 г.

Проанализирована многолетняя (2001, 2010 и 2023 гг.) динамика состава и структуры сообществ эпифитных лишайников на стволах березы в условиях снижения выбросов Карабашского медеплавильного завода (Челябинская область, Россия). Обследование, проведенное через 7 лет после почти полного прекращения выбросов (2023 г.), выявило рост числа видов лишайников на фоновой и буферной территориях, в том числе за счет появления в сообществах высокочувствительных к загрязнению видов. В то же время сообщества импактной территории находятся в угнетенном состоянии – в них преобладают токситолерантные виды, обилие которых не изменилось за исследованный период. Последовательный рост сходства сообществ буферной и фоновой зон позволяет предположить начало процесса восстановления, затронувшего на момент исследования только слабозагрязненные территории.

Ключевые слова: динамика, реколонизация, естественное восстановление, устойчивость, тяжелые металлы, медь, диоксид серы, промышленное загрязнение, Южный Урал

DOI: 10.7868/S3034614225060017

Снижение или полное прекращение выбросов промышленных предприятий инициирует процессы восстановления экосистем, находившихся под многолетним токсическим воздействием. Это дает возможность исследовать закономерности реколонизации нарушенных местообитаний. Важен сравнительный анализ скоростей восстановления различных компонентов экосистем в разных местообитаниях и природных зонах. К настоящему времени показаны крайне медленные темпы восстановления сообществ высших сосудистых растений [1–4]. В качестве причины значительного временного лага называют длительно сохраняющиеся высокие концентрации металлов в почве и лесной подстилке [5, 6]. Группы организмов, не связанные напрямую с пулом токсикантов в почве, проходят первые стадии реколонизации быстрее, что показано для эпифитных и эпиксильных лишайников и эпиксильных мхов [7, 8]. Однако последующие стадии восстановления этих групп

занимают значительно больше времени: в окрестностях медно-никелевого комбината в г. Садбери (Канада), где проведены самые долговременные на настоящий момент исследования, восстановление видового богатства лишайников до фонового уровня зафиксировано только через 40 лет после прекращения выбросов [9]. Для верификации полученных закономерностей необходимо дальнейшее накопление информации.

Цель данной работы – проанализировать динамику состава и структуры сообществ эпифитных лишайников в условиях меняющихся объемов выбросов крупного медеплавильного завода на Южном Урале. Карабашский медеплавильный завод (КМЗ), функционирующий с 1910 г., долгое время был одним из наиболее крупных источников промышленного загрязнения не только в России, но и в мире, что неоднократно привлекало к нему внимание экологов [10–12]. Для исследования

пространственного распространения металлов и идентификации их источников в регионе была использована методология трансплантации лишайников [13–15]. Это делает район удобным для сравнительного анализа пространственно-временной динамики компонентов экосистем, обусловленной динамикой атмосферного загрязнения.

Наша работа базируется на результатах трех обследований эпифитных лишайниковых сообществ, проведенных в одних и тех же точках в периоды высоких, снижающихся и почти полностью прекратившихся выбросов. В ходе работы тестировали следующие гипотезы: 1) снижение токсической нагрузки инициирует восстановление сообществ эпифитных лишайников; 2) скорость восстановления зависит от исходной степени нарушенности территории.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Карабашский медеплавильный завод (КМЗ) расположен в черте г. Карабаш (Челябинская область, 90 км к северо-западу от г. Челябинска, 55°27' с.ш., 60°12' в.д.), на восточном макросклоне Южного Урала, в подзоне предлесостепных березово-сосновых лесов. Климат района умеренно континентальный, среднегодовое количество осадков 523 мм, среднегодовая температура –0.1 °С, средняя температура самого теплого месяца (июль) +5.7 °С, самого холодного (январь) –16.3 °С [16].

Основные компоненты выбросов КМЗ – диоксид серы и металлосодержащая пыль (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg, As). В период максимальных выбросов (1960–1970 гг.) их объем достигал 210 000–290 000 т в год. В конце 1980-х годов выбросы снизились до 150 000–160 000 т в год, после чего в 1990 г. производство было приостановлено до 1997 г. В период 2000–2002 гг. объем выбросов составлял около 100 000 т в год, в середине 2000-х – 30 000–40 000 т, в 2010 г. – 13 000–14 000 т и после 2015 г. – 5 000–6 000 т [17, 18]. История производства и загрязнения подробно описана [17].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Первое обследование сообществ эпифитных лишайников было проведено в 2001 г. на 12 пробных площадях, расположенных по трансектам в северном и южном направлениях от КМЗ. В 2010 г. было заложено 9 постоянных маркированных пробных площадей: 4 площади на расстоянии 5, 11, 18 и 32 км от КМЗ в северном направлении и 5 площадей на расстоянии 4, 9, 12, 26 и 27 км от КМЗ в южном направлении (рис. 1). В 2023 г. прове-

дено повторное их описание. Из 12 площадей, обследованных в 2001 г., в анализ включено 7, совпадающих по местоположению с постоянными площадями (разница в их местоположении не превышает 50–100 м). Площади сгруппированы в три зоны загрязнения (фоновая, буферная и импактная) согласно содержанию металлов в лесной подстилке и состоянию растительного покрова [18].

Пробные площади заложены в березовых лесах. На фоновой территории в травяно-кустарничковом ярусе доминировали *Pteridium latiusculum* (Desv.) Hieron. ex Fries, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Vaccinium myrtillus* L., *Rubus saxatilis* L. и *Carex* spp. В буферной зоне доминировали *Fragaria vesca* L., *C. arundinacea*, *R. saxatilis*, *Vaccinium vitis-idaea* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Galium boreale* L., *Veronica chamaedrys* L., *P. latiusculum*. В импактной зоне 90% поверхности мертвопокровная, с единичной встречаемостью *C. arundinacea*, *Agrostis capillaris* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Festuca rubra* L. и *V. vitis-idaea* [18, 19].

В пределах каждой пробной площади выполнены описания сообществ эпифитных лишайников на 10 стволах березы (*Betula pendula* Roth). Характеристики обследованных деревьев приведены в табл. 1. Диаметр обследованных в 2001 и 2010 гг. стволов в импактной зоне был меньше, чем в фоновой и буферной, что согласуется с меньшим возрастом древостоев на этой территории: согласно данным 2009 г. [16], средний возраст древостоев на импактной территории составлял 45–69 лет, тогда как на буферной и фоновой – 63–78 и 68–74 года соответственно. На каждом стволе был определен видовой состав лишайников, а также оценена встречаемость видов с помощью раздвижной сетки [20] со стороны максимального развития лишайников на двух уровнях – на основании ствола и на высоте 1–1.5 м. Встречаемость на каждом уровне оценивали как число ячеек сетки (от 0 до 10), в которых встречен вид. Для дальнейшего анализа показатели встречаемости на двух высотах суммировали и выражали в % от максимально возможного (т.е. от 20). Выбор метода учета обилия основан на результатах исследования [21], выявившего более высокую информативность показателей, основанных на учете встречаемости с помощью сетки по сравнению с учетом проективного покрытия палеткой.

На основе полученных данных вычисляли среднее число видов на стволе и сумму встречаемостей всех видов лишайников. Эти же показатели были вычислены для макролишайников (т.е. видов

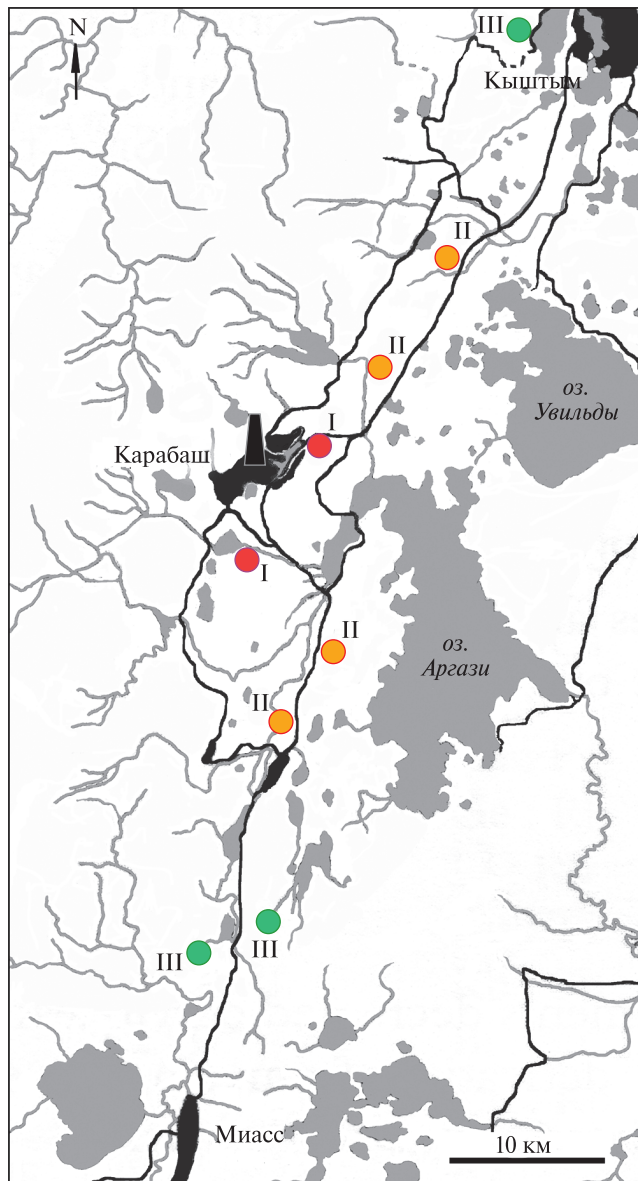


Рис. 1. Схема расположения пробных площадей по зонам нагрузки: I – импактная, II – буферная, III – фоновая.

с листоватой, кустистой и чешуйчатой формы талломов, табл. 2), для которых вероятность расхождения в полевой идентификации разными исследователями, выполнявшими в разные годы описания сообществ, минимальна.

Для вычисленных показателей выполнен анализ различий между зонами загрязнения и периодами наблюдений (двухфакторный ANOVA, учетная единица – дерево) и проведены множественные сравнения с использованием критерия Тьюки. Значимость различий видового состава сообществ разных зон загрязнения оценивали с помощью теста ANOSIM (Analysis of Similarities); для выявления видов, вносящих наибольший вклад в различия сообществ, использовали процедуру SIMPER. Визуализация динамики различий видового состава выполнена методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS), в качестве меры расстояний использован индекс Брея–Кертиса. Анализ выполнен с помощью пакетов Statistica 7 и Past 4.17.

Номенклатура лишайников приводится в соответствии с информационной системой ITALIC 8.0 [22].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Суммарно для трех периодов на стволах березы в районе КМЗ идентифицированы 45 видов эпифитных лишайников (см. табл. 2), из которых 8 встречены однократно. В группу *Lepraria* spp. объединены виды *Lepraria elobata* Tønsberg, *L. jackii* Tønsberg и мелкие неидентифицированные образцы. Число обнаруженных видов в фоновой и буферной зонах с 2001 г. по 2023 г. увеличилось. В 2010 и 2023 гг. в обеих зонах зарегистрированы *Bryoria nadvornikiana*, *Hypogymnia tubulosa* и *Fuscidea arboricola*, которые не были обнаружены в 2001 г. Эти виды считают на Урале высокочувствительными к атмосферному загрязнению [23]. В буферной зоне в 2010 и 2023 гг. зарегистрирован высокочувствительный вид *Evernia mesomorpha*, который в 2001 г. был отмечен только на фоновой территории. На фоновой территории с 2 до 7 видов увеличилось богатство факультативных эпифитов рода *Cladonia*.

На импактной территории общее число видов с 2001 г. по 2023 г. практически не изменилось: сообщества сложены преимущественно *Cladonia coniocraea*, *Placynthiella icmalea*, *Scoliciosporum chlorococcum* и *Trapeliopsis flexuosa* – видами, типичными

Таблица 1. Число обследованных деревьев и их диаметр в разных зонах нагрузки

Показатели	Фоновая			Буферная			Импактная		
	2001 г.	2010 г.	2023 г.	2001 г.	2010 г.	2023 г.	2001 г.	2010 г.	2023 г.
Число деревьев	20	30	30	20	40	40	20	20	20
Диаметр ствола, см:									
среднее±SD	29±4	28±3	32±3	27±5	25±4	29±4	25±4	24±4	29±4
размах	23–37	22–33	26–41	13–40	19–38	21–40	20–34	20–32	24–41

Таблица 2. Встречаемость видов лишайников в разных зонах нагрузки в разные периоды наблюдения

Виды	Зона нагрузки и год исследования											
	фоновая			буферная			импактная					
	2001	2010	2023	2001	2010	2023	2001	2010	2023			
<i>Amandinea punctata</i> (Hoffm.) Coppins & Scheid.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bryoria padovornikiana</i> (Gyelnik) Brodo & D. Hawksw.	-	+	++	-	++	++	-	-	-	-	-	-
<i>Buelia disciformis</i> (Fr.) Mudd	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. schaeereri</i> De Not.	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Cetraria sepincola</i> (Ehrh.) Ach.	++	++	++	-	++	++	+	-	-	-	-	-
<i>Chaenotheca trichialis</i> (Ach.) Heubl.	-	-	-	-	++	++	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia botrytes</i> (K.G. Hagen) Willd.	-	-	+	+	-	++	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. cenotea</i> (Ach.) Schaer.	-	++	+++*	+	++	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. chlorophaea</i> (Sommerf.) Spreng.	-	++++	+	-	++++	-	-	++	-	-	-	-
<i>Cl. coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	+++	++++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++
<i>Cl. digitata</i> (L.) Hoffm.	-	+	++	+	-	+++*	-	-	+++*	-	-	-
<i>Cl. fimbriata</i> (L.) Fr.	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Cl. macilenta</i> Hoffm.	-	++	++	-	-	++	++	++	++	++	++	-
<i>Cl. rei</i> Schaer.	-	-	+	-	-	+	-	-	++	-	-	-
<i>Evermia mesomorpha</i> Nyl.	+++	+++	++++*	-	+++	+++*	-	-	+++*	-	-	-
<i>Fuscidea arboricola</i> Coppins & Tønsberg	-	++	++	-	++	++	-	-	++	-	-	-
<i>F. pusilla</i> Tønsberg	-	++	+++*	-	++	+++*	-	-	+++*	-	-	-
<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach. ex Lilj.) M. Choisy.	-	+++	+++*	-	+++	+++*	-	-	+++*	-	-	-
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	+++	++++	++++	+++	++++	++++	+++	+++	++++*	+++	+++	-
<i>H. tubulosa</i> (Schaer.) Hav.	-	+	++	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Japewia subaurifera</i> Muhr & Tønsberg	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Lecanora intumescens</i> (Rebent.) Rabenh.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>L. pulicaris</i> (Pers.) Ach.	-	++	++	-	+	+	-	-	+	+	+	-
<i>L. saligna</i> (Schrad.) Zahlbr.	+++	++++	++++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	-
<i>Lecidea nylanderii</i> (Anzi) Th. Fr.	+	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-
<i>Leparia</i> spp.	-	+	++*	-	++	+++*	-	-	++	+++*	-	-
<i>Melanelia glabratula</i> (Lamy) Sandler & Arup	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Melanohalea olivacea</i> (L.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch.	+++	+++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Micarea denigrata</i> (Fr.) Hedl.	+++	++	+++	+++	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++
<i>M. prasina</i> s.l.	-	+	+	++	-	+	++	++	-	-	-	-

Таблица 2. Окончание.

Виды	Зона нагрузки и год исследования											
	фоновая					буферная					импактная	
	2001	2010	2023	2001	2010	2023	2001	2010	2023	2001	2010	2023
М <i>Parmelia sulcata</i> Taylor	++++	++++	++++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	—	—
М <i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.	++	++	++	—	++	++	—	—	—	—	—	—
М <i>P. hyperopta</i> (Ach.) Arnold	+	++	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—
М <i>Physconia</i> sp.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Placynthiella icmalea</i> (Ach.) Coppins & P. James	+++	—	+	+++	++	++	+++	++	++	+++	++	+++
<i>P. uliginosa</i> (Schrader) Coppins & P. James	++	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pyrenora sorophora</i> (Vain.) Hafellner	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i> (Graewe ex Stenh.) Vězda	+++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++
<i>Trapeliopsis flexuosa</i> (Fr.) Coppins & P. James	+++	++	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
М <i>Usnea subfloridana</i> Stirton	++	++	++	—	+	++	+	+	++	+	—	—
<i>Violella fucata</i> (Stirt.) T. Strib.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
М <i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattsson & M.J. Lai	++++	++++	++++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	—	—
М <i>Xylopsora saradocensis</i> (Nyl.) Bendiksby & Tímdal	—	—	+++*	+	++	+++*	—	—	—	—	—	+
Всего	20	30	34	15	28	32	9	7	7	9	7	7

Примечание. Находки видов: (+) — единично, (++) — <25% створков, (++++) — 25–74,9%, (+++++) — 75–100%; прочерк — отсутствие вида; * — значимые различия между 2001 и 2023 гг. (точный критерий Фишера, $p < 0.05$); М — макролишайники.

для импактных территорий Урала [7, 20]. В 2001 г. были отмечены мелкие (2–3 мм) талломы чувствительных к загрязнению видов *Hypogymnia physodes* (на двух стволах), а также *Usnea subfloridana* и *Cetraria sepincola* (оба единично), не обнаруженные в последующие периоды наблюдения.

Оба исследованных фактора — “зона загрязнения” и “период наблюдения” — оказывают значимое влияние на среднее число видов на стволе как при учете всех видов, так и только макролишайников (табл. 3, рис. 2). Снижение среднего числа видов на стволе по мере приближения к источнику выбросов сохраняется во все периоды, причем в 2001 и 2010 гг. попарно различаются все зоны загрязнения, а в 2023 г. отсутствуют значимые различия между фоновой и буферной зонами. Значимость фактора “период наблюдения” обусловлена динамикой сообществ фоновой и буферной зон, где число видов на стволе в 2023 г. значимо возросло по сравнению с предыдущими периодами, тогда как в импактной зоне показатель сохранялся на одном уровне во все периоды. Визуально заметный, хотя и статистически незначимый, “провал” на диаграмме в фоновой и буферной зонах в 2010 г.

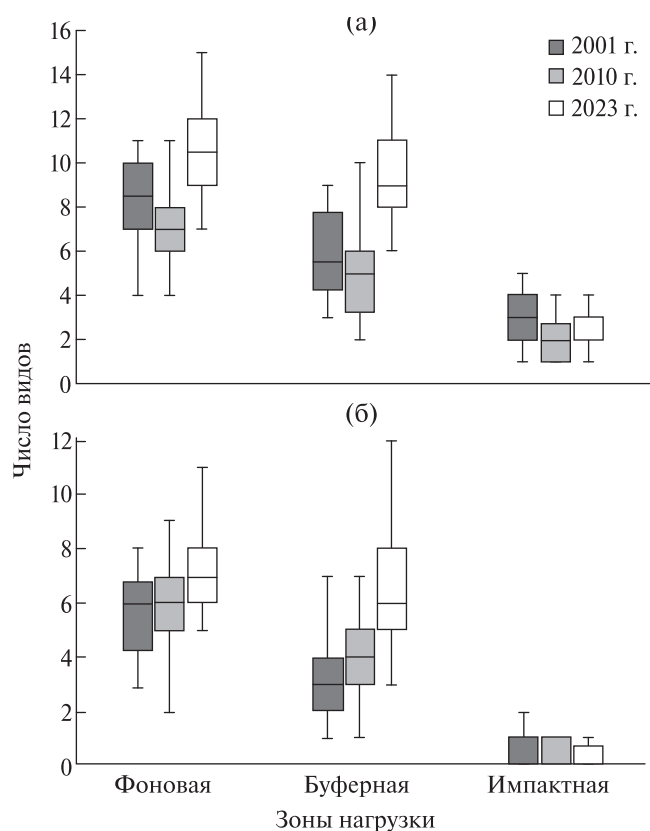


Рис. 2. Динамика среднего числа видов лишайников на стволе: а — полный список видов, б — макролишайники. Показаны медиана, первый и третий квартили, минимальное и максимальное значения.

вызван главным образом падением встречаемости на стволах *Placynthiella icmalea*: в 2001 г. вид был отмечен в фоновой зоне на 35% стволов, в 2010 г. отсутствовал в списке видов, а в 2023 г. отмечен лишь единично. В буферной зоне частота встречаемости этого вида на стволах также падает с 60% в 2001 г. до 15% в 2010 г. и 7.5% в 2023 г.

Анализ суммы встречаемостей как полного списка видов, так и макролишайников также продемонстрировал значимое влияние на этот показатель факторов “зона загрязнения” и “период наблюдения” (см. табл. 3 и рис. 3). В импактной зоне встречаемость макролишайников во все периоды наблюдения близка к нулю, а сумма встречаемостей полного списка видов существенно меньше ($p < 0.001$), чем в остальных зонах нагрузки. Значимых различий между периодами наблюдений на импактной территории не выявлено.

В буферной зоне сумма встречаемостей макролишайников значимо ($p < 0.001$) уступает фоновой во все периоды исследования, тогда как для суммы встречаемостей полного списка видов снижение по сравнению с фоновой зоной значимо

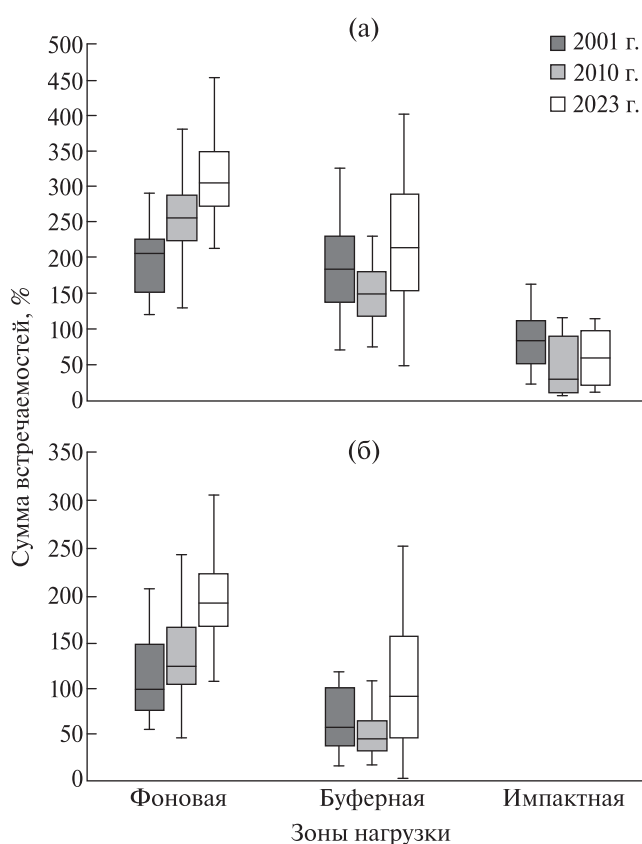


Рис. 3. Динамика суммы встречаемостей лишайников: а — полный список видов, б — макролишайники. Обозначения см. на рис. 2.

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа различий параметров сообществ эпифитных лишайников между зонами загрязнения и периодами наблюдений

Показатель	Источник изменчивости		
	зона ($df = 2$)	период ($df = 2$)	зона \times период ($df = 4$)
Полный список видов:			
число видов на стволе	199.46	44.67	10.12
сумма встречаемостей	181.00	14.71	8.78
Макролишайники:			
число видов на стволе	269.43	20.44	8.33
сумма встречаемостей	200.64	19.09	5.19

Примечание. Приведен F -критерий Фишера, $p < 0.001$ во всех случаях.

лишь в 2010 г. (см. рис. 3). На фоновой территории с 2001 г. по 2023 г. наблюдается последовательный рост суммы встречаемостей лишайников как при учете всех видов, так и только макролишайников. В буферной зоне сумма встречаемостей в 2023 г. превышает показатели 2001 и 2010 гг., однако в 2010 г. наблюдается небольшой “провал”, за которым следует резкий рост показателей к 2023 г. (как по данным полного списка видов, так и только макролишайников).

Не только сохраняющиеся, но и растущие различия видового состава сообществ в градиенте загрязнения подтверждают результаты ANOSIM ($R = 0.53$ в 2001 и 2010 гг., 0.61 – в 2023 г., $p \ll 0.001$). Поскольку сообщества импактной зоны за период наблюдений не претерпели изменений ни по одному из проанализированных параметров, обратим внимание на динамику различий между сообществами буферной и фоновой зон. В 2001 г. равенство суммы встречаемостей полного списка видов в фоновой и буферной зонах достигалось за счет накипных форм, на долю которых в буферной зоне приходилось 25.9% суммы встречаемостей по сравнению с 16.8% на фоновой территории. Тест SIMPER показал наибольший (24.4%) вклад *Scoliciosporum chlorococcum* в значимость различий сообществ: встречаемость вида составила 87% в буферной зоне и лишь 37% в фоновой. В последующие периоды встречаемость вида в фоновой и буферной зонах практически сравнялась и составила соответственно 73.5% и 80.5% в 2010 г., а в 2023 г. – 79.5% и 91%. Во все периоды наблюдений значительный вклад (SIMPER, 18.4%, 24.4%, 24.1% в 2001, 2010 и 2023 гг. соответственно) в несходство сообществ вносила разница обилия доминанта сообществ *Hypogymnia physodes*: встречаемость вида увеличивалась в обеих зонах, но при этом сохранялись 2.5–3-кратные различия между зонами. Существенный вклад в несходство сообществ вносили также *Parmelia*

sulcata (от 7.5% до 11.2% в разные годы), *Lecanora saligna* (12.8–20.8%) и *Vulpicida pinastri* (6–11.5%), обилие которых в фоновой зоне превышало буферные значения во все периоды наблюдения. Таким образом, различия между фоновой и буферной зонами обусловлены не столько разницей видового состава, сколько различиями в обилии одних и тех же видов.

Описанные изменения наглядно демонстрирует диаграмма NMDS-ординации сообществ зон нагрузки и периодов обследования (рис. 4). Корреляция оси X с уровнем загрязнения составляет 0.94; соответственно сообщества импактной зоны расположены в области положительных значений и максимально обособлены от сообществ буферной и фоновой зон. Четко прослеживается постепенное “сближение” сообществ буферной и фоновой зон.

Показательно отсутствие динамики степени сходства сообществ импактной и фоновой территорий: индекс Брея–Кертиса одинаков во все три периода (0.30–0.31). В то же время сходство сообществ буферной и фоновой территорий увеличивается: индекс Брея–Кертиса вырос с 0.57 в 2001 г. до 0.68 в 2023 г.

Таким образом, в период с 2001 г. по 2023 г. на стволах берез фоновой и буферной территорий в окрестностях КМЗ наблюдался рост числа видов лишайников и их обилия, в то время как на импактной территории сообщества лишайников находились в неизменном состоянии.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Динамика сообществ эпифитных лишайников в естественных условиях определяется комплексом факторов, среди которых основное значение имеет возраст древостоя и конкретного форофита. В мно-

гочисленных работах [24–26] показано увеличение числа видов лишайников (в том числе за счет появления редких видов – индикаторов старовозрастных лесов) по мере увеличения возраста древостоя и формирования типичного лесного микроклимата. Ведущая роль возраста и/или диаметра дерева в динамике видового богатства и структуры эпифитных сообществ также показана многими авторами [25, 27–29]. Увеличение возраста субстрата и площади его поверхности повышают вероятность заселения диаспорами лишайников. С возрастом дерева усиливается трещиноватость коры, что обеспечивает рост количества потенциальных микроместообитаний [30]. Разрушением коры в прикорневой части можно объяснить увеличение разнообразия факультативных эпифитов рода *Cladonia*, которые переходят на основания стволов с почвы и гниющей древесины. Рост числа видов в ходе сукцессий эпифитов определяется и незначительным влиянием межвидовой конкуренции: характерно не замещение одних видов другими, а добавление видов в сообщество [31]. Таким образом, наблюдаемая нами динамика лишайниковых сообществ в ненарушенных и слабонарушенных березовых лесах района исследований ожидаемо соответствует ходу микросукцессий в эпифитных сообществах.

На импактной территории, несмотря на резкое снижение токсической нагрузки, увеличение возраста древостоя и размеров обследованных деревьев, существенных изменений в видовом богатстве и структуре лишайниковых сообществ не зарегистрировано. Обращает на себя внимание лишь факт обнаружения в 2001 г. мелких экземпляров *H. physodes* и *U. subfloridana*, которые впоследствии исчезли из сообщества. Производство было остановлено в 1990–1997 гг.; временной промежуток 6–7 лет после прекращения выбросов (полного или почти полного) указывается в литературе как достаточный для начала реколонизации лишайниковых пустынь вблизи предприятий цветной металлургии [32, 33]. Вероятно, начавшееся во время простоя предприятия заселение видов было остановлено возобновлением деятельности КМЗ в 1997 г. Однако в 2023 г., через 7 лет после почти полного прекращения выбросов, признаков реколонизации на тех же пробных площадях не зарегистрировано.

Полученные результаты вносят вклад в пополнение данных для сравнительного анализа продолжительности лаг-периодов, после которых проявляются первые признаки реколонизации нарушенных территорий. Динамика восстановления сообществ эпифитных сообществ детально

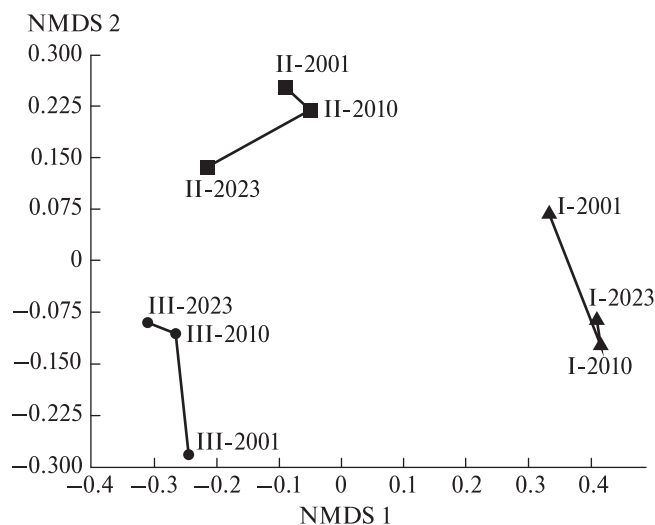


Рис. 4. Ординация сообществ трех зон загрязнения в три периода обследования методом NMDS: I – импактная, II – буферная, III – фоновая.

исследована в районе Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗа), расположенного около г. Ревды (Свердловская область), – предприятия, сходного с КМЗ по составу, объему и динамике выбросов (за исключением перерыва деятельности КМЗ в 1990–1997 гг.). Как и в районе КМЗ, почти полному прекращению выбросов СУМЗа предшествовал 10-летний период их постепенного снижения. В непосредственной близости от СУМЗа (1–2 км) в елово-пихтовых лесах мелкие (4–5 мм) талломы *H. physodes* были зарегистрированы через 4 года после почти полного прекращения выбросов [7]. Учитывая низкие темпы развития диаспор и ювенильных талломов в елово-пихтовых лесах [34], следует предположить, что заселение произошло еще на этапе снижения выбросов. В ходе детального картирования состояния эпифитных сообществ в березовых лесах в районе СУМЗа через 5–6 лет после прекращения выбросов талломы *H. physodes* были зарегистрированы на 51% пробных площадей на территории бывшей “лишайниковой пустыни” [32], что указывает на высокую пространственную мозаичность процесса реколонизации. Различия в темпах реколонизации разных местообитаний в пределах одной зоны нагрузки в районе СУМЗа показаны и для некоторых видов высших растений [35].

Исследования сосудистых растений в районе КМЗ в 1997 г. не выявили признаков восстановления в мертвопокровных березовых лесах импактной зоны, однако в разнотравных березняках фоновой и слабозагрязненной зон был зарегистрирован рост числа видов и фитомассы [11]. В районе СУМЗа положительные сдвиги

в состоянии высших сосудистых растений в течение первого 10-летия после почти полного прекращения выбросов также отмечены главным образом в буферной зоне [35]. Обнаруженное нами приближение параметров лишайниковых сообществ в буферной зоне района КМЗ к фоновому уровню (в частности, появление высокочувствительных к загрязнению видов) также может рассматриваться как начальный признак процесса восстановления. Не исключено, что появление в сообществах фоновой территории ранее не зарегистрированных высокочувствительных видов также обусловлено почти полным прекращением выбросов. Многие компоненты выбросов имеют значительный радиус рассеивания: прежде всего это относится к газообразным поллютантам (SO_2 , HF, NO_x) [36]. Однако зарегистрирован и достаточно дальний перенос твердых частиц малых размеров: на талломах *H. physodes* в 2001 г. на расстоянии 30 км от КМЗ обнаружены мелкие (< 4 мкм) преимущественно Zn-содержащие сферические частицы [37]. Рост обилия видов лишайников на фоновой территории после почти полного прекращения выбросов был отмечен также и в районе СУМЗа [32].

Таким образом, снижение выбросов промышленных предприятий до пренебрежимо низкого уровня приводит к снижению регионального фонового уровня загрязнения, что в свою очередь вносит определенный вклад в естественную динамику сообществ фоновых территорий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования подтвердили тестируемые гипотезы. Снятие токсической нагрузки инициирует процесс восстановления лишайниковых сообществ на исходно загрязненных территориях. Скорость реколонизации определяется многими факторами, среди которых превалирует степень исходной нарушенности местообитаний. В районе КМЗ через 7 лет после почти полного прекращения выбросов восстановительная динамика зарегистрирована лишь на слабозагрязненной территории. Рост сходства сообществ буферной зоны с фоновыми обусловлен появлением в их составе чувствительных видов и увеличением обилия видов, типичных для слабонарушенных и ненарушенных местообитаний. Лишайниковые сообщества импактной территории находятся в стабильно угнетенном состоянии. Для уточнения оценок временного лага между прекращением токсической нагрузки и началом реколонизации сильнозагрязненной территории необходимы дальнейшие исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Сбор данных в 2001 г. выполнен при финансовой поддержке Лондонского королевского общества, в 2010 г. — при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08_04_91766_АФ). Сбор данных 2023 г., интерпретация результатов и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000076-9).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность В.Н. Удачину, С.С. Соколовой, Е.Е. Артеменко за помощь в организации и проведении полевых работ в разные периоды исследований, Е.Л. Воробейчику и анонимным рецензентам за ценные советы при подготовке рукописи.

ВКЛАД АВТОРОВ

И.Н. Михайлова — планирование работ, сбор полевого материала и идентификация лишайников в 2001 и 2023 гг., обработка материала, обобщение результатов, написание статьи; О.У. Первис — планирование работ, сбор полевого материала и идентификация лишайников в 2001 г.; И.В. Фролов — сбор полевого материала и идентификация лишайников в 2010 г.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gunn J., Keller W., Negusanti J. et al. Ecosystem recovery after emission reductions: Sudbury, Canada // *Water, Air, Soil Pollut.* 1995. V. 85. № 3. P. 1783–1788.
2. Черненко Т.В., Кабиров Р.Р., Басова Е.В. Восстановительные сукцессии северотаежных ельников при снижении аэротехногенной нагрузки // *Лесоведение.* 2011. № 6. С. 49–66.
3. Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Лянгузова И.В., Баккал И.Ю. Экологический мониторинг лесных экосистем Кольского полуострова в условиях аэ-

- ротехногенного загрязнения // Региональная экология. 2011. Т. 31. № 1–2. С. 21–29.
4. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458. <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158> [Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // Russ. J. Ecol. 2014. V. 45. № 6. P. 498–507. <https://doi.org/10.1134/S1067413614060150>]
 5. Копчик Г.Н., Копчик С.В., Смирнова И.Е. и др. Реакция лесных экосистем на сокращение атмосферных промышленных выбросов в Кольской Субарктике // Журнал общ. биол. 2016. Т. 77. № 2. С. 145–163.
 6. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135> [Vorobeichik E.L., Kaigorodova S. Yu. Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission // Eurasian Soil Science. 2017. V. 50. № 8. P. 977–990. <https://doi.org/10.1134/S1064229317080130>]
 7. Михайлова И.Н. Начальные этапы восстановления сообществ эпифитных лишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2017. № 4. С. 277–281. [Mikhailova I.N. Initial stages of recovery of epiphytic lichen communities after reduction of emissions from a copper smelter // Russ. J. Ecol. 2017. V. 48. № 4. P. 277–281. <https://doi.org/10.1134/S1067413617030110>]
 8. Трубина М.Р., Михайлова И.Н., Дьяченко А.П. Динамика сообществ криптогамных организмов на мертвой древесине после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 6. С. 421–429. <https://doi.org/10.31857/S0367059722060166> [Trubina M.R., Mikhailova I.N., Dyachenko A.P. Dynamics of communities of cryptogamic organisms on dead wood after reduction of the emissions from a copper smelter // Russ. J. Ecol. 2022. V. 53. № 6. P. 37–447. <https://doi.org/10.1134/S1067413622060169>]
 9. Schram L.J., Wagner C., McMullin R.T., Anand M. Lichen communities along a pollution gradient 40 years after decommissioning of a Cu–Ni smelter // Environ. Sci. Pollut. Res. 2015. V. 22. № 12. P. 9323–9331. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4088-4>
 10. Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги / Под ред. Степанова А.М. М.: ЦЭПЛ, 1992. 246 с.
 11. Черненко Т.В., Кабиров Р.Р., Механикова Е.В. и др. Демутация растительности после остановки медеплавильного комбината // Лесоведение. 2001. № 6. С. 31–37.
 12. Калабин Г.В., Моисеенко Т.И. Экодинамика техногенных провинций горнопромышленных производств: от деградации к восстановлению // Докл. РАН. 2011. Т. 437. № 3. С. 398–403.
 13. Purvis O.W., Chimonides P.J., Jones G.C. et al. Lichen biomonitoring near Karabash Smelter Town, Ural Mountains, Russia, one of the most polluted areas in the world // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B: Biol. Sci. 2004. V. 271. № 1536. P. 221–226.
 14. Spiro B., Weiss D. J., Purvis O. W. et al. Lead isotopes in lichen transplants around a Cu smelter in Russia determined by MC-ICP-MS reveal transient records of multiple sources // Environmental Science and Technology. 2004. V. 38. Issue 24. P. 6522–6528. <https://doi.org/10.1021/es049277f>
 15. Williamson B.J., Purvis O.W., Mikhailova I.N. et al. The lichen transplant methodology in the source apportionment of metal deposition around a copper smelter in the former mining town of Karabash, Russia // Environmental Monitoring and Assessment. 2008. V. 141. P. 227–236. <https://doi.org/10.1007/s10661-007-9890-0>
 16. Усольцев В.А., Воробейчик Е.Л., Бергман И.Е. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения: исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2012. 365 с.
 17. Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. Impacts of point polluters on terrestrial biota: Comparative analysis of 18 contaminated areas. Dordrecht: Springer, 2009. 466 с.
 18. Smorkalov I., Vorobeichik E. Does long-term industrial pollution affect the fine and coarse root mass in forests? Preliminary investigation of two copper smelter contaminated areas // Water, Air and Soil Pollution. 2022. V. 233. No. 2. Art.55. <https://doi.org/10.1007/s11270-022-05512-0>
 19. Mikryukov V.S., Dulya O.V. Contamination induced transformation of bacterial and fungal communities in spruce – fir and birch forest litter // App. Soil Ecol. 2017. V. 114. P. 111–122. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.03.003>
 20. Herzig R., Urech M. Flechten als Bioindikatoren. Integriertes Biologisches Messsystem der Luftverschmutzung für das Schweizer Mittelland // Bibliotheca Lichenologica. 1991. Bd. 43. S. 1–283.
 21. Михайлова И.Н., Микрюков В.С., Фролов И.В. Состояние сообществ эпифитных лишайников в условиях антропогенных нагрузок: влияние методов учета обилия на информативность показателей // Экология. 2015. № 6. С. 427–433. <https://doi.org/10.7868/S0367059715060116> [Mikhailova I.N.,

- Mikryukov V.S., Frolov I.V.* State of epiphytic lichen communities under anthropogenic impact: Effect of abundance assessment methods on the informativity of indices // *Russ. J. Ecol.* 2015. V. 46. № 6. P. 531–536. <https://doi.org/10.1134/S1067413615060119>
22. *Nimis P.L., Conti M., Martellos S.* 2025. ITALIC 8.0, the information system on Italian lichens. URL: <https://italic.units.it/index.php>
23. *Михайлова И.Н.* Динамика сообществ эпифитных лишайников в начальный период после снижения выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2020. № 1. С. 43–45. <https://doi.org/10.31857/S0367059720010072> [*Mikhailova I.N.* Dynamics of epiphytic lichen communities in the initial period after reduction of emissions from a copper smelter // *Russ. J. Ecol.* 2020. V. 51. № 1. P. 38–45. <https://doi.org/10.1134/S1067413620010075>]
24. *Rose F.* Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands // *Lichenology: progress and problems.* 1976. Т. 8. С. 279–307.
25. *Fritz O., Brunet J., Caldiz M.* Interacting effects of tree characteristics on the occurrence of rare epiphytes in a Swedish boreal forest // *Bryologist.* 2009. V. 112. P. 488–505. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-112.3.488>
26. *Brunialti G., Frati L., Aleffi M.* et al. Lichens and bryophytes as indicators of old-growth features in Mediterranean forests // *Plant Biosystems – An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology.* 2010. V. 144. № 1. P. 221–233. <https://doi.org/10.1080/11263500903560959>
27. *Михайлова И.Н.* Эпифитные лишайники лесов Среднего Урала в условиях аэротехногенного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 24 с.
28. *Johansson P., Rydin H., Thor G.* Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden // *Écoscience.* 2007. V. 14. № 1. P. 81–91. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[81:TARWEL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[81:TARWEL]2.0.CO;2)
29. *Lie M.H., Arup U., Grytnes J.A., Ohlson M.* The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests // *Biodiversity Conservation.* 2009. V. 18. P. 3579–3596. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9661-z>
30. *Ranius T., Johansson P., Berg N., Niklasson M.* The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks // *Journal of Vegetation Science.* 2008. V. 19. P. 653–662. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18433>
31. *Lawrey J.D.* Biotic interactions in lichen community Development: a review // *Lichenologist.* 1991. V. 23. № 3. P. 205–214.
32. *Михайлова И.Н.* Динамика границ распространения эпифитных макролишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2022. № 5. С. 321–333. <https://doi.org/10.31857/S0367059722050080> [*Mikhailova I.N.* Dynamics of distribution boundaries of epiphytic macrolichens after reduction of emissions from a copper smelter // *Russ. J. Ecol.* 2022. V. 53. № 5. P. 335–346. <https://doi.org/10.1134/S1067413622050083>].
33. *Beckett P.J.* Lichens: sensitive indicators of improving air quality // *Restoration and recovery of an industrial region* / Ed. Gunn J.M. New York: Springer, 1995. P. 81–92.
34. *Mikhailova I., Mikryukov V.* Lichen recovery in a formerly polluted area: the importance of bark properties for soredia survival // *The Lichenologist.* 2024. V. 56. № 4. P. 175–182. <https://doi.org/10.1017/S0024282924000173>
35. *Трубина М.Р., Нестеркова Д.В.* Роль гетерогенности среды в распространении видов сосудистых растений в период высоких и низких выбросов медеплавильного завода // *Сибирский экологич. журн.* 2024. № 1. С. 170–185. <https://doi.org/10.15372/SEJ20240114>
36. *Василенко В.Н., Назаров Н.М., Фридман Ш.О.* Мониторинг загрязнения снежного покрова. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 180 с.
37. *Williamson B.J., Mikhailova I., Purvis O.W., Udachin V.* SEM-EDX analysis in the source apportionment of particulate matter on *Hypogymnia physodes* lichen transplants around the Cu smelter and former mining town of Karabash, South Urals, Russia // *Science of the Total Environment.* 2004. V. 322. Issues 1–3. P. 139–154.

LONG-TERM DYNAMICS OF EPIPHYTIC LICHEN COMMUNITIES IN THE VICINITY OF KARABASH COPPER SMELTER

I. N. Mikhailova^{a, *}, O. W. Purvis^b, I. V. Frolov^{c, d}

^a *Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 620144 Yekaterinburg, Russia*

^b *The Natural History Museum, London SW7 5BD, United Kingdom*

^c *Institute Botanical Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 620144 Yekaterinburg, Russia*

^d *Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences,
197022 Saint Petersburg, Russia*

*e-mail: mikhailova@ipae.uran.ru

Abstract – The long-term (2001, 2010 and 2023) dynamics of the structure of epiphytic lichen communities on birch trunks were analyzed following the reduction of emissions from the Karabash Copper Smelter (Chelyabinsk Region, Russia). A survey conducted in 2023, seven years after emissions nearly ceased, revealed an increase in lichen species diversity in the background and buffer zones, partly due to the emergence of highly pollution-sensitive species. At the same time, the communities of the impact area are in a depressed state, dominated by toxic-tolerant species, whose abundance remained unchanged throughout the study period. The consistent increase in similarity between the buffer and background zones suggests that recovery has begun, though by the time of the study, it was confined to the less polluted areas.

Keywords: dynamics, recolonization, natural recovery, resistance, heavy metals, copper, sulfur dioxide, industrial pollution, South Urals