

ЗАВИСИМОСТЬ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЛИШАЙНИКОВ ОТ РАСПОЛОЖЕНИЯ НА СТВОЛЕ ЛИСТВЕННИЦЫ В ПОДГОЛЬЦОВЫХ РЕДКОЛЕСЬЯХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Н.Ю. Рябицева

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

В последнее время в условиях глобального изменения климата ведутся исследования, призванные оценить, возможность использования эпифитных лишайников в мониторинге природных систем для выработки совершенно новых технологий климатического прогнозирования (Insarov, 2002; Insarov, Schroeter, 2002).

При использовании растительных сообществ в качестве индикаторов состояния окружающей среды и условий местообитания в первую очередь исследуют наиболее существенные их свойства. Они раскрываются через описание состава сообществ, выявления его структуры и динамики. То есть, кроме установления видового состава, для характеристики каждого сообщества необходимо определить степень участия в нем видов, их размещение в пространстве и во времени.

Изучение состава и структуры группировок эпифитных лишайников необходимо для выявления реакции лишайников на изменение условий среды, а также для оценки их биогеоценотической роли, поскольку формируемые ими группировки усложняют структуру биогеоценозов, повышают эффективность использования солнечной радиации, усложняют циклы превращения веществ, вымываемых из растений-носителей, влияют на круговорот веществ в сообществах (Сукачев, 1964; Трасс, 1965; Бязров, 1971).

Эпифитные лишайники относят к внеярусным растениям, субстратом для которых являются другие, чаще всего древесные, растения. Сообщества эпифитных лишайников, в силу своего размещения в пространстве фитоценоза, обладают значительной автономностью от напочвенного покрова и в своем развитии и функционировании освобождены от тех конкурентных отношений, которым подвержены сообщества напочвенных лишайников. Физическое влияние древесного субстрата на эпифитные лишайники несравненно больше, чем влияние почвенного. Климатические характеристики, биологические и экологические особенностей дерева на разных уровнях ствола определяют комплекс микроклиматических условий (влажности, освещения, тепла и т.д.), влияющих на распределение и состав эпифитных сообществ лишайников.

Морфологические особенности дерева определяют и относительно небольшой размер эпифитных группировок, пространственную и качественную расчлененность субстрата, что позволяет относить их к самостоятельным сообществам, к синузиям – пространственно и экологически обособленным частям фитоценоза (Трасс, 1966); совокупности конкретных группировок, сходных по видовому составу и формам роста, развивающихся в пределах типа лесного биогеоценоза на деревьях одной породы внутри одного биогеоценотического горизонта (Бязров, 1971, 1972).

Наиболее вероятно, что изменения климата могут быть обнаружены в пограничных сообществах, существование которых определяется главным образом климатическими факторами (Шиятов, 1981, 1986; Экосистемы ..., 1989). В связи с этим представляется важным выявить изменения в видовом составе, структуре эпифитных сообществ, в распределении видов на стволах на верхнем и северном пределе существования лесной растительности, где деревья и растущие на них эпифиты находятся в жестких условиях среды.

Цель данного исследования произвести оценку видовых и ценотических характеристик сообществ эпифитных лишайников подгольцовых редколесий Полярного

Урала на северной и верхней границе леса в зависимости от расположения анализируемого участка на стволе лиственниц.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились в 1999-2002 гг. в горах восточного макросклона Полярного Урала на территории Ямало-Ненецкого автономного округа Тюменской области. В соответствии со схемой ландшафтного районирования район исследования находится в Уральской горной стране и относится к Полярноуральской среднегорной провинции, занимающую наиболее высокую осевую часть Полярного Урала (Атлас ..., 2004).

Район исследований расположен на границе лесотундры и северной тайги (Горчаковский, 1975; Ильина и др., 1985).

Климат района исследования

Восточный макросклон Уральского хребта характеризуется континентальным климатом. Средняя минимальная годовая температура в высокогорьях ниже нуля. На горе Рай-Из она равна -7.8°C . На Полярном Урале зима продолжается более полугода, наиболее холодным месяцем является январь (-19.2°C). Высота снежного покрова изменяется от 16–160 см. Для подгольцового пояса характерно интенсивное снегонакопление как за счет обильных осадков, так и за счет перевевания снега ветром с безлесных гольцовых вершин. Таяние накапливающейся здесь мощной снежной толщи происходит медленно, что сокращает вегетационный период. К концу июня осуществляется переход средней температуры воздуха через 5°C . Чем дальше на север и выше в горы, тем прохладнее. Самым теплым месяцем является июль ($+12.1^{\circ}\text{C}$). Разреженность воздуха влечет за собой повышенную интенсивность теплоотдачи и резкие суточные колебания температур. В ненастные пасмурные дни может наступать значительное похолодание. Относительная влажность воздуха характеризуется высокими значениями в течение всего года (Урал и Приуралье, 19684).

Растительность

На восточном макросклоне Полярного Урала, с более континентальным, по сравнению с западным макросклоном, климатом, наиболее распространены редколесья из лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), которая на верхнем пределе леса успешно конкурирует с более чувствительными к низким температурам темнохвойными породами.

Для подгольцового пояса характерны горные мелколесья – низкорослые лески, с высотой деревьев 4-6 м, а на обогащенных мелкоземом склонах в нижней части подгольцового пояса с деревьями, достигающими 12 (16) м. На склонах и вершинах всхолмлений встречаются лиственничные редколесья с лишайниковым покровом. На пологих склонах с хорошо увлажненными тяжело-суглинистыми почвами распространены лиственничные редколесья с подлеском из карликовой березки. В днищах ложбин, в долинках небольших ручейков, где зимой накапливается мощная толща снега, располагаются разнотравные лиственничные редколесья. Для лиственничных редколесий в целом характерна немногочисленность подроста, в котором, кроме лиственницы, обычно имеется береза извилистая (*Betula turtuosa*), а иногда и другие древесные породы. В нижней части подгольцового пояса лиственница нередко заменяется темнохвойными древесными породами (*Picea obovata*) и луговой растительностью. Верхнюю часть подгольцового пояса Полярном Урале часто образуют заросли ольхи кустарниковой (*Duschekia fruticosa*) (Горчаковский, 1975).

Место исследований

Материал собран в подгольцовом поясе гор Полярного Урала, прилегающих к долине р. Сось на отрезке ж/д 117 км – 144 км г. Воркута (67°30' с.ш., 64° в.д.)– г. Лабитнанги (66°40' с.ш., 66°22' в.д.): на г. Поуркеу (гора 876,5 м выс.) на высотах 140-150 м н.у.м.; на массиве Рай–Из (1097 м выс.) на высотах 180–190 м н.у.м.; на г. Сланцевая (ок. 408 м выс.) на высотах 215-250 м н.у.м.; на г. Яркеу (568,5 м выс.) на высотах 210-230 м н.у.м.; на горе возле ст. Сось (417 м выс.) на высоте 250 м н.у.м. Выбранные пробные площади представляют собой типичные участки подгольцовых редколесий, находящихся в различных условиях местообитания.

Исследовали:

лиственничные (с *Larix sibirica*) редколесья сухие кустарничково-мохово-лишайниковые с багульником и ерником на крутых горных склонах;

лиственничные с примесью ели (с *Picea obovata*) и елово-лиственничные редколесья с переменным увлажнением кустарничково-лишайниково-моховые в верхних частях горных склонов;

лиственничные редколесья влажные кустарничково-моховые и травяно-кустарничково-моховые с ерником, занимающие средние и нижние части пологих склонов;

лиственничные местами с примесью ели редколесья заболоченные ерниково-моховые и ерnikово-травяно-кустарничково-моховые в верхние частях пологих склонов гор.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отбор пробных площадей

Пробные площади закладывались в наиболее типичных местообитаниях, соответствующих тому или иному типу редколесья. Пробные площади (размером 50x50 м) были заложены в характерных для данного региона растительных сообществах с разреженным древостоем (с сомкнутостью крон 0.1-0.3), где снижена эдификаторная роль деревьев и четче проявляется действие внешних лимитирующих, в данном случае климатических, факторов.

Отбор пробных деревьев

Для исследования состава и особенно структуры эпифитных сообществ необходимо было сделать выбор вида-форофита, отвечающего ряду требований, таких как: быть обильным в районе исследования для получения репрезентативных данных, быть распространенным в различных местообитаниях, а также быть удобным для исследования состава и структуры эпифитных сообществ и организации мониторинговых наблюдений.

Наиболее широко распространены на верхней и северной границе леса на Полярном Урале лиственница сибирская (*Larix sibirica*) и ель сибирская (*Picea obovata*) (Горчаковский, 1975; Игошина, 1966; Горчаковский, Шиятов, 1985). Благодаря широкой экологической амплитуде, лиственница сибирская наиболее далеко проникает на север по сравнению со всеми другими хвойными породами и более широко, чем ель распространена на Полярном Урале и в различных условиях среды, образуя разнообразные по составу и по экологическим связям ассоциации (Игошина, 1966; Ильина и др., 1985, Морозова, 2002).

Лиственница сибирская в условиях Крайнего Севера дерево первой величины, достигающее высоты 10-20 м и диаметра до 0.5 м, обычно с прямым, ровным, конусовидно-цилиндрическим стволом. Крона лиственницы довольно редкая и очень из-

менчива, в молодости большей частью пирамидальная, в старости – цилиндрическая в лесах, широко-яйцевидная и даже шатровидная на просторе, старые ветви отходят от ствола обычно под прямым углом (Дылис, 1947).

Лиственница в районе исследования имеет ствол, высоко и рано освобождающийся от сучьев, так как весной, в период таяния, они в массе обламываются вследствие своей хрупкости под тяжестью оседающего снега. При этом у лиственниц, произрастающих в наиболее снежных местах (мощность снега выше 2-3 м) крона располагается даже выше верхнего уровня снеговой шлифовки (Горчаковский, Шиятов, 1985).

Ель на Крайнем Севера сохраняет характерную для нее крону с обилием ветвей, располагающихся почти от основания стволов. В условиях длительного снежного покрова умеренная длина хвои, гладкость, равномерное расположение ее на ветвях, а главное упругость ветвей ели способствует соскальзыванию снега, не повреждающего ветвей и лишайников, селящихся на них. При подобной форме кроны именно ветви (а не ствол) как субстрат играют главную роль в расселении лишайникового покрова (Рябкова, 1965, 1967, Ильина и др., 1985).

При принятой методике учета лишайников-эпифитов – наложения рамки определенного размера на ствол дерева – именно лиственница в районе исследования наиболее подходит для исследования реакции лишайников на климатические воздействия и мониторинга состояния среды. Проведенный предварительный анализ привел к выводу о преимущественном выборе лиственницы сибирской для изучения структуры и состава сообществ эпифитных лишайников в районе исследований.

На каждой пробной площади отбирались модельные деревья – 10-20 прямо стоящих неугнетенных, без признаков патологии лиственниц с диаметром ствола 10-15 см. Подбирались наиболее однообразные по морфологии модельные деревья с целью стандартизировать выборку и для выявления общих для эпифитных группировок лимитирующих факторов.

Отбор учетных площадок

Описания лишеносинузий проводили на учетных площадках, площадью 100 см², представляющих собой жесткую рамку длиной 20 см при ширине 5 см, с ячейками 1x1 см.

Выбор прямоугольной формы учетной площадки определялся главным образом тем, что эпифитный покров лиственниц в районе исследования распределяется, как правило, в виде относительно узкой полосы вдоль ствола дерева с подветренной стороны. Это происходит под влиянием иссушающего воздействия ветра и снежной шлифовки на кору деревьев с наветренной стороны выше уровня снежного покрова. При этом близ верхнего предела леса деревья образуют так называемую ветровую или близкую к ней форму кроны: в верхней части ствола живые ветви располагаются преимущественно со стороны, противоположной господствующим ветрам, флагообразно (Горчаковский, Шиятов, 1985).

Кроме того, при диаметре ствола модельных деревьев 10-15 см использование жесткой рамки прямоугольной формы позволяет избегать неточностей при определении величины покрытия вследствие кривизны ствола. Выбранная форма учетной рамки позволяет также делать описания эпифитного покрова и на молодых деревьях.

На каждой лиственнице эпифитные группировки исследовали на двух уровнях: на основании ствола, т.е. на высоте 20-30 см от поверхности почвы и на высоте 1.3 м со стороны максимального эпифитного покрытия.

Выявление видового состава

Для возможно более полного выявления видового состава эпифитных лишайников лиственницы с модельных деревьев производили сбор образцов лишайников по всей окружности ствола от основания стволов до уровня 2 м, брались образцы с нижних доступных ветвей.

Названия видов, объем семейств и родов даны в соответствии с «Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian arctic» (Andreev, Kotlov, Makarova, 1996).

Ценотические показатели

При исследовании на учетных площадках и при последующей обработке материала определяли видовой состав, выявляли видовое разнообразие, встречаемость лишайников, проективное покрытие лишайников лиственницы, найденных на основании стволов и уровне 1.3 м. Определяли встречаемость лишайников на ветвях.

Видовое разнообразие эпифитных лишайников определяли:

- числом видов эпифитов на пробной площади;
- числом видов на одну учетную площадку – видовой насыщенностью;
- общим числом видов лишайников, зарегистрированных на всех учетных площадках;

Встречаемость лишайников, отражающую особенности распределения видов в пределах сообществ, оценивали как:

- встречаемость видов на учетной площадке – как процент ячеек с присутствием вида в пределах учетной площадки.
- встречаемость видов на пробной площади – как процент учетных площадок с присутствием вида от общего количества площадок,
- общую встречаемость лишайников – процент учетных площадок, на которых обнаружены лишайники, от общего количества площадок, в том числе определяли встречаемость кустистых, листоватых и накипных видов;

Встречаемость лишайников на ветвях определяли как процент присутствия вида на ветви от общего количества исследованных ветвей.

Данные по величинам встречаемости видов использовались для расчетов видového сходства (Чернов, 1975).

Покрывание эпифитных лишайников – показатель, характеризующий занимаемое ими пространство и наглядно демонстрирующий соотношение компонентов сообщества, оценивали как:

- общее проективное покрытие лишайников на учетной площадке;
- проективное покрытие на учетной площадке отдельных видов;
- долю участия отдельных видов – как процент покрытия вида от общего покрытия.

Определяли частоту доминирования – как процент учетных площадок с доминированием вида.

Исследования распределения лишайников на стволах

Исследования распределения лишайников на стволах производили для широко-распространенных и удобных для таких измерений на лиственнице в данном районе лишайников видов 5 листоватых лишайников: *Melanelia olivacea*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Vulpicida pinastri*, *Tuckermannopsis sepincola* и одного накипного – *Biatora helvola*. Также определяли высоту поднятия представителей рода *Cladonia* и мхов.

Использовали сантиметровую мерную ленту длиной 2 м, которую располагали от основания модельных деревьев вертикально вверх по стволу, фиксировали присутствие – отсутствие вида на всех дециметровых отрезках. Для приуроченной к

крене дерева *Melanelia olivacea* характер распространения по стволу определяли визуально, при необходимости используя бинокль.

Статистическая обработка материала

Для проверки достоверности оценок использовали статистический *t*-критерий Стьюдента, оценивая разность средних, разность между долями, разность между коэффициентами вариации. Принят 1%-й уровень значимости. При статистической обработке материала вычисляли показатель точности оценок (C_s), удовлетворительной считалась точность определения в 10-12%.

Для сравнения малых групп данных с неравномерным распределением значений использовался непараметрический *U*-критерий Манна-Уитни. (Биометрия, 1990).

Анализ сходства видов

Распределение видов лишайников по местообитаниям определяется избирательностью к определенным условиям среды.

Сравнительный анализ для распределения видов лишайников по стволу был проведен с использованием встречаемости видов, одного из показателей обилия. Для анализа сходства были выбраны виды лишайников, имеющие достаточную для расчетов встречаемость (более 10% по всем учетным площадкам) на пробной площади.

Для анализа сходства этого был использован коэффициент Б.А. Вайнштейна – K_w (Вайнштейн, 1967, по: Чернов, 1975). По полученным данным строится диаграмма, по принципу сопоставления попарных коэффициентов сходства, предложенному М.С. Маунтфордом (Maunthford 1962, по: Чернов, 1975). Степень схожести каждого вида с остальными характеризует величина $\sum K_w$ (сумма коэффициентов сходства), показанная на рисунке высотой ветвей.

Кроме этого, хорошим вспомогательным показателем, позволяющим охарактеризовать виды по степени их специфичности, служат суммы коэффициентов сходства по каждому из сравниваемых видов. Наибольшую сумму имеют виды, занимающие «среднее» положение в рассматриваемой совокупности, обнаруживающей наибольшее сходство с большинством прочих. Снижение этого показателя, который можно именовать индексом специфичности, соответствует повышению специфики вида (Чернов, 1975).

Объем выполненной работы

Материал собран в 1999-2001 гг. в лиственных редколесьях подгольцового пояса на 15 пробных площадях в горных массивах на Полярном Урале. Описания эпифитного лишайникового покрова и сбор образцов для анализа выполнены с 180 модельных деревьев лиственницы, обследовано 186 нижних ветвей.

Гербарные образцы и полевые материалы хранятся в Экологическом научно-исследовательском стационаре ИЭРиЖ УрО РАН (г. Лабытнанги).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Зависимость видового состава от высоты анализируемого участка

Таксономический состав

В целом особенности видового состава лишайников лиственницы сибирской проанализированы ранее (Рябицева, 2006). На *Larix sibirica* на учетных площадках обнаружено 62 вида лишайников, принадлежащих к 32 родам, 11 семействам и 4 порядкам.

На основании стволов видов видовой состав лишайников лиственницы по сравнению с уровнем 1.3 м более разнообразен. Здесь найдены представители 10 семейств и 30 родов лишайников (табл. 1, 3). Четыре семейства (*Cladoniaceae*, *Coniocybaseae*, *Lecideaceae*, *Pertusariaceae*) представлены только на основании стволов. На основании стволов по сравнению с уровнем 1.3 м почти в два раза больше видов сем. *Parmeliaceae*, а также больше видов в семействах *Alectoriaceae*, *Bacidiaceae*, *Lecanoraceae* и *Mycoblastaceae*. Только на основании стволов найдены представители 15 родов лишайников: *Arctoparmelia*, *Asahinea*, *Bacidea*, *Buellia*, *Cetraria*, *Cetrariella*, *Chaenotheca*, *Cladonia*, *Imshaugia*, *Licidea*, *Lepraria*, *Mycoblastus*, *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Varicellaria* (табл. 4).

На уровне 1.3 м видовой состав значительно беднее, здесь обнаружены виды из 7 семейств и 17 родов лишайников (табл. 1, 3). Только на высоте 1.3 м представлено сем. *Candelariaceae*. На высоте 1.3 м три семейства: *Alectoriaceae*, *Candelariaceae* и *Mycoblastaceae* – одновидовые, на основании стволов таких семейств два: *Coniocybaseae* и *Lecideaceae*. Одновидовых родов больше на основании стволов (19 родов) больше, чем на высоте 1.3 м (12 родов). Только на уровне 1.3 м найдены лишайники родов *Candelariella* и *Rinodina* (табл. 4).

Соотношение морфологических групп

На основании стволов наибольшим числом видов представлены кустистые (28 видов, 47% от числа видов на основании) лишайники. Кустистые лишайники относятся всего к трем семействам: *Alectoriaceae* – 2 вида, *Cladoniaceae* – 17 видов и *Parmeliaceae* – 9 видов. На порядок меньше накипных лишайников (19 видов, 32%) из семи семейств (табл. 3).

На высоте 1.3 м наиболее многочисленны накипные лишайники (11 видов, 46% всех видов на 1.3 м): *Bacidiaceae* (2 вида), *Candelariaceae* (1 вид), *Lecanoraceae* (5 видов), *Mycoblastaceae* (1 вид), *Physciaceae* (2 вида). Кустистых видов на этом уровне ствола меньше всего, только 5 видов (21 %): *Alectoria sarmentosa*, *Bryoria fuscescens*, *Bryoria simplicior*, *Evernia mesomorpha*, *Flavocetraria cucullata* (табл. 3, 4).

Таблица 1

Анализ видового состава лишайников лиственницы подгольцовых редколесий

Показатели	Всего	На основании	На высоте 1.3 м
Число семейств лишайников			
всего	11	10	7
кустистых*	3	3	2
листоватых	1	1	1
накипных	8	7	5
Число родов лишайников			
всего	32	30	17
кустистых*	7	7	3
листоватых	9	9	6
накипных	16	14	7
Географический анализ, число видов			
арктоальпийские	11	11	2
гипоарктомонтанные	6	6	2
монтанные	1	1	-
арктобореальные	2	1	1

Показатели	Всего	На основании	На высоте 1.3 м
бореальные	29	29	12
мультирегиональные	13	11	7
Экологический анализ, число видов			
ксерофиты	4	4	1
ксеромезофиты	3	2	1
мезофиты	50	48	22
психрофиты	3	3	-
криофиты	2	2	-

* - число семейств и родов, включающие кустистые, листоватые или накипные виды

Соотношения географических элементов

На основании стволов преобладают бореальные (29 видов, 49% всех видов на этом уровне ствола), арктоальпийские и мультирегиональные (по 11 видов, 19%) виды. На высоте 1.3 м заметно выделяется только число бореальных (12 видов), охватывающих здесь половину видового состава (табл. 1).

Соотношения экологических групп

Доля мезофитов на основании стволов 81%, на высоте 1.3 м она доходит до 92%, вследствие того, что преобладающая часть ксерофитов, ксеромезофитов, психрофитов и криофитов, т.е. видов лишайников, приуроченных к засушливым местообитаниям, холодостойких видов влажных местообитаний, видов холодных и сухих местообитаний концентрируется на лиственницах в подгольцовых редколесьях при основании стволов. В сумме доля ксерофитов, ксеромезофитов, психрофитов и криофитов при основании стволов 19%, на высоте 1.3 м – 8% (табл. 1).

Таблица 2

Число видов на лиственнице в подгольцовых редколесьях

Расположение видов	Число видов			
	всего	кустистых	листоватых	накипных
На лиственнице	77	34	15	28
В нижней части ствола (0-0.5 м)	71	34	13	24
В средней части ствола (0.5-2м)	25	5	9	11
На нижних живых ветвях	32	7	9	16

Виды вне учетных площадок

С учетом видов найденных вне учетных площадок на *Larix sibirica* всего обнаружено 77 видов, принадлежащих к 40 родам, 17 семействам и 6 порядкам (Рябицева, 2002).

В нижней части стволов (0-0.5 м) обнаружено 92% всех видов лиственницы, в средней части ствола (0.5-2 м) – только 32% видов (табл. 2). На отдельном дереве с учетом лишайников найденных на разных уровнях ствола и живых ветвях насчитывается от 4 до 23 видов, т.е. наибольшее количество видов эпифитов на лиственнице

це может достигать трети от общего количества видов, зафиксированных на всех деревьях.

На живых нижних ветвях лиственницы обнаружено 32 вида лишайников или 42% всех видов лиственницы из 21 рода и 9 семейств: *Parmeliaceae* – 14 видов, *Lecanoraceae* – 5 видов, *Pertusariaceae* – 3 вида, *Bacidiaceae*, *Physciaceae*, *Teloschistaceae* – по 2 вида, *Alectoriaceae*, *Lecideaceae*, *Mycoblastaceae* – по 1 виду (табл. 5). Из них 22% кустистых, 28% листоватых и 50% накипных лишайников (табл. 2). Бореальных видов 48%, арктоальпийских 10%. Мезофиты составляют 90%.

Число видов на ветвях зависит от высоты расположения ее над землей. На низко расположенных ветвях (0-1 м) обнаружено 0-11 видов (в среднем 4.1), на расположенных выше ветвях (1-2 м) – 0-6 видов (в среднем 3.0), на ветвях выше 2 м найдено от 0 до 5 видов (в среднем 2.2).

Зависимость структуры сообществ лишайников от высоты анализируемого участка

Видовое разнообразие

Общее число видов

На основании стволов на лиственнице в подгольцовых редколесьях обнаружено 59 видов (95% всех видов), тогда как на высоте 1.3 м найдено только 24 вида лишайников (39% видов) (табл. 3).

21 вид (34% видов) лишайников обнаружен и на основании стволов и на уровне 1.3 м. Только на основании стволов найдено 37 видов (или 61% все видов) лишайников. Три вида лишайников: *Candelariella vitellina*, *Mycobilimbia carneoalbida* и *Rinodina archaea* встретились только на высоте 1.3 м

Число видов на пробной площади

На основании стволов лиственниц на пробных площадях в подгольцовых редколесьях найдено от 11 до 33 видов. На уровне 1.3 м число видов на пробной площади варьирует от 9 до 18 видов (табл. 3). При сравнении (по *U*-критерию для малых выборок) групп данных по количеству видов на пробной площади на разных уровнях ствола выявляется достоверность их различий ($U_{\phi} = 32.0 < U_{st} = 56$, с вероятностью 0.01).

Число видов на учетной площадке (видовая насыщенность)

На основании стволов лиственниц на учетных площадках в подгольцовых редколесьях встречается от 3 до 15 видов лишайников (7 видов в среднем, коэффициент вариации 31%). На уровне 1.3 м видовая насыщенность на лиственнице ниже и находится в пределах 0-14 видов (4 вида лишайников в среднем, коэффициент вариации 67%) (табл. 3). Разница между числом видов на учетной площадке на основании стволов и высоте 1.3 м на лиственнице для подгольцовых редколесий оказалась достоверной и значительной ($t = 6.60$, $P < 0.01$).

На основании стволов среднее число видов на учетной площадке по разным пробным площадям варьирует от 5.7 ± 0.4 до 9.2 ± 0.9 видов. На уровне 1.3 м среднее число видов на учетной площадке варьирует от 0.9 ± 0.3 до 6.8 ± 0.8 видов. Сравнение (по *t*-критерию) рядов данных по числу видов на учетных площадках по всем деревьям на основании стволов и на уровне 1.3 м дает подтверждение об их различии на высоком уровне значимости (для средних $t_{\phi} = 12.94 > t_{st} = 3.95$; для коэффициентов вариации $t_{\phi} = 9.03 > t_{st} = 3.29$, с вероятностью меньше 0.01).

Таблица 3

Структура эпифитных сообществ лиственницы подгольцовых редколесий

Расположение на стволе	Ценоотические показатели			
	общее	кустистых	листоватых	накипных
Общее число видов:				
абс.	62	28	12	22
на высоте 1.3 м	24	5	8	11
на основании	59	28	12	19
Число видов на пробной площади:				
на высоте 1.3 м	12	2	5	6
на основании	21	6	6	8
Число видов на учетной площадке (видовая насыщенность):				
на высоте 1.3 м	3.8±0.4	0.5±0.1	1.5±0.2	1.8±0.2
на основании	7.0±0.3	0.9±0.1	3.7±0.2	2.4±0.2
Встречаемость лишайников, %:				
на высоте 1.3 м	90	38	72	80
на основании	100	57	100	99
Проективное покрытие, %:				
на высоте 1.3 м	15.4±2.1	0.5±0.1	8.3±0.9	6.6±0.5
на основании	34.3±2.1	1.1±0.2	16.2±1.4	17.0±2.3

Несмотря на то, что на основании стволов по общему числу видов преобладают кустистые лишайники, видовая насыщенность на этом уровне ствола выше для листоватых видов (3.7±0.2 вида в среднем). На уровне 1.3 м накипных лишайников больше (1.8±0.2 вида в среднем), чем видов других морфологических групп и по общему числу видов, обнаруженных на лиственнице на этом уровне ствола, и по видовой насыщенности эпифитных сообществ. Видовая насыщенность эпифитных сообществ кустистыми лишайниками и на основаниях стволов лиственницы (0.9±0.1 вида в среднем) и на уровне 1.3 м (0.5±0.1 вида в среднем) наименьшая (табл. 3).

Встречаемость лишайников

Общая встречаемость лишайников

Эпифитные лишайники обнаружены на лиственнице в подгольцовых редколесьях на всех исследованных деревьях.

На основании стволов лишайники найдены на 100% лиственниц. На высоте 1.3 м – в среднем только на 90% стволов (табл. 3).

Встречаемость морфологических групп

На основании стволов на лиственнице стабильно встречаются накипные (на 99% стволов) и листоватые (на 100% стволов) лишайники. Доля кустистых (57%) почти в два раза меньше.

На высоте 1.3 м константно (на 80% деревьев) встречаются накипные лишайники. Встречаемость листоватых лишайников немного ниже (78%). Встречаемость кустистых видов на этом уровне ствола заметно меньше (37%).

Встречаемость видов на пробной площади

В подгольцовых редколесьях лишайники обнаружены на пробных площадях на основаниях всех стволов. На уровне 1.3 м встречаемость лишайников по разным пробным площадям изменяется от 55% до 100%.

На основании стволов лиственниц наиболее распространенными (с высокой встречаемостью, $p \geq 50\%$ по всем учетным площадкам) явились четыре вида лишайников: *Vulpicida pinastri* (нижняя и верхняя граница для генеральной доли: $83\% \leq p \leq 93\%$), *Parmeliopsis ambigua* ($81\% \leq p \leq 91\%$), *Parmeliopsis hyperopta* ($91\% \leq p \leq 97\%$) и *Biatora helvola* ($80\% \leq p \leq 90\%$) (табл. 4).

К видам, встреченным на основании стволов более чем на 10% всех деревьев (с $10\% \leq p \leq 50\%$), можно отнести 7 видов лишайников: *Tuckermannopsis sepicola* (генеральная встречаемость 47%), *Lecanora hagenii* (21%), *Lecidea nylanderii* (21%), *Melanelia olivacea* (19%), *Ochrolechia frigida* (17%), *Hypogymnia physodes* (15%), *Japewia tornoënsis* (15%) (табл. 4).

49 видов (или 83%) на основании столов лиственниц в подгольцовых редколесьях явились наименее распространенными (с $p < 10\%$), такие виды составляют более половины от обнаруженных на этом уровне видов эпифитов (табл. 4). 18 (31%) видов лишайников встретились только один раз.

На уровне 1.3 м наиболее распространенными в редколесьях (с высокой встречаемостью, $p \geq 50\%$ по всем учетным площадкам) явился только один вид – *Melanelia olivacea* ($63\% \leq p \leq 76\%$) (табл. 4).

К видам, встреченным в подгольцовых редколесьях на высоте 1.3 м более чем на 10% всех деревьев можно отнести 7 видов лишайников: *Lecanora hagenii* (генеральная встречаемость 49%), *Biatora helvola* (40%), *Amandinea punctata* (33%), *Bryoria simplicior* (28%), *Vulpicida pinastri* (24%), *Parmeliopsis ambigua* (21%), *Japewia tornoënsis* (20%) (табл. 4).

18 видов лишайников (75% видов) на высоте 1.3 м на лиственнице в подгольцовых редколесьях явились наименее распространенными (с $p < 10\%$), такие виды составляют более половины от обнаруженных на этом уровне видов (табл. 4). Шесть видов (25%) обнаружены единично.

Встречаемость видов на учетной площадке

На основании стволов лиственницы к видам с наибольшей встречаемостью на учетных площадках (со средней встречаемостью больше 10%) можно отнести только два вида лишайников: *Biatora helvola* (средняя встречаемость $24.7 \pm 1.6\%$) и *Parmeliopsis hyperopta* ($18.1 \pm 1.3\%$). 60 видов на лиственницах в подгольцовых редколесьях на учетных площадках на основании стволов имеют встречаемость менее 10%.

На высоте 1.3 м к видам со средней встречаемостью на учетных площадках больше 10% можно отнести только *Melanelia olivacea* (средняя встречаемость $11.6 \pm 1.2\%$). 23 вида имеют на этом уровне среднюю встречаемость на учетных площадках менее 10%.

Таблица 4

Встречаемость, покрытие и доля участия в общем покрытии видов на лиственнице в подгольцовых редколесьях

Виды	Встречаемость в разных синузиях, %:		Покрытие		Доля вида	
	на основании	на 1.3 м	на основании	на 1.3 м	на основании	на 1.3 м
Только на высоте 1.3 м:						
<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	-	1.1	-	+	-	+
<i>Rinodina archaea</i> (Ach.) Arnold	-	0.6	-	+	-	+
<i>Mycobilimbia carneoalbida</i> (Müll. Arg.) comb. ined.	-	0.6	-	+	-	+
Преимущественно на высоте 1.3 м:						
<i>Melanelia olivacea</i> (L.) Essl.	19.4	69.7	0.4±0.1	8.2±0.9	1.0	49.9
<i>Lecanora hagenii</i> (Ach.) Ach.	21.1	48.9	1.1±0.4	3.3±0.5	2.4	20.0
<i>Amandinea punctata</i> (Hoffm.) Coppins & Scheid.	5.6	32.6	0.1±0.0	0.5±0.1	0.1	2.8
<i>Bryoria simplicior</i> (Vain) Brodo & D. Hawksw.	12.8	27.5	0.1±0.0	0.3±0.0	0.2	1.8
<i>Japewia tornoënsis</i> (Nyl) Tønsberg	15.0	19.7	0.3±0.1	0.3±0.1	0.6	2.0
<i>Lecanora</i> sp.	0.6	12.9	+	0.3±0.1	0.1	1.9
<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.	1.1	12.9	+	0.2±0.1	+	1.0
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	11.7	11.2	0.1±0.0	0.1±0.0	0.2	0.7
<i>Lecidella euphorea</i> (Flörke) Hertel	3.9	10.1	+	0.1±0.0	+	0.4
<i>Lecanora symmicta</i> (Ach.) Ach.	7.8	9.6	0.1±0.1	0.1±0.0	0.3	0.5
<i>Bryoria</i> spp.	1.1	4.5	+	+	0.1	+
<i>Hypogymnia bitteri</i> (Lyngé) Ahti	0.6	0.6	+	+	+	+
<i>Bryoria fuscescens</i> (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.	0.6	0.6	+	+	+	+
Преимущественно на основании стволов:						
<i>Parmeliopsis hyperopta</i> (Ach.) Arnold	95.0	11.2	11.0±0.8	0.1±0.0	25.1	0.4
<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattsson & M. J. Lai	88.9	24.2	3.2±0.2	0.2±0.0	7.2	1.1
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.	86.7	20.8	4.6±0.4	0.2±0.0	10.6	1.2
<i>Biatora helvola</i> Hellb.	86.1	39.9	14.0±0.9	2.5±0.4	32.1	15.0
<i>Tuckermannopsis sepincola</i> (Ehrh.) Hale	46.7	2.8	0.7±0.1	+	1.5	+

Виды	Встречаемость в разных синузиях, %:		Покрытие		Доля вида	
	на осно- вании	на 1.3 м	на осно- вании	на 1.3 м	на осно- вании	на 1.3 м
<i>Ochrolechia frigida</i> (Sw.) Lyngé	16.7	0.6	0.3±0.1	+	0.6	+
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	15.0	9.0	0.5±0.1	0.1±0.0	1.1	0.5
<i>Lecanora pulicaris</i> (Pers.) Ach.	6.7	1.7	0.1±0.0	+	0.1	+
<i>Flavocetraria cucullata</i> (Bellardi) Kärnefelt & Thell	5.0	0.6	+	+	+	+
<i>Alectoria sarmentosa</i> (Ach.) Ach.	1.1	1.1	+	+	+	+
Только на основании стволов:						
<i>Ochrolechia</i> spp.	33.9	-	1.0±0.2	-	2.4	-
<i>Lepraria</i> spp.	29.4	-	1.1±0.2	-	2.5	-
<i>Lecidea nylanderi</i> (Anzi) Th. Fr.	21.1	-	2.6±0.5	-	6.0	-
<i>Cladonia</i> spp.	20.6	-	0.4±0.1	-	0.8	-
<i>Mycoblastus</i> spp.	18.9	-	0.7±0.1	-	1.5	-
<i>Cladonia ecmocyna</i> Leight.	6.7	-	0.1±0.0	-	0.2	-
<i>Cetraria isladica</i> (L.) Ach.	6.1	-	+	-	0.1	-
<i>Flavocetraria nivalis</i> (L.) Kärnefelt & Thell	5.6	-	0.1±0.0	-	0.1	-
<i>Cladonia ochrochlora</i> Flörke	4.4	-	0.1±0.1	-	0.3	-
<i>C. pleurota</i> (Flörke) Schaer.	3.3	-	0.1±0.1	-	0.3	-
<i>C. cornuta</i> (L.) Hoffm.	2.8	-	+	-	0.1	-
<i>C. subulata</i> (L.) F. H. Wigg.	2.2	-	+	-	0.1	-
<i>C. deformis</i> (L.) Hoffm.	2.2	-	0.1±0.0	-	0.2	-
<i>C. coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	1.7	-	0.1±0.0	-	0.2	-
<i>Cetraria laevigata</i> Rass.	1.7	-	+	-	+	-
<i>Arctoparmelia incurva</i> (Pers.) Hale	1.7	-	+	-	+	-
<i>Bacidia beckhausii</i> Körb.	1.1	-	+	-	+	-
<i>Varicellaria rhodocarpa</i> (Körb.) Th. Fr.	1.1	-	+	-	+	-
<i>Lecidea meiocarpa</i> Nyl.	1.1	-	+	-	+	-
<i>Cladonia crispata</i> (Ach.) Flot.	1.1	-	+	-	0.1	-

Виды	Встречаемость в разных синузиях, %:		Покрытие		Доля вида	
	на осно- вании	на 1.3 м	на осно- вании	на 1.3 м	на осно- вании	на 1.3 м
<i>C. sulphurina</i> (Michx.) Fr.	1.1	-	+	-	+	-
<i>Imshaugia aleurites</i> (Ach.) S. L. F. Meyer	1.1	-	+	-	+	-
<i>Cetrariella delisei</i> (Schaer.) Kärnefelt & Thell	1.1	-	+	-	+	-
<i>Cladonia phyllophora</i> Hoffm.	1.1	-	+	-	+	-
<i>C. polydactyla</i> (Flörke) Spreng.	1.1	-	+	-	+	-
<i>C. bellidiflora</i> (Ach.) Schaer.	1.1	-	+	-	0.1	-
<i>C. chlorophaea</i> aggr.	1.1	-	+	-	+	-
<i>Bryoria fremontii</i> (Tuck.) Brodo & D. Hawksw.	0.6	-	+	-	+	-
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.	0.6	-	+	-	+	-
<i>Mycoblastus affinis</i> (Schaer.) Schauer.	0.6		+		0.1	
<i>Mycoblastus alpinus</i> (Fr.) Kernst	0.6		+		+	
<i>Parmelia saxatilis</i> (L.) Ach.	0.6	-	+	-	+	-
<i>Pertusaria dactylina</i> (Ach.) Nyl.	0.6	-	+	-	+	-
<i>Alectoria ochroleuca</i> (Hoffm.) A. Massal.	0.6	-	+	-	+	-
<i>Asahinea chrysantha</i> (Tuck.) C. F. Culb. & W. L. Culb.	0.6	-	+	-	+	-
<i>Cladonia carneola</i> (Fr.) Fr.	0.6	-	+	-	+	-
<i>C. pyxidata</i> (L.) Hoffm.	0.6	-	+	-	+	-
<i>Buellia schaereri</i> De Not.	0.6	-	+	-	+	-
<i>Chaenotheca chrysocephala</i> (Ach.) Th. Fr.	0.6	-	+	-	+	-
<i>Cladonia cenotea</i> (Ach.) Schaer.	0.6	-	+	-	+	-
<i>Lecidella elaeochroma</i> (Ach.) M. Choisy	0.6	-	+	-	+	-
кустистых	57	38	1.1±0.2	0.5±0.1	3.2	3.0
листоватых	100	72	16.2±1.4	8.3±0.9	47.3	54.1
накипных	99	80	17.0±2.3	6.6±0.5	49.5	42.9

Примечание. «-» – отсутствие вида, «+» – покрытие и доля участия вида менее 0.1%

На ветвях лиственниц наиболее распространена (с $p \geq 50\%$) *Melanelia olivacea* ($44\% \leq p \leq 58\%$). К видам, встреченным на 10% и более всех исследованных ветвей лиственниц можно отнести 4 вида лишайников: *Amandinea punctata* ($26\% \leq p \leq 40\%$), *Parmelia sulcata* ($16\% \leq p \leq 28\%$), *Bryoria simplicior* ($10\% \leq p \leq 20\%$) и *Biatora helvola* ($10\% \leq p \leq 20\%$) (табл. 5).

Таблица 5

Встречаемость видов лишайников на ветвях лиственницы в подгольцовых ред-
колесьях

Виды	Встречаемость, %
<i>Melanelia olivacea</i> (L.) Essl.	51.1
<i>Amandinea punctata</i> (Hoffm.) Coppins & Scheid.	32.8
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	21.5
<i>Bryoria simplicior</i> (Vain) Brodo & D. Hawksw.	14.5
<i>Biatora helvola</i> Hellb.	14.0
<i>Vulpicida pinastry</i> (Scop.) J.-E. Mattsson & M. J. Lai	11.8
<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.	9.1
<i>Lecanora hagenii</i> (Ach.) Ach.	9.1
<i>Lecanora</i> sp.	8.1
<i>Parmeliopsis hyperopta</i> (Ach.) Arnold	7.0
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	5.9
<i>Tuckermannopsis sepincola</i> (Ehrh.) Hale	5.9
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.	4.8
<i>Japewia tornoenensis</i> (Nyl) Tonsberg	4.3
<i>Lecidella euphorea</i> (Florke) Hertel	4.3
<i>Lecanora pulicaris</i> (Pers.) Ach.	3.8
<i>Lecanora symmicta</i> (Ach.) Ach.	3.8
<i>Hypogymnia bitteri</i> (Lynge) Ahti	2.2
<i>Caloplaca holocarpa</i> (Ach.) A. E. Wade	1.1
<i>Licidea nylanderii</i> (Anzi) Th. Fr.	1.1
<i>Ochrolechia frigida</i> (Sw.) Lynge	1.1
<i>Alectoria sarmentosa</i> (Ach.) Ach.	0.5
<i>Lecidea meiocarpa</i> Nyl.	0.5
<i>Caloplaca cerina</i> (Hedw.) Th. Fr.	0.5
<i>Bryoria fuscescens</i> (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.	0.5
<i>Cetraria isladica</i> (L.) Ach.	0.5
<i>Cetraria laevigata</i> Rass.	0.5
<i>Flavocetraria cucullata</i> (Bellardi) Karnefelt & Thell	0.5
<i>Melanelia septentrionalis</i> (Lynge) Essl	0.5
<i>Pertusaria dactylina</i> (Ach.) Nyl.	0.5
<i>Pertusaria panyrga</i> (Ach.) A. Massal.	0.5
<i>Rinodina archaea</i> (Ach.) Arnold	0.5
кустистых	19.9
листоватых	57.0
накипных	47.8

Покрытие лишайников

Общее покрытие

На основании стволов лиственниц общее покрытие лишайников в подгольцовых редколесьях в среднем 34%, на высоте 1.3 м – 15% (табл. 3).

По разным пробным площадям на основании стволов лиственниц общее покрытие лишайников находится в пределах 23-56%, на высоте 1.3 м – в пределах 2-37%. Различия в общем покрытии лишайников на основании стволов и на уровне 1.3 м достоверны и велики ($U_{\phi} = 13.5 < U_{st} = 56$, с вероятностью 0.01).

Общее покрытие лишайников в подгольцовых редколесьях сильнее варьирует на высоте 1.3 м (коэффициент вариации 93%), чем на основании стволов (коэффициент вариации 41%).

Покрытие морфологических групп

На основании стволов лиственниц в покрытии доминируют накипные (среднее покрытие 17%, доля участия в общем покрытии 50%) и листоватые лишайники (среднее покрытие 16%, доля участия 47%). Доля кустистых видов в сложении эпифитных сообществ основания стволов лиственниц невелика (среднее покрытие 1%, доля участия 3%) (табл. 3, 4).

На высоте 1.3 м в покрытии доминируют листоватые (среднее покрытие 8%, доля участия в общем покрытии на этом уровне ствола 54%). Доля кустистых видов на уровне 1.3 м также невелика (табл. 3, 4).

Доля участия видов в покрытии

По участию в общем покрытии коры лишайниками все виды можно разделить на 4 группы: 1) группа видов с относительно высоким вкладом в общее покрытие коры лишайниками (выше 5%), 2) виды с невысоким вкладом в покрытие (0.1-5%), 3) виды с низким вкладом в общее покрытие (менее 0.1%).

В последнюю группу входят в том числе виды, встреченные на лиственнице лишь один раз, в первую группу вошли виды, в своем большинстве выступающие в роли доминантов лишайниковых синузий лиственницы.

На основании стволов относительно высокий вклад в общее покрытие вносят только 5 видов лишайников: *Biatora helvola* (доля участия 35% в общем покрытии), *Parmeliopsis hyperopta* (доля участия 23%), *Parmeliopsis ambigua* (доля 11%), *Vulpicida pinastri* (доля 7%), *Lecidea nylanderii* (доля 6%) (табл. 4).

32 вида лишайников имеют невысокий вклад (0.1-5%) в общее покрытие. Доля участия 22 видов менее 0.1% (табл. 4).

На высоте 1.3 м наибольшая доля в покрытии у трех видов лишайников: *Melanelia olivacea* (доля участия 50% в общем покрытии), *Lecanora hagenii* (доля 20%) и *Biatora helvola* (доля 15%) (табл. 4).

Доминирование видов

На основании стволов чаще (более чем на 5% учетных площадок) доминируют в лишайниковых синузиях четыре вида лишайников: *Biatora helvola* (на 50% учетных площадок), *Parmeliopsis hyperopta* (на 22% площадок), *P. ambigua* (на 8% площадок) и *Vulpicida pinastri* (на 6% площадок).

На высоте 1.3 м чаще доминируют на лиственнице в эпифитных синузиях три вида лишайников: *Melanelia olivacea* (на 43% учетных площадок), *Biatora helvola* (на 23% площадок) и *Lecanora hagenii* (на 17% площадок).

Распределение видов лишайников по стволу

Нижняя часть ствола

Часть покрытия в прикомлевой части ствола лиственниц в подгольцовых редколесьях составляют различные виды мхов. Мхи поднимаются от основания по стволу до 1-7 см (3.7 ± 0.5 см в среднем).

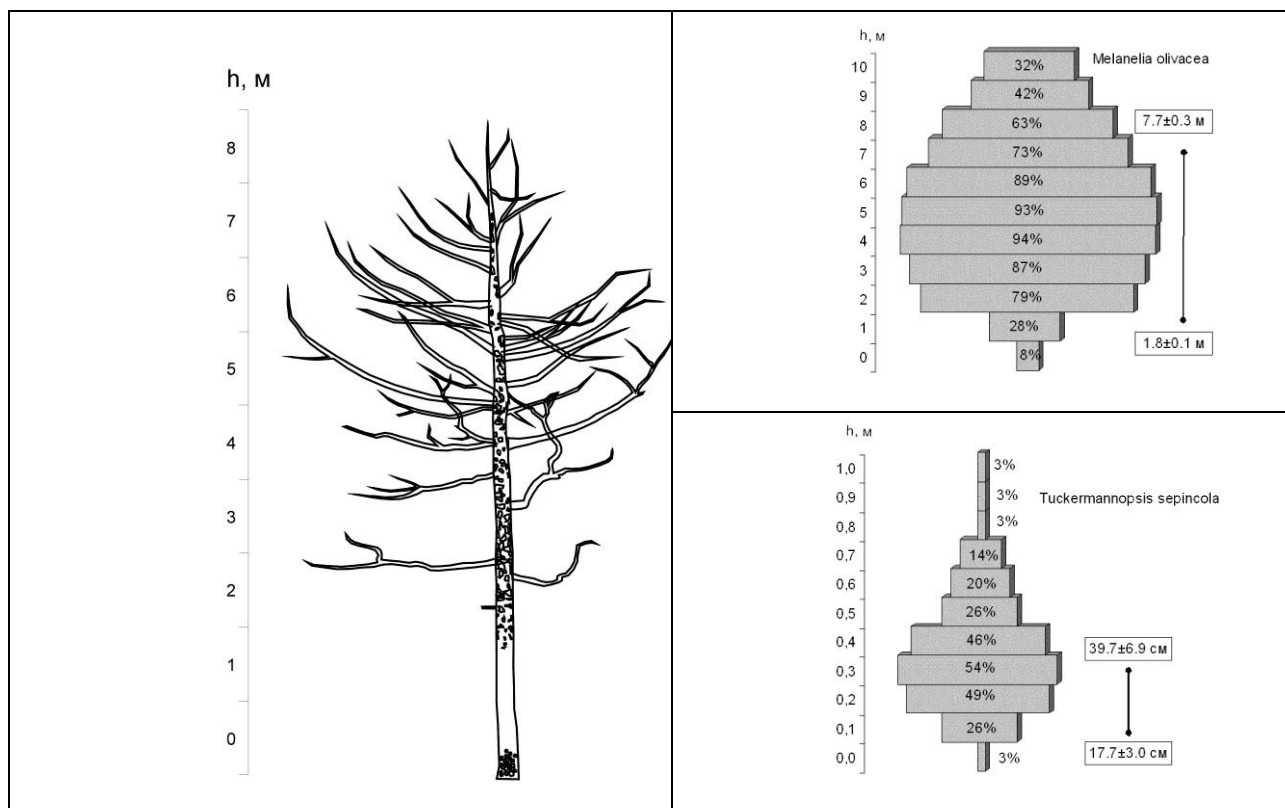
Различные виды кладоний, встречающихся в подгольцовых редколесьях на основании стволов лиственниц поднимаются по стволу от 0-20 см (1.1 ± 0.2 см в среднем) до 1-50 см (7.2 ± 1.4 см в среднем).

Parmeliopsis hyperopta встречается на лиственницах в подгольцовых редколесьях в среднем от 3 см и поднимается до 29 см. *Parmeliopsis ambigua* обрастает стволы лиственниц от 9 см до 33 см в среднем. *Vulpicida pinastry* встречается от 19 см до 38 см. *Tuckermannopsis sepincola* встречается от 18 см до 40 см в среднем (рис. 1).

Лишайники рода *Cladonia* встречаются главным образом (на 76% стволов) не выше 10 см от уровня почвы. *Parmeliopsis hyperopta* приурочен к высоте 10-20 см от поверхности почвы, встречаясь на этом уровне на 84% стволов. *Parmeliopsis ambigua* и *Vulpicida pinastry* чаще встречаются несколько выше, на уровне 10-30 см. *Tuckermannopsis sepincola* был обнаружен на большей части стволов на высоте 30-40 см (рис. 1).

Средняя и верхняя часть ствола

Biatora helvola распространена на стволе в среднем от 20 до 120 см (20.3 ± 3.9 - 119.6 ± 19.7 см), чаще встречаясь в диапазоне 0.5-1 м. *Melanelia olivacea* встречается на стволах лиственниц в подгольцовых редколесьях в среднем с высоты 1.8 м и поднимается в крону до 7.7 м. На большей части стволов (на 94%) *Melanelia olivacea* приурочена к высоте 4-6 м (рис. 1).



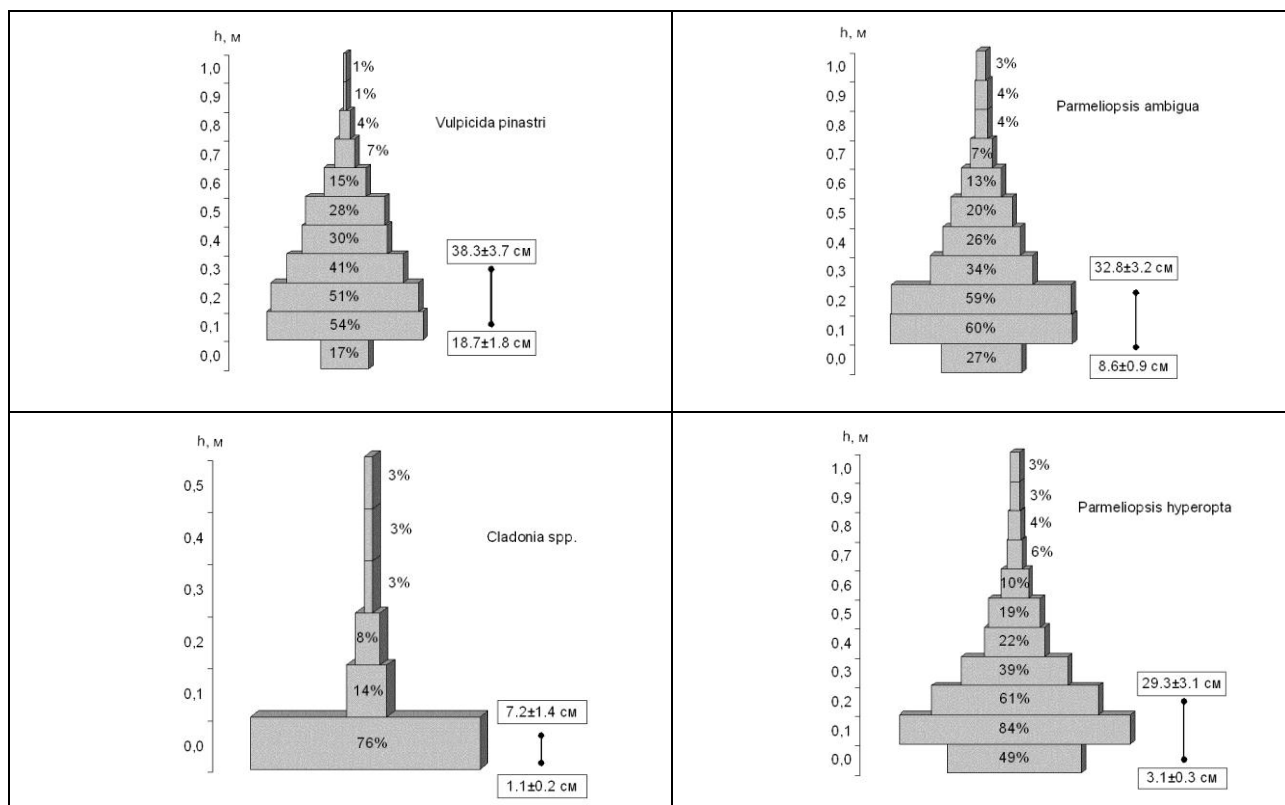


Рис. 1. Распределение по стволу приуроченных с оснований *Cladonia spp.*, *Vulpicida pinastri*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Tuckermannopsis sepincola* и приуроченной к кроне лиственниц *Melanelia olivacea*. Обозначения: числа с процентами – частота обнаружения вида на данной высоте дерева, числа в рамках - средние границы распределения видов на стволах. На силуэте лиственницы показан общий характер распределения лишайников.

Анализ видового сходства

Для анализа сходства видов на стволе лиственницы были выбраны 12 нередких видов лишайников, имеющие встречаемость по всем учетным площадкам более 10%, 4 накипных: *Biatora helvola* (62%), *Lecanora hagenii* (37%), *Amandinea punctata* (20%), *Japewia tornøensis* (16%), 7 листоватых: *Vulpicida pinastri* (56%), *Parmeliopsis ambigua* (51%), *P. hyperopta* (51%), *Melanelia olivacea* (44%), *Tuckermannopsis sepincola* (26%), *Parmelia sulcata* (12%), *Hypogymnia physodes* (12%) и один кустистый лишайник *Bryoria simplicior* (21%).

В целом, дендрограмма сходства позволяет сориентироваться в материале и целенаправленно оценить данные по ценотическим показателям.

На дендрограмме сходства нередких видов лишайников, найденных на стволе лиственницы, можно выделить две группы ветвей, коэффициент сходства между которыми около 12% (рис. 2).

В левой части дендрограммы сгруппировались виды, «процветающие» на основании стволов: *Vulpicida pinastri*, *Biatora helvola*, *Parmeliopsis ambigua* и *P. hyperopta*. Наибольший суммарный коэффициент видового сходства обнаруживает *Vulpicida pinastri*, затем *Biatora helvola*, на третьем месте – *Parmeliopsis ambigua*. Обнаруживая сходство с большей частью нередких видов лишайников, эти виды наиболее часто и обильно заселяют большую часть оснований исследованных стволов, и довольно часто встречаются на высоте 1.3 м от сухих до переувлажненных местообитаний. Встречаются они не только на лиственнице, но и на большинстве других дре-

весных пород в районе исследования. Вместе с *Parmeliopsis hyperopta* эти виды выступают на основании стволов в роли доминантов лишеносинузий. *Biatora helvola* встречается на стволе в более широком диапазоне высот поднятия и даже доминирует в ряде синузий и на 1.3 м, в обильно увлажненных местообитаниях поднимаясь по стволам лиственниц до 2-2.5 м. *Parmeliopsis hyperopta* оказался более специализированным видом, более избирательно относящимся к месту и условиям обитания, чем другие три вида. Притом, что он имеет более высокую встречаемость и чаще, чем *Parmeliopsis ambigua* и *Vulpicida pinastry* доминирует в эпифитных синузиях основания ствола, очевидно, что его распределение в разных типах условий увлажнения неравномерно. Высота поднятия по стволу этого влаголюбивого и теневыносливого вида ниже и он вдвое реже, чем *Parmeliopsis ambigua* и *Vulpicida pinastry* встречается на уровне 1.3 м.

Очень маленький суммарный коэффициент сходства с другими видами у *Tuckermannopsis sepincola*. Средняя нижняя и верхняя границы его распространения по стволу схожи с таковыми у *Vulpicida pinastry* (рис. 1). В то же время *Tuckermannopsis sepincola* чаще встречается на более высоком уровне ствола (на 40 см), чем *Vulpicida pinastry* (на 30 см), а его встречаемость на основании стволов вдвое ниже. Возможно, этот вид более требовательный к условиям местообитания, в том числе субстрата, чем другие нередкие виды. Вместе с тем, что *Vulpicida pinastry*, *Parmeliopsis hyperopta* и *Tuckermannopsis sepincola* найдены в подгольцовых редколесьях на всех древесных породах, на которых обнаружены лишайники, можно отметить, что *Tuckermannopsis sepincola* – вид, наиболее активно поселяющийся на низко расположенных ветвях различных деревьев, на основании стволов подроста, на стволиках кустарников: ерника, ивы, можжевельника, смородины, багульника, встречается на голубике и, вероятно, предпочитает затененные, достаточно увлажненные условия и гладкую кору.

Правую часть дендрограммы занимают виды, более характерные для уровня 1.3 м: *Bryoria simplicior*, *Lecanora hagenii*, *Japewia tornoensis*, *Melanelia olivacea* и *Amandinea punctata*. Наибольшие суммарные коэффициенты видового сходства здесь у *Bryoria simplicior*, *Japewia tornoensis* и *Lecanora hagenii*. Виды *Bryoria simplicior* и *Japewia tornoensis* – нигде на стволах лиственницы не образующие значительного покрытия, но достаточно часто встречающиеся и на основании стволов и на высоте 1.3 м (табл. 4). *Lecanora hagenii* – вид, довольно обильный и доминирующий в ряде эпифитных синузий на уровне 1.3 м. Нижняя граница распространения этого лишайника на стволе близка к верхней границе распространения *Biatora helvola* (что хорошо визуально заметно на стволах по смене цвета слоевищ и апотециев). К этой группе близко подходит *Parmelia sulcata*, как и *Japewia tornoensis*, имеющая почти одинаковую невысокую встречаемость и на основании и на уровне 1.3 м (табл. 4). *Parmelia sulcata* вместе с *Melanelia olivacea*, *Amandinea punctata* и *Bryoria simplicior* первыми поселяются на молодых тонких ветвях лиственниц. Наиболее специфичными видами и избирательными к условиям местообитания в этой группе видов (имеющими на диаграмме сходства наименьшую длину ветвей) оказались *Amandinea punctata* и *Melanelia olivacea*. *Amandinea punctata* имеет на этом уровне на лиственнице заметную встречаемость, но среднее покрытие вида очень мало. *Melanelia olivacea* доминирует в более трети эпифитных синузий на высоте 1.3 м и никогда – на основании деревьев. Для *Melanelia olivacea* высота 1.3 м – уровень, близкий к нижней границе распространения этого лишайника на стволе, покрытие которого обычно увеличивается с высотой, достигая максимума в кроне дерева.

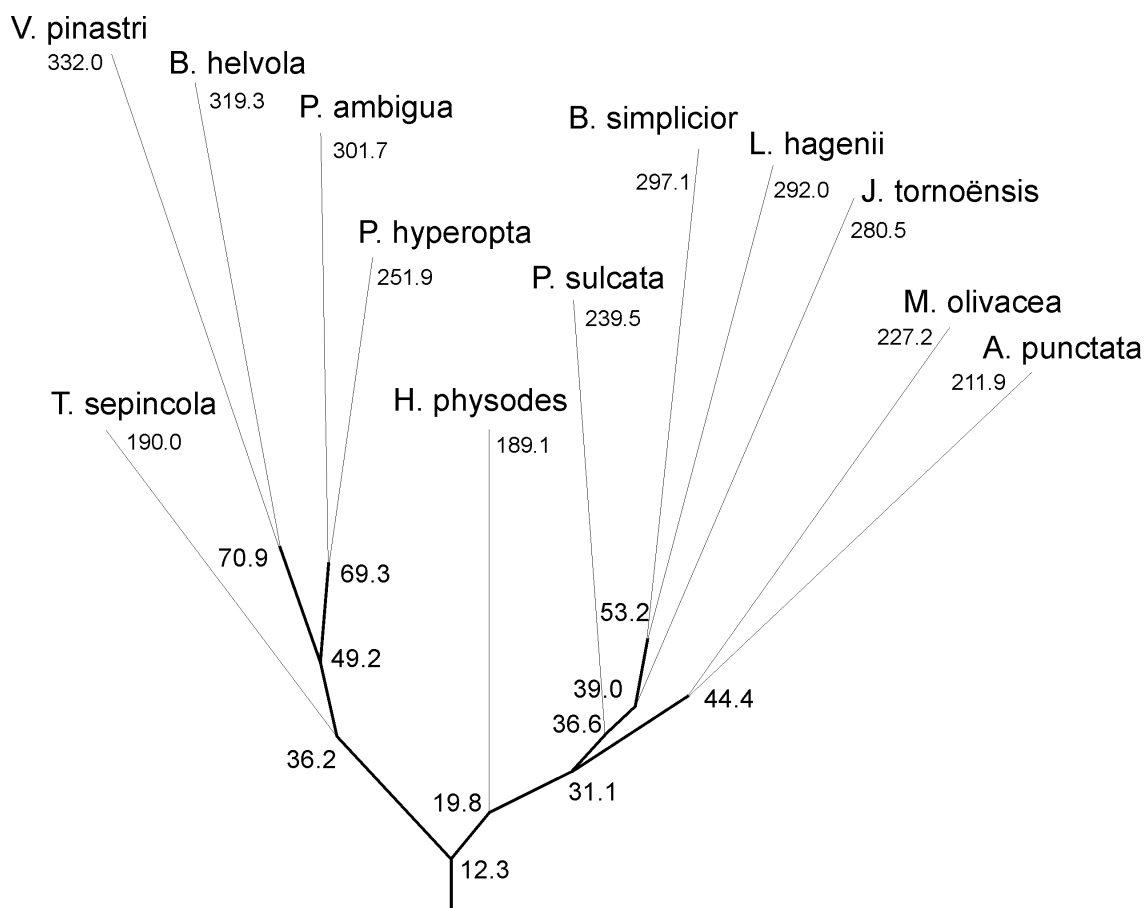


Рис. 2. Диаграмма сходства 12 нередких видов лишайников, найденных на стволе лиственницы. Обозначения: большие числа (в разветвлениях) коэффициент сходства Вайнштейна ($K_w, \%$), малые числа (под названиями видов) – сумма коэффициентов сходства (ΣK_w) по каждому виду (на рисунке высоты ветвей, показывающих ΣK_w уменьшены вдвое).

Следует выделить *Hypogymnia physodes*, как вид, занимающий промежуточное положение. Он имеет невысокое (20%) сходство с группой *Melanelia olivacea*, а по степени специфичности (по суммарному коэффициенту сходства) сродни *Tuckermannopsis sepincola*, хотя коэффициент сходства между этими видами всего 3%. Его встречаемость и покрытие на основании ствола и на уровне 1.3 м невысоки (табл. 4). Высоту понятия по стволу этого лишайника трудно оценить, т.к. он произрастает на деревьях разрозненными слоевищами, поднимаясь от основания ствола в крону дерева. В более стабильных и влажных условиях склоновых редколесий горнолесного пояса его покрытие на стволах увеличивается.

Наиболее «безразличными» видами оказались *Bryoria simplicior* и *Vulpicida pinastri*, эти виды могут произрастать в широком диапазоне условий местообитания на стволах.

Для выявления более тонких различий в распределении видов необходимо выявить зависимость состава и структуры сообществ эпифитных лишайников от характеристик форофита и различие в распределении видов в разных типах лесорастительных условий.

ВЫВОДЫ

Сравнительный анализ видового состава, ценологических характеристик эпифитных лишайниковых сообществ лиственницы сибирской в редколесьях Полярного Урала на разных уровнях ствола свидетельствует о наличии значительных различий.

1) Наиболее разнообразен видовой состав (10 семейств, 30 родов, 59 видов или 95%) оснований стволов, в половину меньше видов (7 семейств, 17 родов, 24 вида, 39%) найдено в эпифитных сообществах на уровне 1.3 м.

Четыре семейства: *Cladoniaceae*, *Coniocybaceae*, *Lecideaceae*, *Pertusariaceae*, представлены только на основании стволов. На основании стволов по сравнению с уровнем 1.3 м почти в два раза больше видов из сем. *Parmeliaceae*, а также больше видов в семействах *Alectoriaceae*, *Bacidiaceae*, *Lecanoraceae* и *Mycoblastaceae*. Только на основании стволов обнаружены 37 видов и 15 родов лишайников: *Arctoparmelia*, *Asahinea*, *Bacidea*, *Buellia*, *Cetraria*, *Cetrariella*, *Chaenotheca*, *Cladonia*, *Imshaugia*, *Licidea*, *Lepraria*, *Mycoblastus*, *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Varicellaria*. Только на высоте 1.3 м найдены представители сем. *Candelariaceae* и только на этом уровне ствола обнаружены лишайники родов *Candelariella* и *Rinodina*.

На основании стволов наибольшим числом видов представлены кустистые (28 видов, 47%) лишайники. На высоте 1.3 м наиболее многочисленны накипные лишайники (11 видов, 46%).

На основании стволов преобладают бореальные (29 видов, 49%), арктоальпийские и мультирегиональные (по 11 видов, 19%) виды. На высоте 1.3 м заметно преобладают бореальные (12 видов, 50%).

Доля мезофитов на основании стволов 81%, на высоте 1.3 м – 92%. Преобладающая часть ксерофитов, ксеромезофитов, психрофитов и криофитов концентрируется на лиственницах в подгольцовых редколесьях при основании стволов.

2) Число видов на пробную площадь на основании стволов лиственниц составляет 21 вид, на высоте 1.3 м – только 12 видов в среднем. При сравнении групп данных по количеству видов на пробной площади на разных уровнях ствола выявляется достоверность их различий.

Видовая насыщенность эпифитных сообществ оснований стволов достигает в среднем 7 видов лишайников (коэффициент вариации 31%). На уровне 1.3 м видовая насыщенность на лиственнице ниже, 4 вида лишайников в среднем (коэффициент вариации 67%). Сравнение рядов данных по числу видов на учетных площадках на основании стволов и на уровне 1.3 м дает подтверждение об их различии на высоком уровне значимости.

Видовая насыщенность эпифитных сообществ на основании ствола выше для листоватых видов (3.7 ± 0.2 вида в среднем). На уровне 1.3 м больше накипных лишайников (1.8 ± 0.2 вида в среднем), чем видов других морфологических групп. Видовая насыщенность эпифитных сообществ кустистыми лишайниками и на основаниях стволов лиственницы (0.9 ± 0.1 вида в среднем) и на уровне 1.3 м (0.5 ± 0.1 вида в среднем) наименьшая.

3) Лишайники обнаружены на основаниях всех стволов лиственниц. На уровне 1.3 м встречаемость лишайников по разным пробным площадям изменяется от 55% до 100% (в среднем на 90%).

Стабильно встречаются на основании стволов накипные (на 99% стволов) и листоватые (на 100% стволов) лишайники, доля кустистых (57%) почти в два раза меньше. На высоте 1.3 м константно (на 80% деревьев) встречаются накипные лишайники, встречаемость листоватых лишайников немного ниже (78%). Встречаемость кустистых видов на этом уровне ствола заметно меньше (37%).

Наиболее распространенными на основании стволов лиственниц явились четыре вида лишайников: *Vulpicida pinastri*, *Parmeliopsis ambigua*, *Parmeliopsis hyperopta* и *Biatora helvola*. На уровне 1.3 м наиболее распространена в подгольцовых редколесьях на лиственнице *Melanelia olivacea*.

4) Различия в общем покрытии лишайников на основании стволов (в среднем 34%, коэффициент вариации 41%) и на уровне 1.3 м (15% в среднем, коэффициент вариации 93%) оказались достоверны и велики.

Преобладают в покрытии на основании стволов лиственниц накипные (доля участия в общем покрытии 50%) и листоватые лишайники (доля участия 47%). На высоте 1.3 м в покрытии больше листоватых (доля участия в общем покрытии 54%). Доля кустистых видов в сложении эпифитных сообществ основания стволов и уровня 1.3 м лиственниц невелика (3%).

Высокий вклад в общее покрытие на основании стволов вносят 5 видов лишайников: *Biatora helvola* (доля участия в общем покрытии 35%), *Parmeliopsis hyperopta* (доля 23%), *Parmeliopsis ambigua* (доля 11%), *Vulpicida pinastri* (доля 7%), *Lecidea nylanderii* (доля 6%). На высоте 1.3 м наибольшая доля в покрытии у трех видов лишайников: *Melanelia olivacea* (доля участия 50%), *Lecanora hagenii* (доля 20%) и *Biatora helvola* (доля 15%).

Чаще доминируют в лишайниковых синузиях на основании стволов четыре вида лишайников: *Biatora helvola* (частота доминирования 50%), *Parmeliopsis hyperopta* (22%), *P. ambigua* (8%) и *Vulpicida pinastri* (6%). На высоте 1.3 м чаще доминируют на лиственнице три вида: *Melanelia olivacea* (частота доминирования 43%), *Biatora helvola* (23%) и *Lecanora hagenii* (17%).

5) Лишайники рода *Cladonia* встречаются главным образом не выше 10 см от уровня почвы. *Parmeliopsis hyperopta* приурочен к высоте 10-20 см от поверхности почвы. *Parmeliopsis ambigua* и *Vulpicida pinastri* чаще встречаются несколько выше, на уровне 10-30 см. *Tuckermannopsis sepicola* был обнаружен на большей части стволов на высоте 30-40 см. На большей части стволов *Melanelia olivacea* приурочена к высоте 4-6 м.

6) Наименее специализированными видами на основании стволов оказались три вида лишайников: *Vulpicida pinastri*, *Biatora helvola* и *Parmeliopsis ambigua*. Обнаруживая сходство с большей частью нередких видов лишайников, эти виды наиболее часто и обильно заселяют большую часть оснований исследованных деревьев, и довольно часто встречаются на высоте 1.3 м от сухих до переувлажненных местообитаний. Среди видов, приуроченных к средней части ствола и к кроне лиственниц, наименее специализированными, произрастающими в широком диапазоне условий местообитания, оказались *Bryoria simplicior*, *Lecanora hagenii* и *Japewia tornensis*. Наиболее специфичными видами в этой группе можно назвать *Amandinea punctata* и *Melanelia olivacea*.

Таким образом, особенности микроклиматических условий среды, формирующие специфику местообитаний на разных уровнях ствола лиственницы подгольцовых редколесий, оказывают значительное влияние на видовое разнообразие, ценологические характеристики и распространение лишайников.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Ямало-Ненецкого автономного округа. 2004. ФГУП «Омская картографическая фабрика»: 1-304.

Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов– 4-е изд., перераб. и доп. 1990. М.: Высш. шк.: 1-352.

Бязров Л.Г. 1971. Роль эпифитных лишайников в лесных биогеоценозах // Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах. М.: Наука: 225-251.

Бязров Л.Г. 1972. Сукцессии эпифитных лишайников в сосняках Подмосковья // Лесоведение. №5: 62-68.

Горчаковский П.Л. 1975. Растительный мир высокогорного Урала // М.: Наука: 1-283 с.

Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. 1985. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука: 1-208.

Дылис Н.В. 1947. Сибирская лиственница. М.: Изд-во Московского общ-ва испытателей природы: 1-139.

Игошина К.Н. 1966. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. М.-Л.: 135-223.

Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н. и др. 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука: 1- 251.

Морозова Л.М. 2002. Современное состояние растительного покрова восточного склона Полярного Урала // Научный вестник. Биологические ресурсы Полярного Урала. Вып. 10. Салехард: 78-89.

Инсаров Г.Э. 1982. Об учете лишайников-эпифитов на стволах деревьев // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, т. 5: 25-33.

Рябицева Н.Ю. 2002. Особенности лишенофлоры лиственницы в подгольцовых редколесьях Полярного Урала // Научный вестник. Биологические ресурсы Полярного Урала. Вып. 10. Салехард: 97-101.

Рябицева Н.Ю. 2006. Видовое разнообразие эпифитных лишайников лиственницы сибирской в редколесьях Полярного Урала // Научный вестник. Вып. 1(38). Салехард: 17-26.

Рябкова К.А. 1965. Основные эпифитные лишайники горного узла Урала «Денежкин камень» // Новости систематики низших растений. М.-Л.: Наука: 207-217.

Рябкова К.А. 1967. Влияние некоторых факторов на распределение и рост лишайников древесного субстрата в условиях Северного Урала (Денежкин Камень) // Ботаника. Сб. 48. Свердловск : Изд-во Свердловского гос. пед. инст.: 12-17.

Магомедова М.А., Эктова С.Н., Рябицева Н.Ю. 2005. Лишайники // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. унта:.

Сукачев В.Н. 1964. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука: 5-49.

Трасс Х.Х. 1965. Лишайниковые синузии как компонент биоценозов (экосистем) // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту: 207-211.

Трасс Х.Х. 1966. Некоторые вопросы фитоценологического изучения лишайников // Ученые записки Латвийского государственного университета имени Петра Стучки. Сер. ботаника. Т. 74, Вып. 2. Рига: Звайгзне: 122-133.

Урал и Приуралье. 1968. Под ред. Герасимова И.П., Комара И.В., Чикишева А.Г. М.: Наука: 1-462.

Чернов Ю.И. 1975. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука: 160-216.

Шиятов С.Г. 1981. Климатогенные смены лесной растительности на верхнем и полярном пределах ее произрастания // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Свердловск: 1-57.

Шиятов С.Г. 1986. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука: 1-136.

Экосистемы в критических состояниях. 1989. Под. ред. Пузаченко Ю.Г. М.: Наука: 1-155.

Mikhail Andreev, Yuri Kotlov, Irina Makarova. 1996. Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic. *The Bryologist* 99(2): 137-169.

Insarov, G. 2002. A method for detecting large-scale environmental change with lichens. *Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens*: 399-403.

Insarov, G. & B. Schroeter. 2002. Lichen monitoring and climate change. *Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens*: 183-201.