

Особенности лихенофлоры лиственницы в подгольцовых редколесьях Полярного Урала

Н.Ю. Рябицева

Экологический научно-исследовательский стационар ИЭРиЖ УрО РАН
e-mail: babai@pisem.net

Характерная для эпифитных лишайниковых синузий кратковременность, замена биоконкуренции в значительной степени конкуренцией со средой делает эпифитные группировки удобным объектом для выявления механизмов адаптации лишайников к различным, в том числе экстремальным условиям, для выяснения динамических явлений с учетом глобальных климатических изменений. В разреженных древостоях верхней границы леса в условиях, близких к крайним для древесной растительности, четко проявляется действие внешних лимитирующих факторов.

Задачей нашего исследования является описание состава и структуры эпифитных лихеносинузий на верхнем пределе существования лесной растительности, включая организацию долговременного мониторинга. На первом этапе исследовали флору эпифитного лишайникового покрова и особенности его распределения на стволах деревьев.

Район исследований

Материал собран в 1999-2000 гг. на восточном макросклоне Полярного Урала в подгольцовом поясе гор, прилегающих к долине р. Сось: на северных и северо-восточных склонах г. Поуркеу (на высоте ок. 180-200 м н.у.м.), г. Медвежьей (150 м н.у.м.), на массиве Рай-Из (около 160-170 м н.у.м.) по правому берегу реки; на юго-западных склонах г. Сланцевой, г. Яркеу (ок. 250 м н.у.м.) и горы возле ст. Сось (с отметкой 417 м н.у.м., на высоте около 270 м н.у.м.) по левому берегу реки в ерниковых лиственничных редколесьях.

Климат вершинных частей хребтов и массивов Полярного Урала особенно суров. Для подгольцового пояса характерно интенсивное снегонакопление как за счет обильных осадков, так и за счет перевевания снега ветром с безлесных гольцовых вершин, где он задерживается благодаря растущему здесь низкорослому лесу. Таяние накапливающейся здесь мощной снежной толщи происходит медленно, что сокращает вегетационный период. На Полярном Урале зима длительная, с сильными морозами, наступает в конце сентября и продолжается более полугодом. Как правило, зимний режим в горах устанавливается тем раньше, чем горы выше и чем севернее они расположены (на м. Рай-Из – 27 сентября). Весна начинается в конце апреля – середине мая. Средняя суточная температура +15°C и выше наступает в конце июня. Лето на Полярном Урале такое же, как и в высоких широтах Арктики.

Чем дальше на север и выше в горы, тем прохладнее; в среднем в северных районах и в горах в июле температура днем колеблется от +12 до +16°C. Количество годовых осадков в горной полосе достигает 800 мм. Этим обуславливается большая влажность воздуха летом и обилие снега в горах. Летом наиболее часто повторяются западные, юго-западные и северные ветры. Сильные ветры почти всегда бывают западного направления. (Оленев, 1965; Урал и Приуралье, 1968).

На Полярном Урале подгольцовый пояс хорошо выражен, он окаймляет на соответствующих уровнях все достаточно высокие горные вершины (Урал и Приуралье, 1968). На южных склонах подгольцовый пояс лиственничных редколесий занимает достаточно обширную площадь. Здесь редколесья поднимаются в среднем до 200-250 м н.у.м. (г. Сланцевая), а лиственничные редины и до 300 м. На склонах северной ориентации (массив Рай-Из) лиственничные редколесья не идут выше 150-200 м н.у.м. (Игошина, 1966).

Верхняя граница леса в бассейне р. Соби представлена в основном чистыми лиственничными редколесьями (из *Larix sibirica* Ledeb.), поднимающимися до высоты 200-370 м н.у.м. Древостои состоят из обособленных морфометрически и по возрасту поколений. Верхняя кромка границы леса зачастую состоит из отдельно расположенных или соединенных между собой островков леса различной величины. Островное расположение лесных участков обусловлено неблагоприятными почвенно-грунтовыми условиями (заболоченность или каменистость участков), а также неравномерным отложением снегового покрова (Шиятов, 1965).

Природа редколесий верхней границы леса в бассейне р. Соби подвержена относительно незначительному воздействию со стороны человека, отсутствуют пожары и массовые вспышки размножения насекомых вредителей (Шиятов, 1965). Наибольшее влияние на Полярном Урале на колебания прироста древесных растений и на динамику верхней границы леса оказывают климатические факторы (Шиятов, 1986).

Материал и методика

Исследовали эпифитную лишенофлору, состав и структуру лишеносинузий на лиственнице сибирской, поскольку она является одним из доминантов древесного яруса в подгольцовых редколесьях и произрастает почти повсюду в пределах Уральского хребта (Горчаковский, 1965; Горчаковский, Шиятов, 1985). К тому же, как показали исследования С.Г. Шиятова (1986), лиственница более отзывчива на изменение внешних, в частности климатических, условий по сравнению с другими древесными породами (елью сибирской и сосной обыкновенной).

Пробные площади были заложены в лиственничных редколесьях в нескольких типах местообитаний:

- с переменным увлажнением (в ерниково-травяно-кустарничково-лишайниково-моховых, багульниково-ерниково-кустарничково-лишайниково-моховых и травяно-кустарничково-мохово-лишайниковых редколесьях),
- влажных (в ерниково-травяно-моховых, багульниково-ерниково-травяно-моховых, ерниково-кустарничково-травяно-моховых редколесьях),
- с застойным увлажнением (в ерниково-долгомошно-сфагновых редколесьях).

Всего было заложено 15 пробных площадей (50x50 м). Описания делали на учетных площадках (100 см²) у основания дерева и на высоте 1,3 м со стороны максимального эпифитного покрытия на 15–20 модельных деревьях лиственницы. В качестве модельных, выбирались прямостоящие деревья с диаметром ствола 10-15 см.

Таксономический, географический, экологический и морфологический анализ флоры проведен по общепринятым методикам (Голубкова, 1983; Пийн, 1979; Седельникова, 1990).

Результаты и их обсуждение

Растительный покров

Для древостоев лиственницы на пробных площадях характерно значительное варьирование размеров отдельных деревьев. Модельные деревья имеют высоту 7-12 м, высота свободного подкронового пространства изменяется от 0,1 до 6 м. На пробных площадях насчитывается от 15 до 30 модельных деревьев лиственницы и 5-20 – подроста. Сомкнутость крон 20-30%.

Местами в сообществах лиственницы сибирской появляется примесь ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), березы извилистой (*Betula tortuosa* Ledeb.), рябины (*Sorbus* spp.), ольхи кустарниковой (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Ledeb.). В кустарниковом ярусе, кроме *Betula nana* L., багульника (*Ledum palustre* L., *L. decumbens* (Ait.) Small), встречаются кустарниковые ивы (*Salix glauca* L., *S. lanata* L.), можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica* Burg.).

Анализ видового состава

Список эпифитных лишайников, найденных на *Larix sibirica*, включает 77 видов, принадлежащих к 17 семействам и 40 родам (табл. 1). Во флоре лишайников Полярного Урала насчитывается около 320 видов (Andreev et. all, 1996; Рябкова, 1998). Обнаруженные нами лишайники составляют более 70% эпифитной лишайниковой флоры.

Таблица 1

Систематический список лишайников

Порядок, семейство	Род	Число видов
<i>Caliciales</i>		
<i>Coniocybaceae</i> Reichenb.	<i>Chanoteca</i> (Th. Fr.) Th. Fr.	1
<i>Sphaerophoraceae</i> Fr.	<i>Sphaerophorus</i> Pers.	1
<i>Gyalectales</i>		
<i>Gyalectaceae</i> (Massal.) Stizenb.	<i>Microphiale</i> A. Z.	1
<i>Lecanorales</i>		
<i>Alectoriaceae</i> (Hue) Tomas.	<i>Alectoria</i> Ach.	2
<i>Bacidiaceae</i> W. Watson	<i>Bacidea</i> De Not	1
	<i>Biatora</i> Fr.	3
<i>Candelariaceae</i> Hakulinen	<i>Candelariella</i> Müll. Arg.	1
<i>Catillariaceae</i> Hafellner	<i>Catillaria</i> A. Massal.	1
<i>Cladoniaceae</i> Zenker	<i>Cladina</i> Nyl.	1
	<i>Cladonia</i> P. Browne	19
<i>Collemataceae</i> Zenker	<i>Collema</i> F.H. Wigg.	1
<i>Lecanoraceae</i> Körber	<i>Lecanora</i> Ach. emend. A. Massal.	4
	<i>Lecidella</i> Körb. emend. Hertel & Leuckert	2
<i>Lecideaceae</i> Chev.	<i>Hypocenomice</i> M. Choisy	1
	<i>Lecidea</i> Ach. emend. Hertel	1
<i>Mycoblastaceae</i> Hafellner	<i>Japewia</i> Tønsberg	1
	<i>Mycoblastus</i> Norman	1
<i>Parmeliaceae</i> Zenker	<i>Arctoparmelia</i> Hale	1
	<i>Asahinea</i> W.L. Culb & C.F. Culb	1
	<i>Bryoria</i> Brodo & D. Hawksw.	4
	<i>Cetraria</i> Ach.	3
	<i>Cetrariella</i> Kärnefelt & Thell	1
	<i>Evernia</i> Ach.	1
	<i>Flavocetraria</i> Kärnefelt & Thell	2
	<i>Hypogymnia</i> (Nyl.) Nyl.	2
	<i>Imshaugia</i> S.L.F. Meyer	1
	<i>Melanelia</i> Essl.	2
	<i>Parmelia</i> Ach.	2
	<i>Parmeliopsis</i> (Nyl.) Nyl.	2
	<i>Tuckermannopsis</i> Gyeln.	1
	<i>Vulpicida</i> J.-E. Mattsson & M.J. Lai	1
<i>Physciaceae</i> Zahlbr.	<i>Amandinea</i> Scheid. & H. Mayrhofer	1
	<i>Buellia</i> De Not	1
	<i>Rinodina</i> (Ach.) Gray	1
No family	<i>Lepraria</i> Ach.	1
<i>Peltigerales</i>		
<i>Lobariaceae</i> Chev.	<i>Sticta</i> (Schreb.) Ach.	1
<i>Pertusariales</i>		
<i>Pertusariaceae</i> Körber ex Körber	<i>Ochrolechia</i> A. Massal.	1
	<i>Pertusaria</i> DC.	2
	<i>Varicellaria</i> Nyl.	1
<i>Teloschistales</i>		
<i>Teloschistaceae</i> Zahlbr.	<i>Caloplaca</i> Th. Fr.	2

Всего:	77
--------	----

* Объем семейств и родов по Andreev et. all (1996); порядок расположения систематических групп по O.W. Purvis et. all (1992)

Из 77 видов, найденных на лиственнице, 62 вида лишайников обнаружены на учетных площадках. 13 видов найдены на стволе вне максимального эпифитного покрытия, на основании стволов: *Caloplaca holocarpa* (Ach.) A.E. Wade, *Bryoria chalybeiformis* (L.) Brodo & D. Hawksw., *Catillaria chalybea* (Borrer) A. Massal., *Cetraria nigricans* Nyl., *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale & W.L. Culb., *Cladonia coccifera* (L.) Willd., *Cladonia gracilis* (L.), Willd., *Hypocenomice scalaris* (Ach.) Choisy, *Microphiale diluta* A. Z., *Pertusaria panugra* (Ach.) A. Massal., *Sphaerophorus globosus* (Hunds.) Vain., *Sticta wrightii* Tuck., на высоте 1,3 м - *Collema furfuraceum* (Arnold) Du Rietz. Только на ветвях лиственниц обнаружены 4 вида: *Caloplaca cerina* (Hedw.) Th. Fr., *C. holocarpa*, *Melanelia septentrionalis* (Lynge) Essl. и *Pertusaria panugra*.

Таблица 2

Таксономическая структура лишайнофлоры

Семейство	Число:		% от общего числа видов	Род	Число видов:	
	родов	видов			абс.	в %
<i>Parmeliaceae</i>	14	24	31,2	<i>Cladonia</i>	19	24,7
<i>Cladoniaceae</i>	2	20	26,0	<i>Bryoria</i>	4	5,2
<i>Lecanoraceae</i>	2	6	7,8	<i>Lecanora</i>	4	5,2
<i>Bacidiaceae</i>	2	4	5,2	<i>Biatora</i>	3	3,9
<i>Pertusariaceae</i>	3	4	5,2	<i>Cetraria</i>	3	3,9
<i>Physciaceae</i>	3	3	3,9	<i>Alectoria</i>	2	2,6
<i>Alectoriaceae</i>	1	2	2,6	<i>Melanelia</i>	2	2,6
<i>Lecideaceae</i>	2	2	2,6	<i>Caloplaca</i>	2	2,6
<i>Mycoblastaceae</i>	2	2	2,6	<i>Flavocetraria</i>	2	2,6
<i>Teloschistaceae</i>	1	2	2,6	<i>Hypogymnia</i>	2	2,6
<i>Catillariaceae</i>	1	1	1,3	<i>Lecidella</i>	2	2,6
<i>Collemataceae</i>	1	1	1,3	<i>Parmelia</i>	2	2,6
<i>Coniocybaceae</i>	1	1	1,3	<i>Parmeliopsis</i>	2	2,6
<i>Gyalectaceae</i>	1	1	1,3	<i>Pertusaria</i>	2	2,6
<i>Sphaerophoraceae</i>	1	1	1,3			
<i>Lobariaceae</i>	1	1	1,3	одновидовые*	26	33,8
<i>Candelariaceae</i>	1	1	1,3			
не установлено	1	1	1,3			
Всего:	40	77				

* Названия см. табл. 1

Анализ флоры показал преобладание представителей семейства *Parmeliaceae* (14 родов, 24 вида) и *Cladoniaceae* (2 рода, 20 видов). К этим двум семействам относятся 57% видового состава. Семь семейств представлены только одним видом каждое (табл. 2). Это сем. *Candelariaceae* с видом *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Mull. Arg., сем. *Catillariaceae* (*Catillaria chalybea*), сем. *Collemaataceae* (*Collema furfuraceum*), сем. *Coniocybaceae* (*Chanoteca chrysocephala* (Ach.) Th. Fr.), сем. *Gyalectaceae* (*Microphiale diluta*), сем. *Lobariaceae* (*Sticta wrightii*) и сем. *Sphaerophoraceae* (со *Sphaerophorus globosus*). По числу видов выделяется род *Cladonia* (19 видов), охватывая четверть флоры. По четыре вида в двух родах лишайников (*Bryoria*, *Lecanora*). Одновидовыми оказались 26 родов (65% от общего числа родов) лишайников, 7 из них относятся к сем. *Parmeliaceae* (табл. 1).

Эпифитные лишайники, найденные на лиственнице относятся к 6 географическим элементам. Основная часть видов принадлежит к бореальным (34%) лишайникам, значительна роль монтанных (21%) и арктоальпийских (19%) видов. Гипоарктомонтанные оставляют 10% эпифитной флоры, мультирегиональные – 6%, неморальные – 1%. Найденная на лиственнице *Rinodina archae* (Ach.) Arnold – представитель неморальных видов, остатков флоры широколиственных лесов (Рябкова, 1981). У 6 видов (8%) распространение не выяснено. В целом лишенофлору можно охарактеризовать как горно-бореальную. В сумме горные виды составляют 51% от общего видового состава, из них 19% - высокогорные виды.

Экологический анализ выявил преобладание мезофитов – 71%. Соотношение кустистых, листоватых и накипных лишайников – 44%, 19% и 36% соответственно. Среди кустистых, кроме видов сем. *Cladoniaceae* и сем. *Alectoriaceae*, наибольший вес имеют представители сем. *Parmeliaceae* (11 видов). Листоватые лишайники относятся к трем семействам: *Collemaataceae*, *Lobariaceae* и *Parmeliaceae*. Накипные лишайники представлены одиннадцатью семействами.

Распределение на дереве

Самую нижнюю часть стволов покрывают прикомлевые виды лишайников и мхов. Сюда, в основном, входят различные виды рода *Cladonia* и мхи, поднимающиеся на основания деревьев с почвы. Кладонии поднимаются по стволу до 1-20 см (в среднем до 5 см), мхи – до 1-7 см (в среднем до 4 см). Из видов лишайников, обычных для почвы, здесь найдены: *Cetraria isladica* (L.) Ach., *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Karnefelt & Thell, *F. nivalis* (L.) Karnefelt & Thell, *Cetrariella delisei* (Schaer.) Karnefelt & Thell, *Alectoria ochroleuca* (Hoofm.) A. Massal., *Asahinea chrysantha* (Tuck.) C.F. Culb. & W.L. Culb., *Cetraria nigricans*, *Cladina arbuscula*, *Sphaerophorus globosus* и др. На основании стволов лиственницы об-

наружены *Arctoparmelia incurva* (Pers.) Hale и *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., чаще встречающиеся на каменистом субстрате.

На основании стволов общий фон лишайниковых группировок образует группа светлоокрашенных листоватых эпифитов - *Parmeliopsis hyperopta* (Ach.) Arnold, *P. ambigua* (Wulfen) Nyl. и *Vulpicida pinastry* (Scop.) J.-E. Mattsson & M.J. Lai. Светлые лишайники поднимаются по стволу в среднем до 30 см. Наиболее "приземленный" из этих видов – достаточно влаголюбивый и теневыносливый *Parmeliopsis hyperopta*. Из накипных лишайников для оснований стволов характерна *Biatora helvola* Hellb., иногда *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach., *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge и *Mycoblastus* spp., в избыточно увлажненных местообитаниях - *Lepraria* sp. Средняя высота поднятия по стволу *Biatora helvola* не достигает 1 м. Выше биатору сменяет *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach., поднимаясь на некоторых деревьях высоко в крону.

На высоте 1,3 м общий фон лишайниковых группировок образует темно-оливковая *Melanelia olivacea* (L.) Essl., которая начинает встречаться на стволе с высоты 0,5-6 м (в среднем с 1,7 м) и поднимается в крону до 4-11 м (в среднем до 7,1 м). Высота поднятия и покрытие этого лишайника заметно больше на деревьях с пониженной жизненностью и густотой. Часто такие деревья густо покрыты меланелией до вершины. В целом, *Melanelia olivacea* – вид, наиболее обильный на стволе в пределах кроны и на ветвях. Можно сказать, что *Melanelia olivacea* определяет облик эпифитной лихенофлоры лиственницы на верхней границе леса. Из накипных лишайников для уровня 1,3 м наиболее характерна *Lecanora hagenii*, а также *Amandinea punctata* (Hoffm.) A. Massal. Кроме *Melanelia olivacea* высоко по стволу поднимаются: *Evernia mesomorpha* Nyl., *Bryoria simplicior* (Vain) Brodo & D. Hawksw., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Parmelia sulcata* Taylor, *Lecanora hagenii*, *Amandinea punctata*, иногда *Vulpicida pinastry*.

На ветвях лиственниц, в основном, встречаются те же виды, что и на стволе. Можно отметить, что видовой состав эпифитов на ветвях значительно зависит от высоты расположения самой ветви над землей. Высота прикрепления нижних живых ветвей на лиственницах сильно варьирует. Лихеносинузии низко расположенных ветвей (примерно от 0 до 0,3 м) подобны синузиям приземной части ствола. По сравнению со стволовой частью здесь более обильны *Parmeliopsis ambigua*, *Vulpicida pinastry*, *Tuckermannopsis sepincola* (Ehrh.) Hale, иногда *Hypogymnia physodes*. *Biatora helvola* очень обильна и на основании стволов и на низко расположенных ветвях. Близ оснований сучьев поселяются самые разнообразные виды. До самых тонких кончиков низко расположенных ветвей доходят чаще всего *Vulpicida pinastry*, *Tuckermannopsis sepincola*, *Biatora helvola*, иногда *Amandinea punctata*. На расположенных выше ветвях (от 0,3-0,5 до 2 м) – развиваются группировки, сходные с таковы-

ми на стволе. Здесь несколько выше, чем на стволе, обилие *Parmelia sulcata*, *Amandinea punctata*, *Japewia tornoenensis* (Nyl) Tonsberg. На молодых тонких ветвях (диаметром до 2 см) чаще других встречаются *Melanelia olivacea*, *Parmelia sulcata*, *Amandinea punctata*, *Bryoria simplicior*. На развитых ветвях высоко в кроне дерева обычны *Melanelia olivacea*, *Parmelia sulcata*, *Amandinea punctata*, *Bryoria* spp., *Lecanora hagenii*, *Evernia mesomorpha*.

На горизонтальных поверхностях: на крупных выступающих корнях, на расширенных основаниях стволов, на изгибах стволов, близ основания крупных сучьев и на внешней поверхности наклоненных деревьях резко увеличивается обилие *Hypogymnia physodes*. Монодоминантные синузии с *Hypogymnia physodes* (иногда с *Parmelia sulcata* и *Hypogymnia bitteri* (Lyngé) Ahti) образуются на крупных горизонтальных ветвях старых лиственниц. *Hypogymnia physodes* не образует значительного покрытия на стволах лиственниц. В наиболее сухих местообитаниях гипогимния концентрируется в прикорневой зоне стволов лиственниц, в более влажных условиях поднимается от основания стволов в крону разрозненными слоевищами. Очевидно, что этот вид, более требовательный к условиям освещенности и влажности, в подгольцовых редколесьях замещается *Melanelia olivacea*.

Выводы

В лиственничных редколесьях верхней границы леса на Полярном Урале на стволах лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) найдено 77 видов лишайников-эпифитов, принадлежащих к 17 семействам и 40 родам.

Анализ флоры показал преобладание представителей семейства *Parmeliaceae* (14 родов, 24 вида – 31%). Флора носит горно-бореальный характер, горные виды составляют 51% от общего видового состава. Экологический анализ выявил преобладание мезофитов - 71%. Кустистые виды имеют перевес над остальными, составляя 44%.

Наиболее характерным эпифитом лиственницы в подгольцовых редколесьях Полярного Урала можно назвать *Melanelia olivacea* (L.) Essl.

Литература

- Голубкова Н.С. 1983. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука: 1-248.
- Горчаковский П.Л. 1965. О соотношении между горизонтальной зональностью и вертикальной поясностью растительного покрова на примере Урала и прилегающих равнин // География и динамика растительного покрова. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР. Вып.42. Свердловск: 3-33.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. 1985. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука:1-208.
- Игошина К.Н.1966. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала (На примере горы Рай-Из) // Ботан. журн. Т.51. № 3. М.-Л.: Наука: 322-353.
- Оленев А.М. 1965. Урал и Новая Земля // Очерк природы. М.: "Мысль": 1-215.

- Пийн Т.Х. 1979. Напочвенные лишайники мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: 61-73.
- Рябкова К.А. 1981. К изучению лишайнофлоры Урала // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты: 114-115.
- Рябкова К.А. 1998. Систематический список лишайников Урала // Новости сист. низш. раст. Т. 32. Л.: 81-87.
- Седельникова Н.В. 1990. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Конспект флоры // Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние: 175.
- Урал и Приуралье. 1968. М.: Наука: 1-462.
- Шиятов С.Г. 1965. Возрастная структура и формирование древостоев лиственничных редколесий на верхней границе леса в бассейне реки Соби (Полярный Урал) // География и динамика растительного покрова. Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР. Вып.42. Свердловск: 81-96.
- Шиятов С.Г. 1986. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука: 1-136.
- Mikhail Andreev, Yuri Kotlov, Irina Makarova. 1996. Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic. *The Bryologist* 99(2): 137-169.
- Purvis O.W., B.J. Coppins, D.L. Hawksworth, P.W. James & D.M. Moore. 1992. *The lichen flora of Great Britain and Ireland*. London.