

Изменение скорости роста кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia* в ходе пирогенных сукцессий на севере Западной Сибири

С. Ю. АБДУЛЬМАНОВА, С. Н. ЭКТОВА

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: SvAbdulmanova@e1.ru

Статья поступила 19.06.2014

Принята к печати 16.08.2014

АННОТАЦИЯ

Представлены результаты изучения послепожарной динамики скорости роста кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia* в градиенте зональности на севере Западной Сибири. Для лесотундровой и таежной зон оценены показатели относительного прироста лишайников с учетом пирогенного фактора. Прирост варьирует от 1,2 мм/год на начальных стадиях восстановительной сукцессии до 11,9 мм/год на стадии сомкнутого лишайникового покрова. Показано, что различия относительного прироста лишайников на разных этапах демутации достоверны в пределах южной и средней тайги. С продвижением на север в условиях редкостойных лесов и лесотундры скорость роста лишайников во временном градиенте меняется незначительно.

Ключевые слова: кустистые лишайники, относительный прирост, послепожарная демутация, тайга, лесотундра, Западная Сибирь.

Изучение прироста кустисто-разветвленных лишайников имеет высокое значение для понимания особенностей распространения, функционирования лишайниковых сообществ и оценки их продуктивности. Показано, что в климаксовых и субклимаксовых сообществах скорость роста лишайников зависит от большого числа природных факторов (температура, влажность, структура верхних ярусов леса, соотношение мхов и лишайников в живом напочвенном покрове и др.) и чутко реагирует на их изменения [Андреев, 1954; Толпышева и др., 2003; Sabrajić et al., 2010; Абдульманова, 2013; и др.].

В настоящее время огромные территории Западной Сибири подвержены значительным естественным и антропогенным воздействиям (пожары, выпас северного оленя, промышленное освоение) [Москаленко, 1999; Магомедова, 2006]. На этом фоне изучение особенностей роста кустистых лишайников приобретает особое значение для оценки ресурсного потенциала сообществ с доминированием лишайников в ходе восстановительных сукцессий, составления прогнозов вероятности восстановления лишайникового покрова и сроков достижения максимальной продуктивности.

Лесные и тундровые экосистемы Западной Сибири представляют собой удобный полигон для изучения изменчивости прироста кустисто-разветвленных лишайников в различных природных и антропогенных континуумах среды, поскольку сообщества с доминированием лишайников в напочвенном покрове широко распространены от южной тайги до арктических тундр и играют большую роль в сложении растительного покрова [Ильина и др., 1985]. Так, в указанном градиенте зональности в климатических и субклиматических сообществах показано, что скорость роста кустисто-разветвленных лишайников значительно снижается с юга на север на фоне ужесточения гидротермических условий и изменения структуры сообществ [Абдульманова, 2013]. Анализ собственных наблюдений и литературных данных позволил сформулировать гипотезу о том, что выявленные закономерности будут нарушаться или нивелироваться на фоне различных внешних воздействий.

Послепожарные сукцессии в сообществах на дренированных песчаных субстратах являются удобным модельным объектом для изучения особенностей восстановления лишайникового покрова. Они широко распространены в таежных и лесотундровых экосистемах, легко поддаются датировке, отличаются значительным периодом оборота огня, а серийные сообщества характеризуются типичным составом и структурой лишайносинузий [Ahti, Oksanen, 1990; Нешатаев, 2002; Кукуричкин, Нешатаев, 2004; Горшков, Ставрова, 2005]. Анализ динамики роста кустисто-разветвленных лишайников на разновозрастных гарях позволяет оценить скорость роста лишайников основных периодов жизни слоевищ [Андреев, 1954; Armstrong, 1974], а также связь прироста лишайников с меняющейся в ходе восстановления структурой сообщества, изменением трофности и увлажнения местообитаний [Нешатаев, 2002]. Полученные в ходе изучения послепожарных сукцессий закономерности позволяют смоделировать динамику скорости роста и продуктивности лишайников, спрогнозировать особенности восстановления сообществ с их доминированием на пастбищах северных оленей, где исключить выпас и наблюдать естественную восстанови-

тельную сукцессию практически невозможно. Например, на севере Западной Сибири, где чрезмерный выпас северных оленей также сильно повреждает напочвенный покров, как и мощные пожары, лишайниковый покров уничтожен, кормовые кустистые виды уступают место пионерным, нередко накипным и мелколистоватым лишайникам [Магомедова и др., 2006].

Цель настоящей работы – изучение динамики скорости роста кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia* в ходе послепожарной демутиации на севере Западной Сибири и выявление основных биотических факторов среды, влияющих на прирост.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на четырех ключевых участках в пределах южной тайги, средней тайги, подзоны редкостойных лесов северной тайги и зоны лесотундры (табл. 1), подвергшихся естественному пирогенному нарушению. Ключевые территории выбирались с условием, что лишайниковые сообщества распространены в основном на высоких террасах рек и на водоразделах в местах, сложенных породами легкого механического состава, в фитоценозах, образуемых светлохвойными породами деревьев (лиственницей – на севере и сосной – на юге).

В пределах лесотундры ключевой участок расположен на восточном макросклоне Полярного Урала, характеризуется суровым климатом, высоким влиянием ветров и близким залеганием вечной мерзлоты. Лесотундровые лишайниковые редколесья чередуются с сообществами ерниковых и ивняковых тундр, а в заболоченных частях междуречий – с участками плоскобугристых и полигональных болот. Слабо сомкнутый древесный ярус не оказывает существенного влияния на травяно-кустарничковый и моховой покровы, формирующиеся независимо от древесного полога [Ильина и др., 1985].

В градиенте таежной зоны ключевые участки выбраны в трех подзональных подразделениях: 1) подзона редкостойных лесов – узкая полоса таежной зоны Западной Сибири на границе с лесотундрой, которая выделяется с учетом комплекса природных усло-

Характеристика ключевых участков и объем собранного материала

Параметры / Природная зона	Лесотундра		Полоса северных редкостойных лесов	Средняя тайга	Южная тайга
	тундровые участки	лесные участки			
Ключевые участки	5–20 км северо-восточнее г. Лабитгани (66°41' с. ш., 66°20' в. д.)	окрестности г. Н. Уренгой (66°11' с. ш., 76°42' в. д.)	Увалы" (62°26' с. ш., 81°40' в. д.)	Природный парк "Сибирские минские боры" (57°16' с. ш., 64°23' в. д.)	Природный парк "Припыш-минские боры" (57°16' с. ш., 64°23' в. д.)
Административное деление	Ямало-Ненецкий автономный округ	Ямало-Ненецкий автономный округ	Ханты-Мансийский автономный округ	Свердловская область	Свердловская область
Экологические особенности ключевых участков	Восточный макроклон Уральских гор, высокое разнообразие субстратов и условий местообитания, мозаичность растительного покрова, воздействие зимнего выпаса северных оленей	Однородность растительного покрова, песчаные и суглинистые субстраты, воздействие зимнего выпаса северных оленей и нефтегазового комплекса	Доминирование зональных типов растительности на песчаных дренированных субстратах, однородность условий местобитаний на обширных территориях, регулярное влияние природных пожаров	Интразональный тип растительности, лишайниковые сообщества занимают небольшие территории на водоразделах с песчаными субстратами	Интразональный тип растительности, лишайниковые сообщества занимают небольшие территории на водоразделах с песчаными субстратами
Доминирующий тип растительности	Кустарниковые (<i>Ledum palustre</i> , <i>Betula nana</i>), кустарничково-во-лишайниковые тундры	Лиственничные (<i>Larix sibirica</i>), кустарничковые (<i>Betula nana</i>), кустарничково-во-лишайниковые хово-лишайниковые редколесья	Лиственничные (<i>Larix sibirica</i>), кустарниковые (<i>Betula nana</i>), кустарничково-во-лишайниковые редколесья и плоскобугристые болота	Сосновые (<i>Pinus sylvestris</i>) лишайниковые леса	Сосновые (<i>Pinus sylvestris</i>) лишайниковые леса
Количество дней с активными температурами	114 ¹	119 ²	130 ³	165 ⁴	165 ⁴
Сумма активных температур*, °С	1331,8	1493,5	1838,7	2357,8	2357,8
Количество осадков**, мм	424,7	340,4	329,8	528,0	528,0
Относительная влажность воздуха***, %	75	76	69	71	71

Годы исследования, кол- лекторы	2005, Л. М. Морозова, Н. Ю. Ряби- цева; 2011–2013, С. Ю. Абдульманова, С. Н. Эктова	2005, М. А. Магомедо- ва, С. Н. Эктова	2007–2008, С. Н. Эктова, С. Ю. Абдульманова	2003, М. А. Магомедова; 2011, С. Ю. Абдульманова
Возрастной ряд гарей	5, 12, 20, 30, 45, 85	1, 5, 20, 35, 45, 65	5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50,	9, 10, 11, 20, 30, 35, 40, 60, 70, 80, 100
55, 80, 100				
Количество геоботанических описаний (100–400 м ²) / Количество описаний лишеносинузий (0,625 м ²) / Количество измерений лишайниковых слоевищ				
Объем материала	24 / 65 / 680	20 / 55 / 550	28 / 90 / 920	40 / 115 / 1250
				21 / 105 / 1260

* – активные среднесуточные температуры для кустисто-разветвленных лишайников находятся в пределах от 5 до 25 °С; ** – сумма осадков в дни с активными среднесуточными температурами; *** – относительная влажность воздуха в дни с активными температурами.

Метеостанции: ¹ г. Салехард; ² г. Новый Уренгой; ³ пос. Радужный; ⁴ г. Тугулым. В анализ включены данные с сайтов: “Погода России”: <http://meteo.infospace.ru/>; “Расписание погоды”: <http://rp5.ru/>.

вий: почвенные комплексы, типы болот, сочетание типов растительности в ландшафте и структура лесной растительности [Чертовской и др., 1987]. Таежные лишайниковые редколесья встречаются всегда в сочетании с лесными сообществами или сообществами бореальных плоскобугристых болот [Ильина и др., 1985]; 2) подзона средней тайги характеризуется преобладанием сосновых лесов, что связано с широким распространением песчаных и супесчаных отложений разного генезиса. Наиболее дренированные местоположения – вершины и выпуклые части склонов с автоморфными подзолистыми иллювиально-железисто-гумусовыми почвами – заняты бруснично-лишайниковыми сосновыми лесами, а ложбины или слабоврезанные чашеобразные понижения заняты болотами, среди которых преобладают олиготрофные, заселенные сосной с кустарничково-сфагновым покровом [Ильина и др., 1985]; 3) в подзоне южной тайги основные массивы сосновых лесов сосредоточены на борových террасах рек, где наиболее распространены и занимают относительно большие площади сосновые травяно-кустарничковые леса, приуроченные к склонам и вершинам низких холмов и грив. Нижние части склонов покрыты травяными лесами. Сосновые лишайниковые леса занимают самые сухие местообитания – вершины дюн и холмов с относительно глубоким размещением грунтовых вод (более 4 м) и бедными почвами, встречаются небольшими участками среди других типов леса [Ильина и др., 1985].

В ходе работы в разновозрастных послепожарных сообществах с доминированием лишайников (5–100 лет после прохождения пожара) закладывались пробные площади (100–400 м²), где выполнялись общие геоботанические описания [Полевая геоботаника, 1964] и описания лишеносинузий, а также отбирались образцы лишайников для определения относительного прироста. Для изучения структуры мохово-лишайникового яруса использовали традиционные геоботанические методы, адаптированные в отношении лишайников – определение обилия, покрытия, встречаемости, жизненности. Описания выполнялись на площадках 0,625 м² с использованием квадрат-сетки (25 × 25 см) в 10–25-

кратной повторности, что позволяет наиболее полно выявить видовой состав [Магомедова, 2006].

Расчет скорости роста лишайников проводился по методу К. Н. Игошиной [1939], т. е. определением общей длины и возраста (количество ветвлений) лишайниковых подцелиев. Измерения проводились на предельно увлажненных талломах четырех модельных видов рода *Cladonia*: *C. arbuscula* (Wallr.) Flot, *C. rangiferina* (L.) F. H. Wigg, *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vězda, *C. stygia* (Fr.) Ruoss. Из каждого образца измерялось по 15–25 подцелиев каждого из отмеченных видов, всего промерено 4660 лишайниковых талломов. Общий объем выполненных работ показан в табл. 1.

Значимость факторов, выраженных в номинальной шкале, а также различия скорости роста лишайников отдельных видов и на разных уровнях пространственной приуроченности и этапах восстановления оценивались методами дисперсионного (с использованием критерия Фишера) и кластерного анализа с использованием программного пакета “СТАТИСТИКА 6.0”. Вклад параметров среды, измеренных в непрерывной количественной шкале, оценивался построением регрессионных моделей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для анализа изменчивости относительно прироста кустисто-разветвленных лишайников в градиентах среды первоначально необходимо оценить структуру верхних ярусов и напочвенного покрова разновозрастных постпирогенных сообществ (табл. 2).

В зоне лесотундры растительный покров ключевого участка представлен сочетанием листовенничных ерниковых кустарничково-мохово-лишайниковых редколесий и багульниково-ерниковых кустарничково-лишайниковых тундр. Древесный ярус редколесья сформирован *Larix sibirica* Ledeb. ($h = 10–12$ м), редко с примесью *Betula pubescens* Ehrh., сомкнутость древостоя – 0,1–0,2. Кустарничковый ярус слагают *Betula nana* L. и *Ledum palustre* L. Травяно-кустарничковый ярус образован *Vaccinium uliginosum* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. Травы немногочисленны. Группировки зеленых мхов занимают 5–20 %.

Покрывание лишайников 60–80 %. Лишайниковый покров отличается невысоким видовым разнообразием: *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stygia* и *C. stellaris*, в понижениях – *Cetrariella delisei* (Bory ex Schaer.) Kärnefelt & A. Thell, *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl. и *Cetraria ericetorum* Opiz. Четко выражена мозаичность покрова – чередование мхов, лишайников, кустарничков в зависимости от нано-рельефа и степени затенения почвы. После прохождения низового пожара поверхность гари неоднородная, бугры выгорают в разной степени. Лишайниковый покров нарушается неравномерно, частично сохраняются виды исходного сообщества, при этом разрастаются представители рода *Peltigera* и *Stereocaulon*, бокальчатые кладонии [Морозова и др., 2007].

В сообществах тундр кустарничковый ярус разрежен (покрытие 20–25 %), сформирован *Betula nana* ($h = 20–30$ см), со значительной примесью *Ledum palustre* ($h \sim 20$ см). Покрытие травяно-кустарничкового яруса 50 %. Его формируют *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum*, *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer. Мохово-лишайниковый ярус плотный. Доминируют *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cetraria islandica* (L.) Ach., покрытие 40–95 %. Общая высота яруса – 4–7 см. Покрытие мхов варьирует от 1 до 60 % на отдельных участках, доминируют *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr., *Dicranum angustum* Lindb., *Polytrichum strictum* Brid. Выгорание растительного покрова также неравномерно, встречаются небольшие пятна, где лишайники повреждены огнем, но не сгорели. Сгоревшие участки напочвенного покрова в ходе восстановления проходят основные стадии развития пирогенных лишайниковых сообществ [Магомедова, 2006], однако на третьей стадии восстановления сплошной покров *C. stellaris* не формируется, что связывается с воздействием достаточно интенсивного зимнего выпаса северных оленей.

На территории ключевого участка в подзоне редкостойных лесов древесный ярус ерничкового кустарничково-мохово-лишайникового редколесья сформирован *Larix sibirica* ($h = 10–15$ м), единично встречается *Pinus sibirica* Du Tour, присутствует береза. В подзоне листовенница, береза, кедр, единично

Структура живого напочвенного покрова послепожарных серийных сообществ

Возраст гарей, лет	5-20	25-35	40-60	> 70
1	2	3	4	5
Покрывание травяно-кустарничкового яруса, %	До 60	40-80	50-70	50-70
Покрывание мхов, %	25-80	30-80	1-80	5-80
Покрывание лишайников, %	5-15 (пятнами)	15-50	10-95	11-80
Виды-доминанты	<i>Stereocaulon paschale</i> (L.) Hoffm., <i>Cladonia borealis</i> S. Stenroos, <i>C. fimbriata</i> (L.) Fr.	<i>Stereocaulon paschale</i> , комп- лекс видов <i>Cladonia con-</i> <i>nuta-gracilis</i> , комплекс ви- дов <i>C. deformis-sulphurina</i>	<i>Cladonia arbuscula</i> , <i>C. subfurgata</i> (Nyl) Arnold, <i>C. uncialis</i> (L.) Ф. Н. Wigg.	<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach., <i>C. laevigata</i> Rasm., <i>Cladonia</i> <i>arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i>
<i>C. arbuscula</i>	До 5	До 15	10-50	10-50
<i>C. rangiferina</i>	Около 1	До 5	0,5-55	0,5-10
<i>C. stellaris</i>	Менее 1	До 7	До 10	До 10
Мощность лишайниковой дер- нины, см	3-6,5	5-8	3-10	5-14
Покрывание травяно-кустарнич- кового яруса, %	Менее 10	Около 30	Около 30	Н/д
Покрывание мхов, %	до 5	Около 20	Около 21	Н/д
Покрывание лишайников, %	-5 (пятнами, отмирают)	70	60-75	Н/д
Виды-доминанты	<i>Cetraria</i> (<i>muricata</i> , <i>odontella</i>), <i>Cladonia cyanipes</i> (Sommerf.) Nyl., <i>Trapeleopsis granulosa</i> (Hoffm.) Lumbsch	<i>Cladonia amaurostoea</i> (Flör- ke) Schaer., <i>C. cornuta</i> (L.) Hoffm., <i>C. crispata</i> (Ach.) Flot., <i>C. gracilis</i> (L.) Willd., <i>C. uncialis</i>	<i>Alectoria</i> (<i>nigricans</i> , <i>ochroleuca</i>), <i>Arctocetraria andrejevii</i> (Ox- ner.) Kärnefelt & Thell, <i>Cetra-</i> <i>ria</i> (<i>islandica</i> , <i>laevigata</i>), <i>Clad-</i> <i>onia arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i>	Н/д
<i>C. arbuscula</i>	0-50	5-50	5-90	Н/д
<i>C. rangiferina</i>	0-5	1-25	1-40	Н/д
<i>C. stellaris</i>	0-5	3-65	2-100	Н/д

1	2	3	4	5
Мощность лишайниковой дер- нины, см	до 6	До 7	5-9	Н/д
Покрывте травяно-кустарнич- кового яруса, %	1-25	Подзона средней тайги До 30	5-40	5-30
Покрывте мхов, %	1-50	До 10	1-5	До 5
Покрывте лишайников, %	30-80	50-90	80-100	80-100
Виды-доминанты	<i>Trapeziopsis granulosa</i> , <i>Cladonia</i> <i>cariosa</i> (Ach.) Spreng., <i>C. soc-</i> <i>cifera</i> (L.) Willd., <i>C. botrytes</i> (K. G. Hagen) Willd.	<i>Cladonia crispata</i> , <i>C. cornuta</i> , <i>C. gracilis</i>	<i>Cladonia uncialis</i> , <i>Cladonia ar-</i> <i>buseula</i>	<i>Cladonia stellaris</i>
<i>C. arbuscula</i>	2-6	Покрывте модельных видов, % 5-40	10-60	Около 1
<i>C. rangiferina</i>	До 1	До 5	5-40	До 3
<i>C. stellaris</i>	0	0	до 40	Более 60
Мощность лишайниковой дер- нины, см	1,5-2	2-4,5	7-13	6-13
Покрывте трав, %	5-80	Подзона южной тайги 15-60	10-30	до 30
Покрывте мхов, %	50-90	5-80	5-20	10-20
Покрывте лишайников, %	1-90	15-95	50-95	Около 80
Виды-доминанты	<i>Cladonia botrytes</i> , <i>C. verticillata</i> (Hoffm.) Shaer., <i>C. cornuta</i>	<i>C. arbuscula</i> , <i>C. cornuta</i> , <i>C. gracilis</i>	<i>Cladonia arbuscula</i> , <i>C. rangife-</i> <i>rina</i> , <i>C. stellaris</i>	<i>Cladonia stellaris</i>
<i>C. arbuscula</i>	20-50	Покрывте модельных видов, % 35-70	15-65	Около 1
<i>C. rangiferina</i>	1-30	7-15	7-15	5-7
<i>C. stellaris</i>	до 15	2-10	до 52	до 70
Мощность лишайниковой дер- нины, см	2-8	8-13	8-10	8-10

ель. Кустарниковый ярус образуют *Betula nana* ($h = 50$ см) и *Ledum palustre*. В травяно-кустарничковом ярусе *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Calamagrostis langsdorfii* (Link.) Trin. Покрытие лишайников 60–75 %. Наиболее обильный вид – *C. stellaris*, меньшим обилием характеризуются *C. arbuscula* и *C. rangiferina*. Напочвенный покров разбит на фрагменты, варьирующие по составу лишайников.

После прохождения огня проективное покрытие напочвенного покрова не достигает 20 %. Лишайники сохраняются под кустарничками и по краю гари пятнами. Сохранение участков исходной растительности ведет к тому, что на начальных этапах восстановления вместе с лишайниками гаревой свиты [Магомедова, 2006] встречаются виды, характерные для исходных лишайников. На поздних этапах восстановительной сукцессии на структуру лишайникового покрова влияние оказывает зимний выпас северных оленей, что не позволяет сформироваться сомкнутому однородному покрову.

В пределах средней тайги древостой исследуемых сосновых лишайниковых лесов образован *Pinus sylvestris* L., редко принимает участие *Betula pubescens*, крайне редко *Pinus sibirica*. Древесный ярус сомкнутостью 0,2–0,7 высотой от 9 до 17 м. Класс бонитета – V. Подрост распределен неравномерно. Подлесок не выражен. Кустарниковый ярус не сформирован (до 0,1), кусты *Ledum palustre* и *Betula nana* встречаются единично, преимущественно в ложбинках. Общее проективное покрытие напочвенных ярусов до 100 %. Покрытие травяно-кустарничкового яруса – 5–30 %, сформирован *Vaccinium vitis-idaea* с примесью *Empetrum hermaphroditum* (пятнами) и *Vaccinium myrtillus* L., редко *Andromeda polifolia* L. Травы (*Calamagrostis epigeios* L. Roth) встречаются единично. В верхних частях холмов покрытие лишайников достигает 80–100 %. Покров монодоминантный, сформирован *C. stellaris*. Высокой встречаемостью характеризуются *C. arbuscula* ssp. *mitis*, *C. rangiferina*, *C. cornuta*, *C. crispata*, *C. deformis*, *C. uncialis*, но покрытие незначительно. Покрытие мхов не превышает 5 %, доминируют лесные мезофиты *Dicranum polysetum* и *Pleurozium schreberi*. В ложбин-

ках разрастаются кустарнички, проективное покрытие – 40 %. Травы встречаются единично. Развивается плотный моховой покров (покрытие 95 %), сформированный зелеными мхами. Лишайники единичны, встречаются *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*. Покрытие лишайников не превышает 5 %.

После прохождения пожара сообщества преимущественно мертвопокровные, лишайники встречаются только на валежнике, Дальнейшее восстановление проходит все этапы классической восстановительной сукцессии лишайникового покрова [Ahti, Oksanen, 1990; Нешатаев, 2002; Магомедова, 2006], включая стадии доминирования бокальчатых, трубчатых лишайников с участием накипных видов, с переходом доминирования через кустисто-разветвленные кладонии (*C. arbuscula* и *C. rangiferina*) к монодоминированию *C. stellaris*.

В южно-таежных фитоценозах в древостоях с доминированием *Pinus sylvestris* часто встречается *Betula pubescens*. Древесный ярус сомкнутостью 0,2–0,7. Класс бонитета – IV–V. Кустарниковый ярус не сформирован. Травяно-кустарничковый ярус сформирован преимущественно травами, покрытие варьирует от 5 до 80 %, $h = 25–60$ см. Мохово-лишайниковый ярус отдельных участков сформирован преимущественно мхами, покрытие от 50 до 90 %, на других – лишайниками с покрытием 55–95 %. В целом же покрытие лишайников может варьировать от 1 до 95 %. Лишайниковый покров на разных этапах восстановления представлен основными видами лишайников гаревой свиты [Магомедова, 2006] и доминированием *C. stellaris*.

Зональные особенности, характер и сроки прохождения пожара, а также различия структуры растительных сообществ и напочвенного покрова ведут к тому, что средние показатели годичного прироста для кустисто-разветвленных лишайников в постпирогенных сообществах варьируют в широких пределах (от 1,2 до 11,9 мм/год) (табл. 3).

Максимальные значения относительного прироста кладоний отмечаются в полосе северных редкостойных лесов. Минимальная скорость роста в рассматриваемом градиенте отмечается в зоне лесотундры. Однако на фоне пирогенного нарушения наименьшим приростом характеризуются подесии на на-

Изменчивость относительного прироста кустисто-разветвленных лишайников в ходе послепожарной сукцессии

Природная зона	Возрастной ряд сообществ							
	Гари							
	5–20 лет		20–35 лет		40–60 лет		старше 70 лет	
$x_{cp} \pm SD$	min–max	$x_{cp} \pm SD$	min–max	$x_{cp} \pm SD$	min–max	$x_{cp} \pm SD$	min–max	
Лесотундра	3,5 ± 1,1	1,7–5,5	3,2 ± 0,4	2,7–4,3	3,6 ± 0,8	2,1–5,5	3,8 ± 0,8	2,8–5,0
Подзона редкостойных лесов	7,6 ± 0,1	7,5–7,7	6,4 ± 1,9	5,1–8,5	6,0 ± 2,5	3,4–11,9	Н/д	Н/д
Средняя тайга	2,1 ± 0,3	1,8–2,5	3,8 ± 1,4	2,6–6,4	5,9 ± 1,1	3,3–9,3	6,4 ± 1,7	4,7–8,0
Южная тайга	4,4 ± 1,9	1,2–8,5	6,6 ± 1,5	4,0–9,1	6,8 ± 1,4	4,4–9,8	7,2 ± 1,5	5,1–9,5

чальных этапах демутиации в сообществах средней тайги. Изучаемые гари средней тайги – это водораздельные лишайниковые и зеленомошно-лишайниковые леса на выровненных участках с песчаными дренируемыми субстратами, отличающиеся слабо развитой подстилкой, низкими темпами накопления биогенных элементов в почве [Нешатаев, 2002]. Здесь происходит быстрое и повсеместное распространение огня, в результате чего практически всегда полностью выгорает напочвенный лишайниковый покров и прогорает маломощный почвенный горизонт. Восстановление напочвенного покрова начинается со стадии поселения пионерных мхов и накипных лишайников (*Trapeliopsis granulosa* (Hoffm.) Lumbsch) с постепенным внедрением бокальчатых и трубчатых кладоний и медленным смыканием напочвенного покрова. Соответственно, скорость роста только поселяющихся кустисто-разветвленных лишайников на гарях до 35 лет минимальна, ниже, чем на аналогичных стадиях восстановления в сообществах лесотундры, для которых характерна более мощная подстилка, стабилизация водного режима, увеличение трофности местообитаний [Морозова и др., 2007]. В ходе дальнейших послепожарных смен напочвенного покрова отмечается значительное изменение видового состава, структуры и мощности лишайникового яруса [Абдульманова, 2010], а скорость роста модельных видов кустисто-разветвленных лишайников возрастает примерно в 5 раз (с 1,8 до 9,7 мм/год). Значительное увеличение скорости роста в ходе пирогенной сукцессии иллюстрируется

достоверными различиями относительного прироста на всех этапах восстановления ($F(3,37) = 16,67$; $p < 0,01$). Наибольший вклад (до 31 %) в изменчивость относительного прироста вносят биогенные факторы, связанные со структурой сообществ, в частности мощность лишайниковой дернины ($\beta = 0,44$; $R_{adj}^2 = 0,31$; $p < 0,01$) и степень сомкнутости лишайников в напочвенном покрове ($\beta = 0,38$; $R_{adj}^2 = 0,14$; $p < 0,01$), тогда как фактор времени объясняет около 28 % изменчивости ($\beta = 0,50$; $R_{adj}^2 = 0,28$; $p < 0,01$).

Дополнительную изменчивость вносят и видовые особенности роста лишайников. Так, наименьшие значения скорости роста в ходе пирогенной демутиации отмечены у *S. arbuscula* (табл. 4), что закономерно, так как данный вид наиболее чувствителен к абиогенным факторам среды (температура, освещенность и продолжительность вегетационного периода) [Lechowicz, Adams, 1974], чем прочие рассматриваемые виды. У *S. rangiferina* в ходе постпирогенной демутиации значения относительного прироста возрастают примерно в 3 раза, а на гарях старше 40 лет становятся достоверно выше, чем у *S. arbuscula*. Это объясняется тем, что *S. rangiferina* более требовательна к условиям увлажнения [Ahti, Huvönen, 1985], и значительное ускорение ее роста совпадает с формированием сомкнутого лишайникового покрова со значительной долей отмершей части, способной дольше сохранять влажность дернины. Однако на заключительных этапах формирования лишайникового покрова (старше 70 лет) наибольшие значения прироста выявлены у

Изменение относительного прироста (мм/год) модельных видов лишайников в ходе послепожарной демуляции в сообществах средней тайги

Вид / Возраст гарей, лет	<i>C. arbuscula</i>		<i>C. rangiferina</i>		<i>C. stellaris</i>	
	$x_{cp} \pm SD$	min-max	$x_{cp} \pm SD$	min-max	$x_{cp} \pm SD$	min-max
10-20	2,2 ± 0,2	2,0-2,5	2,1 ± 0,4	1,8-2,5	Н/д	Н/д
25-35	3,5 ± 0,5	2,8-3,9	3,8 ± 1,7	2,9-6,3	4,5 ± 2,7	2,6-6,4
40-60	5,0 ± 0,6	4,1-6,0	5,9 ± 1,5	3,3-8,1	7,2 ± 1,5	5,7-9,3
Старше 80	4,7 ± 0,5	3,7-5,2	6,6 ± 0,9	5,0-8,6	8,0 ± 0,9	6,5-9,7

C. stellaris на песчаных субстратах, так как данный вид считается наиболее ксерофитным [Ahti, Oksanen, 1990]. Это позволяет ему в отсутствие повторных нарушений занимать доминирующие позиции в структуре напочвенного покрова в засушливых условиях таежных сообществ на песчаных дренированных субстратах, формировать монодоминантный покров, вытесняя не только остальные виды лишайников, но и успешно конкурируя с представителями других групп растений.

Среди рассматриваемых видов только у *C. arbuscula* прослеживается типичная динамика относительного прироста подстилки с прохождением всех трех возрастных этапов роста лишайников в классификации В. Н. Андреева [1954]. Максимальные значения роста у данного вида выявлены в сообществах средневозрастных гарей (40-60 лет после пожара), а на терминальной стадии сукцессии отмечено некоторое снижение скорости роста и данный вид практически полностью вытесняется из напочвенного покрова (покрытие не превышает 1 %) на гарях 70 лет и более [Нешатаев, 2002; Магомедова, 2006; Абдульманова, 2010]. При этом для *C. rangiferina* и *C. stellaris* в постпирогенных сообществах старше 60 лет отмечена стабилизация ско-

рости роста без фазы замедления, так как эти виды характерны для более поздних сукцессионных стадий [Kershaw, 1978; Ahti, Oksanen, 1990]. Они позднее поселяются и занимают доминирующие позиции в покрове более длительных и стабильных серийных постпирогенных сообществ, поэтому в пределах рассматриваемого возрастного ряда эти виды достигают только периода обновления подстилки.

В разновозрастных постпирогенных сообществах южной тайги относительный прирост лишайников рода *Cladonia* изменяется в тех же пределах, что и в сообществах средней – от 1,2 до 10,9 мм/год. Однако по сравнению со среднетаежными фитоценозами они выгорают не так сильно, и на рассматриваемых площадях сохраняются участки исходной лишайниковой растительности, что ускоряет процессы восстановления и смыкания напочвенного покрова. В результате скорость роста лишайников быстрее достигает стабильных значений. Так, наибольшее увеличение примерно в 1,5-2 раза отмечается при восстановлении сообществ в период от 9-15 до 20-35 лет после пожара (табл. 5). В дальнейшем увеличение прироста не столь существенно и уже при достижении 20-35 лет

Изменение относительного прироста (мм/год) модельных видов лишайников в ходе послепожарной демуляции в сообществах южной тайги

Вид / Возраст гарей, лет	<i>C. arbuscula</i>		<i>C. rangiferina</i>		<i>C. stellaris</i>	
	$x_{cp} \pm SD$	min-max	$x_{cp} \pm SD$	min-max	$x_{cp} \pm SD$	min-max
9-15	4,0 ± 1,4	2,3-6,4	6,0 ± 2,2	2,8-8,5	3,3 ± 2,0	1,2-5,2
20-35	5,8 ± 0,4	5,1-6,5	7,2 ± 1,7	4,0-8,5	5,7 ± 1,1	4,1-6,7
40-50	6,0 ± 0,9	4,4-6,9	7,9 ± 1,7	5,9-9,8	6,6 ± 1,6	5,1-8,3
Старше 80	5,7 ± 0,8	5,1-6,6	7,8 ± 0,1	7,8-7,9	10,2 ± 1,0	9,5-10,9

Изменение относительного прироста модельных видов лишайников в ходе послепожарной демуляции в сообществах северных редкостойных лесов

Вид / Возраст гарей, лет	<i>C. arbuscula</i>		<i>C. rangiferina</i>		<i>C. stygia</i>		<i>C. stellaris</i>	
	$x_{cp} \pm SD$	min-max	$x_{cp} \pm SD$	min-max	$x_{cp} \pm SD$	min-max	$x_{cp} \pm SD$	min-max
5-10	7,6 ± 0,1	7,5-7,7	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
30-45	5,3 ± 0,3	5,1-5,5	7,4 ± 1,5	6,3-8,5	»	»	»	»
50-55	5,9 ± 2,7	3,8-10,2	7,0 ± 3,3	4,9-11,9	5,2 ± 1,4	3,4-6,8	6,5 ± 3,2	4,4-10,2

после пожара отмечается стабилизация скорости роста кустисто-разветвленных лишайников.

В условиях южной тайги вклад внешних условий среды в изменчивость относительного прироста несколько больше (до 40 %), по сравнению с сообществами средней тайги. Так, из числа биотических факторов наибольший вклад в варьирование скорости роста лишайников вносит мощность лишайниковой дернины ($\beta = 0,67$; $R_{adj}^2 = 0,40$; $p \ll 0,01$), тогда как фактор времени объясняет всего 16 % изменчивости ($\beta = 0,40$; $R_{adj}^2 = 0,16$; $p < 0,01$). Увеличение значимости показателя мощности лишайниковой дернины для роста кустисто-разветвленных лишайников как фактора, стабилизирующего гидротермический режим напочвенного покрова, связано с климатическими особенностями территории (данная подзона характеризуется более продолжительным вегетационным сезоном с высокими суточными температурами (см. табл. 1) и недостаточным в этот период увлажнением).

Таким образом, в ходе постпирогенной сукцессии в сообществах с доминированием лишайников в условиях таежной зоны Западной Сибири наибольшее увеличение (в 1,5–2 раза) скорости роста у кустисто-разветвленных лишайников показано на начальных этапах восстановления покрова. На более поздних стадиях (спустя 35–40 лет после пожара) на фоне смыкания лишайникового покрова, увеличения мощности дернины, а также накопления значительной доли мортмассы, ведущих к стабилизации условий микросреды, показатели относительного прироста достигают максимальных значений, и их дальнейшие изменения не столь существенны. Считается, что накопленный за этот период

ресурсный потенциал и достигнутые значения относительного прироста соответствуют продуктивности лишайниковых сообществ на уровне, достаточном для пастбищного использования послепожарных территорий [Thomas et al., 1995].

В условиях подзоны редкостойных лесов таежной зоны и зоны лесотундры отмечается более высокая мозаичность напочвенного покрова, субстратов и разнородность микро- и нанорельефа, в результате чего после прохождения пожара сохраняются участки исходной растительности, что влияет на особенности восстановления напочвенного покрова и, соответственно, на скорость роста и продукционный потенциал кустистых лишайников. В ходе послепожарной смены растительных сообществ достоверных различий в скорости роста кустистых лишайников на разных этапах постпирогенной сукцессии не выявлено ($F(2,20) = 0,43$; $p = 0,66$) (табл. 6, 7). Повсеместно на гарях с разной давностью пожаров отмечена только *C. arbuscula*, прочие модельные виды поздне-сукцессионные, встречаются на гарях только старше 30 лет. В постпирогенных сообществах полосы северных редкостойных лесов наибольшие значения скорости роста выявлены у *C. rangiferina*. При этом значение мощности лишайниковой дернины является единственным значимым биотическим фактором среды ($\beta = 0,88$; $R_{adj}^2 = 0,82$; $p < 0,01$), влияющим на варьирование прироста не только в пирогенных, но и в исходных зональных сообществах [Абдульманова, 2013]. Динамика состава и структуры лишайниковых синузид сообществ этих территорий не совсем укладывается в классическую схему восстановления напочвенного покрова с доминированием лишайников, характерную

Изменение относительного прироста (мм/год) модельных видов лишайников в ходе послепожарной демуляции в сообществах зоны лесотундры

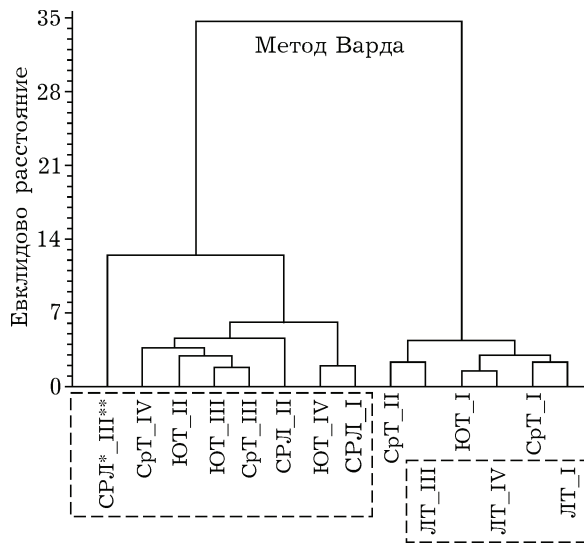
Вид / Возраст гарей, лет	<i>C. arbuscula</i>		<i>C. rangiferina</i>		<i>C. stygia</i>		<i>C. stellaris</i>	
	$x_{cp} \pm SD$	min-max	$x_{cp} \pm SD$	min-max	$x_{cp} \pm SD$	min-max	$x_{cp} \pm SD$	min-max
5-20	2,6 ± 0,8	1,7-3,4	3,9 ± 0,4	3,7-4,2	4,3 ± 0,7	3,7-5,5	2,6 ± 1,3	1,7-3,5
25-35	3,2 ± 0,4	2,7-4,3	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
40-60	3,2 ± 0,6	2,1-4,2	4,3 ± 0,7	3,7-5,5	Н/д	Н/д	3,7 ± 0,5	3,3-4,4
Старше 70	3,6 ± 0,8	2,9-4,4	4,2 ± 0,6	3,7-5,0	3,7 ± 1,0	2,8-4,7	3,5 ± 1,0	2,8-4,7

для тундровых и бореальных экосистем [Ahti, Oksanen, 1990; Нешатаев, 2002; Кукуричкин, Нешатаев, 2004; Магомедова, 2006]. Анализ видового состава разновозрастных пирогенных сообществ [Морозова и др., 2007; Абдульманова, 2010] показал высокую долю лишайников гаревой свиты на всех исследованных этапах сукцессии (см. табл. 2). В сообществах полосы северных редкостойных лесов и зоны лесотундры наибольших значений прироста достигают *C. rangiferina* и *C. stygia*, а не *C. stellaris*. Это можно объяснить вероятными повторными нарушениями напочвенного покрова в результате выпаса северных оленей или рекреации, так как эти виды более устойчивы к механическому воздействию, чем *C. stellaris* [Магомедова и др., 2006].

Для зоны лесотундры характерно наибольшее количество биотических факторов среды, оказывающих значимое влияние на изменчивость скорости роста лишайников, как в ненарушенных сообществах [Абдульманова, 2013], так и в постпирогенных. Однако наибольший вклад (43 %) в варьирование значений относительного прироста вносит фактор времени ($\beta = 0,64$; $R_{adj}^2 = 0,43$; $p < 0,01$). В условиях лесотундры, где пожары менее выражены по площади на фоне значительной мозаичности растительного покрова, условий увлажнения и дренажа, по сравнению с однородными песчаными дренируемыми ландшафтами таежной зоны, наиболее значимыми становятся определяемые фактором времени процессы развития самих лишайниковых талломов в разные периоды их жизни, хотя связь с изменением биотических факто-

ров среды довольно высока. Наиболее значимыми биотическими факторами являются мощность лишайниковой дернины ($\beta = 0,49$; $R_{adj}^2 = 0,24$; $p < 0,01$), сомкнутость кустарникового яруса ($\beta = 0,40$; $R_{adj}^2 = 0,16$; $p < 0,01$) и покрытие мхов ($\beta = 0,35$; $R_{adj}^2 = 0,11$; $p = 0,05$). Именно эти биотические параметры стабилизируют и смягчают условия открытых местообитаний, по сравнению с типичными лесными, и способствуют более быстрому росту кустистых лишайников, уменьшая иссушающее воздействие ветров и поддерживая влажность мохово-лишайникового яруса. В то же время высокая доля лишайников в структуре напочвенного покрова может отрицательно сказываться на приросте кустисто-разветвленных видов ($\beta = -0,39$; $R_{adj}^2 = 0,16$; $p < 0,01$), так как в открытых сообществах лишайниковый покров быстрее нагревается и высыхает по сравнению с моховыми синузиями [Ипатов, Тархова, 1983; Толпышева и др., 2003], что резко замедляет ростовые процессы в талломах.

Несмотря на схожие тенденции в динамике показателей прироста лишайников и общего хода восстановительной сукцессии между подзоной редкостойных лесов и зоной лесотундры Западной Сибири, скорость роста кустисто-разветвленных лишайников в сообществах северных редкостойных лесов значимо выше, чем в лесотундровых фитоценозах вдоль всего временного ряда послепожарной демуляции ($F(1, 65) = 2,01$; $p = 0,16$). В результате, перед нами возникла задача выявления иерархии факторов, обуславливающих изменчивость относительного прироста в разновозрастных постпирогенных сообще-



Дендрограмма различий относительного прироста кустисто-разветвленных лишайников разновозрастных гарей в градиенте зональности. *Природные зоны: ЛТ – лесотундра; СРЛ – северные редкостойные леса; СрТ – средняя тайга; ЮТ – южная тайга. ** Этапы восстановления: I – гары 5–20 лет; II – гары 20–35 лет; III – гары 40–60 лет; IV – гары старше 70 лет

ствах рассматриваемых природных зон и подзон, т. е. определение факторов, в большей степени обуславливающих варьирование скорости роста кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia*, а именно зональная / подзональная принадлежность или давность прохождения пожара.

Результаты кластерного анализа демонстрируют, что по значениям скорости роста модельных видов кустисто-разветвленных лишайников данные разделяются на две крупные выборки, соответствующие данным из таежной зоны и зоны лесотундры (см. рисунок).

Не укладываются в общую схему деления только начальные этапы послепожарной демутации в сообществах средней и южной тайги, приближающиеся по значениям прироста к показателям, характерным для постпирогенных сообществ лесотундровой зоны. На поздних этапах восстановления, когда лишайники выходят на типичный для данных условий местообитания уровень прироста, четкого разделения таежной зоны на подзоны не выявлено, что полностью подтверждается результатами дисперсионного ана-

лиза. Так, на средне- и южно-таежных гарях моложе 40 лет скорость роста модельных видов лишайников значительно ниже, чем в сообществах полосы северных редкостойных лесов ($F(2, 25) = 9,14; p < 0,01$). В сообществах старше 40 лет прирост кустисто-разветвленных лишайников фитоценозов таежной зоны достигает максимально возможных значений, а различия относительного прироста модельных видов разных подзон не достоверны ($F(2, 53) = 1,24; p = 0,30$). Видовые особенности роста вносят дополнительную долю изменчивости, но никак не меняют картину, сформированную зональным и временным факторами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях Западной Сибири скорость роста кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia* варьирует в широких пределах в градиенте зональности и на фоне послепожарного изменения структуры напочвенного покрова. Так, значения относительного прироста модельных видов лишайников значительно возрастают с продвижением с севера на юг (от зоны лесотундры до южной тайги) и с увеличением давности пожара.

При изучении скорости роста кустисто-разветвленных кладоний постпирогенных сообществ с доминированием лишайников и экстраполяции данных необходимо учитывать зональную приуроченность отбираемых проб на уровне зональных единиц растительного покрова (тайга – лесотундра) без выделения более дробных подзональных единиц, но в сочетании с особенностями прохождения пожара (мощность огня, площадь выгорания, степень нарушения лишайникового покрова). Так, в результате полного уничтожения напочвенного покрова лишайники рода *Cladonia* достигают максимальных для конкретной территории значений скорости роста на гарях с давностью пожара более 40 лет. Наличие вариантов объясняется степенью нарушенности территории: классический вариант сукцессионных смен напочвенного покрова и длительное формирование устойчивой скорости роста, обеспечивающей максимальную продуктивность лишайникового покрова, в

случае наибольшей интенсивности пожара и полной минерализации почвы, либо достаточно высокие показатели прироста уже на первых этапах восстановления при мозаичном прогорании растительного покрова. Однако второй вариант не обеспечивает высоких показателей продуктивности лишайникового покрова, поскольку доля кустисторазветвленных лишайников в структуре сообществ невысока и не соответствует высокопродуктивным стадиям послепожарной демуляции.

Во всех зональных подразделениях высокий вклад в изменчивость значений относительного прироста вносит мощность лишайниковой дернины, а в зоне лесотундры необходимо учитывать также факторы, стабилизирующие условия местообитания – сомкнутость кустарникового яруса и долю мхов в напочвенном покрове.

Тенденции изменчивости прироста модельных видов лишайников вдоль возрастного ряда постпирогенных сообществ в разных зональных единицах растительного покрова сходны. Наименьший прирост повсеместно выявлен у *C. arbuscula*, тогда как максимальная скорость роста в условиях отсутствия повторных нарушений отмечается у *C. stellaris*, а в районах, где осуществляется зимний выпас северных оленей, наибольший прирост показан у более устойчивых к механическим воздействиям видов – *C. rangiferina* и *C. stygia*.

Авторы выражают глубокую признательность д-ру биол. наук М. Г. Головатину и канд. биол. наук Л. М. Морозовой за помощь в работе на разных ее этапах и обсуждение результатов. Работа завершена при поддержке Программы Президиума УрО РАН № 30 “Живая природа...” (проект № 12-П-4-1043).

ЛИТЕРАТУРА

- Абдульманова С. Ю. Зональные особенности динамики видового состава лишайников в ходе пирогенной сукцессии // Экология от южных гор до северных морей: мат-лы конф. молодых ученых, 19–23 апр. 2010, г. Екатеринбург. 2010. С. 7–15.
- Абдульманова С. Ю. Изменчивость прироста покровообразующих лишайников в пространственных градиентах // Экология: теория и практика: мат-лы конф. молодых ученых. 15–19 апр. 2013, г. Екатеринбург, 2013. С. 5–15.
- Андреев В. Н. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования // Тр. Бин. АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 11–74.
- Горшков В. В., Ставрова Н. И. Пожары как фактор нарушения бореальных лесов // Проблемы экологии растительных сообществ севера. СПб., 2005. С. 237–239.
- Игошина К. Н. Рост кормовых лишайников на приуральском Севере // Тр. Науч.-исслед. ин-та поляр. землед., животновод. и промысл. хоз-ва. Сер. Оленеводство. 1939. Вып. 4. С. 7–28.
- Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н. и др. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1985. 250 с.
- Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Взаимовлияние моховых и лишайниковых синузий в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1983. № 1. С. 20–26.
- Кукуричкин Г. М., Нешатаев В. Ю. Очерк водораздельных лесов природного парка “Сибирские увалы” // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов: сб. науч. тр. ЗПП “Сибирские Увалы”. 2004. Вып. 3. С. 14–41.
- Магомедова М. А. Восстановление лишайникового покрова на горячих в предтундровых лесах Западной Сибири // Биота Ямала и проблемы региональной экологии. Салехард, 2006. С. 27–38 (Науч. вестн.; Вып. 1 (38)).
- Магомедова М. А., Морозова Л. М., Эктова С. Н. и др. Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Изд-во “Сити Пресс”, 2006. 360 с.
- Морозова Л. М., Эктова С. Н., Рябищева Н. Ю. Восстановление растительного покрова на горячих в зоне лесотундры // Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблема охраны. Салехард, 2007. С. 17–32. (Науч. вестн.; Вып. 6 (50). ч. 1).
- Москаленко Н. Г. Антропогенная динамика растительности равнин криолитозоны России. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1999. 280 с.
- Нешатаев В. Ю. Закономерности динамики растительности заповедника под влиянием пожаров // Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб., 2002. С. 111–134.
- Полевая геоботаника / под ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. 402 с.
- Толпышева Т. Ю., Тимофеева А. К., Еськова А. К. Рост лишайников рода *Cladonia* и мха *Pleurozium schreberi* в основных лесах на побережье белого моря // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 7. С. 27–41.
- Чертовской В. Г., Семенов Б. А., Цветков В. Ф. и др. Предтундровые леса. М.: Агропромиздат, 1987. 168 с.
- Ahti T., Hyvönen S. *Cladina stygia*, a common, overlooked species of reindeer lichen // Ann. Bot. Fennici. 1985. N 22. P. 223–229.
- Ahti T., Oksanen J. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions // Vegetatio. 1990. Vol. 86. P. 39–70.
- Armstrong R. A. Growth phases in the life of a lichen thallus // New Phytologist. 1974. Vol. 73. P. 913–918.
- Čabrájić J. A., Moen J., Palmqvist K. Predicting growth of mat-forming lichens on a landscape scale – comparing models with different complexities // Ecography. 2010. Vol. 33. P. 949–960.

- Kershaw K. A. The Role of Lichens in Boreal Tundra Transition Areas // *The Bryologist*. 1978. Vol. 81, N 2. P. 294–306.
- Lechowicz M. J., Adams M. S. Ecology of *Cladonia* lichens. I. Preliminary assessment of ecology of terricolous lichen-moss communities in Ontario and Wisconsin // *Canad. Journ. of Bot.* 1974. N 52. P. 55–64.
- Thomas D. C., Barry S. J., Alaie G. Fire – caribou – winter range relationships in northern Canada // *Rangifer*. 1996. N 16 (2). P. 57–67.

Variations in the Growth Rate of *Cladonia* Lichens During Long-Term Post-Fire Successions in the North of West Siberia

S. Yu. ABDULMANOVA, S. N. EKTOVA

Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
620144, Yekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: svabdulmanova@e1.ru

The results of the study of *Cladonia* lichen post-fire growth rate dynamics in different zonal units of West Siberia were presented. Relative growth rate of lichens in forest-tundra and taiga zones was assessed with regard to the pyrogenic factor. The growth rate varied from 1.2 mm/year at the early stage of progressive succession to 11.9 mm/year at the stage with dense lichen cover. The variations in lichen growth rate at different stages of recovery were observed in southern and middle taiga communities. In open forests and forest-tundra communities of northern regions the growth rate of lichens was not characterized by significant changes.

Key words: fruticose lichens, relative growth rate, post-fire recovery, taiga, forest-tundra, West Siberia.