

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ  
ЯМАЛО-НЕНЕЦКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ

# **НАУЧНЫЙ ВЕСТНИК**

Ямало-Ненецкого автономного округа

Выпуск № 6 (50)

часть 1

**Экосистемы Субарктики:  
структура, динамика, проблемы охраны**

САЛЕХАРД  
2007

## **Редакционный совет:**

*Казарин В.Н.* –  
вице-губернатор Ямало-Ненецкого автономного округа, председатель редакционного совета

*Артеев А.В.* –  
заместитель Губернатора Ямало-Ненецкого автономного округа, заместитель председателя редакционного совета

## **Члены редакционного совета:**

*Алексеев С.Е.* –  
начальник управления координации научных исследований департамента информации  
и общественных связей Ямало-Ненецкого автономного округа

*Беков М.Б.* –  
первый заместитель директора департамента информации и общественных связей Ямало-Ненецкого  
автономного округа

*Кукевич Ю.А.* –  
первый заместитель директора департамента информации и общественных связей  
Ямало-Ненецкого автономного округа

*Лаптандер С.В.* –  
заместитель директора департамента финансов Ямало-Ненецкого автономного округа

*Тимошенко В.П.* –  
директор Ямальского филиала Института истории и археологии УрО РАН

# **НАУЧНЫЙ ВЕСТНИК № 6 (50) часть 1**

## **Редакционная коллегия:**

*Пасхальный С.П.* –  
старший научный сотрудник Экологического научно-исследовательского стационара ИЭРиЖ УрО РАН,  
кандидат биологических наук (отв. редактор)

*Богданов В.Д.* –  
зам. директора ИЭРиЖ УрО РАН по науке, зав. лабораторией экологии рыб, доктор биологических наук

*Морозова Л.М.* –  
старший научный сотрудник ИЭРиЖ УрО РАН, кандидат биологических наук

*Соколова Н.А.* –  
научный сотрудник Экологического научно-исследовательского стационара ИЭРиЖ УрО РАН,  
кандидат биологических наук

### **Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблемы охраны**

Авторы издания: коллектив научных сотрудников Института экологии растений и животных УрО РАН и Экологического научно-исследовательского стационара ИЭРиЖ УрО РАН.

Новый выпуск «Научного вестника» за 2007 год состоит из 2 частей. Первая из них включает работы, посвященные исследованиям наземных растительных сообществ, альгокомплексов и гидрзооценозов беспозвоночных Субарктики Западной Сибири.

Сюда включены публикации, рассматривающие закономерности формирования структуры растительных ассоциаций Полярного Урала и их функциональные зависимости, структуру синузий эпифитных лишайников разных растительных комплексов горных лесов и редколесий.

Анализируются темпы и закономерности восстановления почвенно-растительного покрова на гарях Ямало-Ненецкого автономного округа, что особенно важно в регионе, где промышленное освоение нефтегазовых ресурсов территории непосредственно соседствует с традиционными формами природопользования коренного населения Севера, прежде всего, с пастбищным оленеводством.

Изложены результаты исследования состояния водорослевых и бентосных сообществ водоемов в зоне влияния магистрального газопровода на Тазовском полуострове, а также мониторинга зоопланктона в бассейнах рр. Худосей и Таз в условиях незначительного антропогенного воздействия.

Вторая часть выпуска объединяет работы, основная цель которых состояла в изучении биологии некоторых видов рыб и орнитофауны Ямало-Ненецкого автономного округа.

Разносторонне исследована биология чира, щуки и налима в бассейне Нижней Оби, особенности акклиматизации в регионе интродуцированной горбуши.

Даны развернутые характеристики динамики весеннего пролета птиц в низовьях Оби и изменений летнего орнитонаселения региона в аспекте глобального потепления климата.

Проанализировано питание хищных птиц в малоизученном районе Ямала на границе подзон типичных и арктических тундр.

Рассматривается вариант решения проблем охраны птиц на юго-западном Ямале, учитывающий специфику территории, особенности поведения коренного и пришлого населения, формы локального антропогенного воздействия на птиц.

Сборник предназначен для специалистов-зоологов, ихтиологов, гидробиологов, геоботаников, экологов, биогеографов, краеведов, специалистов органов по охране, воспроизводству и использованию природных ресурсов, охотничьего и рыбного хозяйства.

**СОСТАВ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЕ ЛЕСА (ГОРА ЧЁРНАЯ, ПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)**

**Н.И. Андреяшкина, Н.В. Пешкова**

Институт экологии растений и животных Уральского отделения  
Российской Академии наук, ул. 8 марта 202, г. Екатеринбург, 620144.  
E-mail: nell-a@yandex.ru

Пространственно-временная динамика древесных сообществ в горах Полярного Урала — процесс довольно интенсивный. Показано (Шиятов и др, 2005), что площадь горных лесов здесь увеличилась за 90 лет почти в 25 раз за счет трансформации редины и редколесий в лесные сообщества. Экспозиция склона, рельеф (и обусловленный им микроклимат), а также уже существующий растительный покров, влияя на выживаемость всходов и подростов, определяют, где конкретно может появиться новое поколение древостоя. Поэтому для мониторинга и прогноза необходимо всестороннее исследование (в том числе состав, структура, продукционный и деструкционный процессы) тундровых сообществ с одиночными деревьями и нижних ярусов редколесий и лесов.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

В пределах высотного профиля, заложенного на восточной боковой морене горы Черной (Полярный Урал, 66° с.ш., 65° в.д.), для флористико-ценотического анализа отобраны три сообщества. Они представляют последовательные стадии лесообразовательного процесса, интенсифицировавшегося под влиянием глобального потепления климата. Приведем краткую характеристику объектов наших исследований (ПП — проективное покрытие).

В тундре кустарничково-мохово-лишайниковой с ерником (298–300 м над уровнем моря) встречаются одиночные деревья лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) стланиковой и многоствольной форм роста высотой до 2–3 м. Растительность подвергается воздействию сильных ветров, мощность снежного покрова не превышает 15–30 см, Увлажнение почвы (горнотундровый подбур суглинистый) в течение вегетационного периода происходит за счет атмосферных осадков. До 10–30% поверхности приходится на каменные россыпи.

Ерник (*Betula nana*) формирует стелющиеся побеги. В травяно-кустарничковом ярусе высотой 5–15 см (ПП=10-40%) преобладает *Vaccinium uliginosum*. В живом напочвенном покрове (ПП=40–85%, высота 1–3 см) доминируют лишайники (*Cladina arbuscula* с заметным участием *C. rangiferina*, *Cladonia uncialis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*), из мхов значительное развитие приобретает *Racomitrium lanuginosum*, а местами — печёночник *Ptilidium ciliare* с примесью видов рода *Dicranum*.

Лиственничное редколесье ерничково-травяно-кустарничково-моховое приурочено к высоте 219–223 м над уровнем моря. Здесь изредка встречаются каменные окна и выходы горных пород высотой 0,7 м. Почва основной поверхности (горнотундровая торфянисто-глевая суглинистая) влажная в течение вегетационного сезона. В открытых, обдуваемых сильными ветрами местообитаниях кустарничковый ярус (*Betula nana* с примесью *Salix phylicifolia* и *Rosa acicularis*) выражен слабо (сомкнутость не превышает 0,1) и ерник чаще формирует стелющиеся побеги высотой до 0,3 м. В местах с более значительным скоплением снега ерник с примесью *Salix phylicifolia*, *S. lanata* и *Juniperus sibirica* образует ярус высотой 0,3–0,8 м и сомкнутостью 0,1–0,5 (в среднем 0,2). Травяно-кустарничковый ярус также неравномерный (ПП=15–60%, высота 3–15 см). Живой напочвенный покров фрагментарный (ПП в среднем составляет 30%, высота до 2–3 см), преобладают зелёные мхи (*Hylocomium splendens*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum* spp.), встречаются сфагны и пятна лишайников.

Лиственничный лес ерничково-травяно-кустарничково-моховой связан с нижним отрезком высотного градиента (182–185 м над уровнем моря) и по нижним ярусам типологически идентичен редколесью. В первой половине вегетационного сезона почва (горная торфянис-

то-перегнойная глееватая суглинистая) сырая, а во второй половине – устойчиво влажная. Кустарниковый ярус высотой 0,3–1 м и сомкнутостью 0,1–0,7 формирует *Betula nana* с примесью видов рода *Salix*, *Juniperus sibirica*, *Rosa acicularis*. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП=10–40%, высота 10–20 см) преобладает *Vaccinium uliginosum*. Моховой покров практически сомкнутый, но маломощный (зелёные части высотой 2–3 см), доминирует *Hylocomium splendens* с заметным участием *Aulacomnium palustre*, *Dicranum majus*, *Tomentypnum nitens*, встречаются сфагны. Присутствие лишайников незначительно.

Методика геоботанических описаний и более полная характеристика профиля, а также данные по запасу и структуре фитомассы сообществ приведены в предыдущих работах (Андреяшкина, 2005; Андреяшкина, Пешкова, 2005; Шиятов и др., 2006). Для учета скорости разложения растительного материала использован метод сетчатых мешочков. Капроновые мешочки (размером 10x10 см и с ячейей 1 мм) с листьями были заложены на границе между бурыми частями мхов и органогенными горизонтами почвы, а с корнями – в нижнюю часть органогенных горизонтов почвы. Средняя скорость разложения отдельных частей растений определена по изменению массы абсолютно-сухого образца (10-кратная повторность) за год.

Принадлежность видов сосудистых растений к географическим группам указана по сводке О.В. Ребристой (1977), статистическая обработка данных выполнена по руководствам Е.К. Меркурьевой (1970) и П.Ф. Рокицкого (1967). Достоверность показателей и различий оценивали с помощью критерия Стьюдента (*t*).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В плане изучения биоразнообразия наибольший интерес представляет травяно-кустарничковый ярус, в котором сочетаются разные жизненные формы, экологические и географические группы видов. В исследованных нами сообществах этот ярус наиболее богат флористически, причем виды распределены по всем 5 классам встречаемости (столько их содержит общепринятая шкала – Шенников, 1967). Если при  $R=20-40\%$  встречаемость вида расценивается как средняя (Гродзинский и др., 1991), то предшествующий класс встречаемости харак-

теризует виды с низкой встречаемостью, не играющие заметной ценозообразующей роли, но порой являющиеся ценными фитоиндикаторами условий среды.

Для сравнительной оценки флористического состава травяно-кустарничкового яруса сначала рассмотрим список видов (табл. 1), имеющих встречаемость (*R*) более 20% хотя бы в одном из сообществ, то есть являющихся его обычными компонентами.

Таблица 1

Встречаемость видов (%) травяно-кустарничкового яруса

№ п/п	Названия растений	Тундра	Редко-лесье	Лес
1	<i>Andromeda polifolia</i>	78	42	12
2	<i>Dryas octopetala</i>	90	–	–
3	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	34	79	73
4	<i>Ledum decumbens</i>	41	1	–
5	<i>Pyrola minor</i>	–	8	25
6	<i>Vaccinium uliginosum</i>	100	98	99
7	<i>V. vitis-idaea</i>	–	62	86
8	<i>Calamagrostis lapponica</i>	–	57	81
9	<i>Festuca ovina</i>	53	91	98
10	<i>Carex arctisibirica</i>	94	45	36
11	<i>C. ledebouriana</i>	56	7	–
12	<i>C. melanocarpa</i>	88	16	–
13	<i>C. redowskiana</i>	44	26	7
14	<i>C. rupestris</i>	67	–	–
15	<i>C. sabyensis</i>	–	88	78
16	<i>Oxytropis sordida</i>	60	1	–
17	<i>Bistorta major</i>	94	80	80
18	<i>B. vivipara</i>	6	62	24
19	<i>Campanula rotundifolia</i>	5	24	–
20	<i>Dianthus repens</i>	48	–	–
21	<i>Geranium albiflorum</i>	–	32	76
22	<i>Lagotis minor</i>	–	44	29
23	<i>Linnaea borealis</i>	–	–	33
24	<i>Pachypleurum alpinum</i>	25	45	25
25	<i>Pedicularis labradorica</i>	–	–	44
26	<i>Ranunculus lapponicus</i>	–	2	25
27	<i>Sanguisorba polygama</i>	18	40	9
28	<i>Saussurea alpina</i>	7	74	92
29	<i>Solidago lapponica</i>	–	32	79
30	<i>Stellaria peduncularis</i>	27	5	8
31	<i>Thalictrum alpinum</i>	23	79	26
32	<i>Trientalis europaea</i>	–	–	22
33	<i>Valeriana capitata</i>	–	9	59
34	<i>Veratrum misae</i>	–	28	38
35	<i>Viola biflora</i>	–	20	28
36	<i>Selaginella selaginoides</i>	–	35	10

Из них через весь высотный профиль при  $R>20\%$  проходят 7 видов (по два арктоальпийс-

ких, гипоарктических, бореальных и один арктический), при сочетании  $R > 20\%$  и  $R \leq 20\%$  – 6 видов (4 арктоальпийских, по одному гипоарктическому и бореальному). Видов с наивысшей встречаемостью ( $R > 80\%$ ) в целом для профиля лишь два (*Vaccinium uliginosum* и *Bistorta major*) и немного больше (по 4–6) для отдельных сообществ.

Виды с низкой встречаемостью ( $R \leq 20\%$ ) можно разделить на несколько групп в зависимости от их распространения: 1) по всему высотному профилю; 2) в двух сообществах; 3) в одном сообществе. Первая из этих групп включает один арктический (*Poa alpigena*) и два арктоальпийских (*Arctous alpina*, *Carex quasivaginata*) вида. В тундре и редколесье с низкой встречаемостью представлены 3 арктоальпийских (*Festuca richardsonii*, *Pedicularis oederi*, *Silene acaulis*) вида и один (*Hedysarum arcticum*) арктический, в редколесье и в лесу – 4 бореальных (*Avenella flexuosa*, *Carex globularis*, *Allium schoenoprasum*, *Trollius apertus*) вида, два гипоарктических (*Anthoxanthum alpinum*, *Lycopodium dubium*) и один арктический (*Hyperzia arctica*) вид.

Видов с низкой встречаемостью, распространенных только в редколесье, заметно больше, чем в других сообществах. Это 5 арктоальпийских (*Poa alpina*, *Eritrichium villosum*, *Lloydia serotina*, *Pedicularis sudetica*, *Saxifraga hirculus*), два вида (*Alopecurus alpestris*, *Arctagrostis latifolia*) арктических и один вид (*Pedicularis lapponica*) гипоарктический. Видов с более высокой встречаемостью, свойственных исключительно редколесью, не выявлено (см. табл. 1). Только в тундре представлены виды как с низкой (*Koeleria asiatica*, *Minuartia arctica*, *Thymus paucifolius*), так и с довольно высокой (*Carex rupestris*, *Dianthus repens*, *Dryas octopetala*) встречаемостью, из которых 4 вида относятся к арктоальпийской группе и по одному – к арктической и гипоарктической. В лесу с низкой (*Calamagrostis purpurea*, *Antennaria dioica*, *Cirsium heterophyllum*, *Galium boreale*, *Luzula frigida*) и несколько более высокой (*Linnaea borealis* – 33%, *Trientalis europaea* – 22%) встречаемостью распространены бореальные виды (лишь ожика – гипоарктический вид).

Проективное покрытие – показатель участия (видов растений, ярусов) в синтезе органического вещества и, следовательно, может рассматриваться как характеристика функци-

ональная. Проективное покрытие (поярусно) определяли на площадках в 1 м<sup>2</sup>. Для последующей статистической обработки проценты преобразовали в баллы в соответствии с наиболее удобной шкалой (с учетом возможности глазомерной оценки с точностью до 10% – Воронов, 1973). Средний балл проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса был равен 2,3 в тундре, 4,3 в редколесье и 3,4 в лесу, а лишайниково-мохового – 6,4, 3,4 и 6,9 соответственно.

Связь между проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса и числом слагающих его видов оценивали по сериям метровых площадок – по 96 в тундре и лесу и 95 в редколесье. В сообществах, имеющих древесный ярус, связь оказалась значимой ( $p < 0,001$ ) и двусторонней ( $\eta_{xy} = 0,43$ ,  $\eta_{yx} = 0,48$  в редколесье;  $\eta_{xy} = 0,37$ ,  $\eta_{yx} = 0,31$  в лесу). Несмотря на относительно разреженность этого яруса, он характеризуется структурно-функциональной целостностью и в редколесье, и в лесу, в отличие от тундры, где значения  $\eta_{xy}$  и  $\eta_{yx}$  недостоверны.

Связи между разными ярусами оценивали по их проективному покрытию. В редколесье и в лесу выражены все три нижних яруса – кустарниковый, травяно-кустарничковый и лишайниково-моховой. В тундре кустарниковый ярус представлен лишь фрагментарно и на значительной части метровых площадок отсутствует, поэтому он из анализа исключен, а связь между травяно-кустарничковым и мохово-лишайниковым ярусами не проявилась ( $\eta_{xy} = 0,12$ ,  $\eta_{yx} = 0,17$ ). Как известно, «ярусы фитоценоза ... в некоторых случаях могут быть относительно самостоятельными» (Воронов, 1973: 133). Однако в редколесье и в лесу эти ярусы взаимосвязаны (табл. 2), как и кустарниковый с травяно-кустарничковым и лишайниково-моховым.

Связи между ярусами древесных сообществ – средней тесноты или слабые. В редколесье слабая связь – только между проективным покрытием лишайниково-мохового и кустарничкового ярусов. В лесу в каждой паре сопоставляемых ярусов одна связь – средняя по тесноте, другая – слабая. Ослабление, по сравнению с редколесьем, связей кустарничкового яруса с лишайниково-моховым и лишайниково-мохового с травяно-кустарничковым вполне объяснимо повышением проективного

покрытия ярусов, рассматриваемых как «результативный признак». Средний балл проективного покрытия кустарникового яруса при переходе от редколесья к лесу изменился с 2,5 до 3,2, а живого напочвенного покрова увеличился вдвое.

Таблица 2

Связь между проективным покрытием ярусов – кустарникового (К), травяно-кустарничкового (ТК), лишайниково-мохового (ЛМ)

Ярусы	Показатели					
	$\eta_{xy}$	$t$	$p$	$\eta_{yx}$	$t$	$p$
Редколесье ( $n=84$ )						
$K(x) - ТК(y)$	0,36	3,60	0,001	0,37	3,70	0,001
$K(x) - ЛМ(y)$	0,32	3,20	0,01	0,25	2,27	0,05
$ТК(x) - ЛМ(y)$	0,38	3,80	0,001	0,37	3,70	0,001
Лес ( $n=95$ )						
$K(x) - ТК(y)$	0,46	5,11	0,001	0,30	3,00	0,01
$K(x) - ЛМ(y)$	0,20	2,00	0,05	0,36	3,60	0,001
$ТК(x) - ЛМ(y)$	0,35	3,50	0,001	0,22	2,20	0,05

Отношения между доминантами кустарникового (*Betula nana*) и травяно-кустарничкового (*Vaccinium uliginosum*) ярусов при переходе от редколесья к лесу также претерпели изменения. Двусторонняя (слабая/средняя) связь между баллами проективного покрытия преобразовалась в одностороннюю слабую. При этом ценотическая роль голубики в обоих сообществах практически одинакова: и в редколесье ( $\eta=0,22, p<0,05$ ), и в лесу ( $\eta=0,29, p<0,01$ ) связь числа сосуществующих с ней на 1 м<sup>2</sup> видов сосудистых растений с ее проективным покрытием слабая. Связь числа видов с проективным покрытием ерника ( $\eta=0,38, p<0,01$  в редколесье,  $\eta=0,27, p<0,01$  в лесу) ослабевает. Средняя по тесноте связь ( $\eta=0,47, p<0,01$  в редколесье,  $\eta=0,33, p<0,01$  в лесу) между числом видов сосудистых растений на 1 м<sup>2</sup> и проективным покрытием лишайниково-мохового яруса подтверждает роль этого яруса как фактора отбора видов сосудистых растений. В тундре подобной связи нет ( $\eta=0,13$ ).

Следует обратить внимание на ослабление вертикальных связей: проективного покрытия лишайниково-мохового яруса с покрытием травяно-кустарничкового, а того – с покрытием кустарникового яруса (при переходе от редколесья к лесу средние по тесноте связи сменились на слабые – см. табл. 2).

Примечательно, что различия в структурно-функциональной организации нижних ярусов редколесья и леса неочевидны (незаметны на типологическом уровне) и выявляются только статистическими методами. Консервативные (сохраняющие свои средние значения при переходе от редколесья к лесу) признаки – видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса, проективное покрытие доминантов (*Betula nana, Vaccinium uliginosum*). Изменения происходят на функциональном уровне – ослабевают связи между проективным покрытием ярусов и между отдельными видами травянистых растений (оцениваются по положительным сопряженностям, число которых даже у одних и тех же видов снижается).

Предварительная сравнительная оценка функциональной значимости разных ярусов (поглощение элементов и фиксация их в биомассе – освобождение элементов в ходе деградации мортмассы) может быть дана при анализе запаса и структуры фитомассы сообщества. При одинаковом запасе надземной биомассы (массы живых частей растений) в тундровом сообществе ведущим ярусом является мохово-лишайниковый, а среди нижних ярусов редколесья – кустарниковый (табл. 3).

Таблица 3

Запас надземной биомассы тундрового сообщества и нижних ярусов древесных сообществ (2002 г., воздушно-сухое состояние)

Показатели	Тундра	Редколесье	Лес
Запас надземной биомассы, г/м <sup>2</sup>	355±28	353±25	355±61
Кустарниковый ярус, %	5,1	46,2	54,1
Травяно-кустарничковый ярус, %	38,0	36,5	23,8
Живой напочвенный покров, %	56,9	17,3	22,1

При переходе от редколесья к лесу запас надземной биомассы существенно возрастает, причем больше половины его составляет биомасса кустарникового яруса. Доля биомассы травяно-кустарничкового яруса практически одинакова в тундре и редколесье, где это второй по значимости ярус, и заметно меньше в лесном сообществе. Доля мортмассы (ветоши) в общем запасе надземной фитомассы в рассматриваемом ряду сообществ проявляет слабую тенденцию к возрастанию: 10,6% (тундра) – 12,2% (редколесье) – 12,7% (лес). По этому показателю, как и по соотношению надземной и

подземной фитомассы (1:2,8 и 1:2,6), нижние ярусы редколесья и леса сходны.

Для оценки скорости разложения растительного материала в качестве образцов использованы бурые листья (хвоя), корни и корневища диаметром до 2 мм. Листья основного вида, формирующего кустарниковый ярус (*Betula nana*), особенно наглядно демонстрируют (табл. 4) возрастание темпов разложения от тундры к редколесью ( $t=6,47$ ) и затем от редколесья к лесу ( $t=3,04$ ). Ускорение темпов разложения корней кустарников и кустарничков, примерно одинаковых ( $t=1,19$ ) в тундре и редколесье, отмечается при переходе от редколесья к лесу ( $t=4,20$ ). Корни и корневища травянистых растений показали резкое ускорение темпов разложения в редколесье по сравнению с тундрой ( $t=11,76$ ); при переходе от редколесья к лесу дальнейшего возрастания этого показателя не происходит ( $t=0,74$ ). Корни лиственницы сибирской в лесу разлагаются не быстрее, чем в редколесье ( $t=1,92$ ), но с большей скоростью, чем в тундре ( $t=3,96$ ). Оптимальные условия для разложения хвои лиственницы складываются в редколесье (табл. 4), где скорость процесса выше по сравнению как с лесом ( $t=3,39$ ), так и с тундрой ( $t=3,69$ ).

Таблица 4

Потеря массы образцов, %  
(2002–2005 гг., абсолютно-сухое состояние)

Растительный материал	Тундра	Редколесье	Лес
Хвоя <i>Larix sibirica</i>	64,83±1,14	70,48±1,02	64,72±1,36
Листья <i>Betula nana</i>	26,63±2,20	42,02±0,91	47,34±1,49
Корни <i>Larix sibirica</i>	13,77±0,78	17,18±0,94	20,67±1,56
Корни кустарников и кустарничков	19,57±1,60	17,36±0,93	23,20±1,03
Корни и корневища травянистых растений	24,16±0,95	41,21±1,09	39,93±1,33

Данные дисперсионного анализа (выполнен в ПСП STATISTICA 5.5. // StatSoft. Inc. 2001)

показали, что учетные факторы (высота над уровнем моря и качественный состав материала) определяют значительную долю влияния ( $\eta^2$ ) в общей сумме влияния всех факторов на процессы разложения растительного материала. Влияние же погодных условий (в качестве градаций использованы отдельные годы) засушливых и теплых вегетационных сезонов 2003 и 2004 гг. статистически значимым было только в тундре с нестабильным режимом увлажнения. И так как в самые теплые месяцы года (июль, август) на всех высотных уровнях почвы достаточно прогревались (средние температуры колебались от +11.7°C до +14.5°C), можно считать, что в период исследований режим увлажнения был ведущим фактором в деструкционном процессе. Скорее всего, по этой же причине в лесу роль специфичности растительного материала проявилась в большей степени, чем в тундре.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пределах высотного профиля редколесье выделяется как арена интенсивного экологического отбора, где встречаются продвигающиеся из тундры арктоальпийские и из леса – бореальные виды. Именно в редколесье наиболее широк набор растений и самая высокая (более 60%) доля видов с низкой,  $R \leq 20\%$ , встречаемостью. Лишайниково-моховой ярус в редколесье и в лесу осуществляет функцию ценотического отбора (с проективным покрытием этого яруса связано число видов сосудистых растений на 1 м<sup>2</sup>). В тундре подобная связь, как и связь между проективным покрытием разных ярусов (выраженная в редколесье и в лесу), отсутствует. Таким образом, тундровое сообщество, близкое по своей структуре к ранним стадиям формирования горной растительности, характеризуется меньшей целостностью по сравнению с древесными сообществами.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Андреяшкина Н.И. 2005. Структура растительного покрова на верхней границе распространения лиственницы сибирской (Полярный Урал) // Научный Вестник. Вып. 1 (32). Салехард: 81–87.
- Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В. 2005. Изменение структуры и продуктивности растительного покрова по высотному градиенту (Полярный Урал) // Экология, № 5: 390–393.
- Воронов А.Г. 1973. Геоботаника. М.: Высшая школа: 1–384.
- Гродзинский А.М., Злобин Ю.А., Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1991. Словарь–справочник по агрофитоценологии и луговедению. Киев: Наукова Думка: 1–135.
- Меркурьева Е.К. 1970. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. М.: Колос: 1–424.

*Ребристая О.В.* 1977. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука: 1–334.

*Рокицкий П.Ф.* 1967. Биологическая статистика. Изд. 2-е, испр. Минск.: 1–328.

*Шенников А.П.* 1964. Введение в геоботанику. Л.: Изд. ЛГУ: 1–447.

*Шиятов С.Г., Мазена В.С., Андреяшкина Н.И.* 2006. Состав и структура тундровых и лесотундровых сообществ на восточном макросклоне Полярного Урала (район г. Черной) // Научный Вестник. Вып. 6 (1) (43). Салехард: 43–58.

*Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин И.И.* 2005. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология, № 2: 83–90.

**ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА ГОРНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЛЯРНОГО УРАЛА**

**Н.В. Пешкова, Н.И. Андреяшкина**

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук, ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144.  
E-mail: nell-a@yandex.ru*

Степень сходства между сообществами обычно оценивают по величине коэффициента флористической общности. Однако видовой состав, служащий для такой оценки, может быть источником более широкой информации. Если вид является представителем только одной экологической и географической группы, то в состав этих групп в каждом сообществе входит целый ряд видов, и условия экотопа индицирует группа в целом. Какие конкретные виды войдут в состав группы, зависит не только от соответствия экотопа их требованиям, но и от других факторов (наличие или отсутствие жизнеспособных диаспор на данном участке, фитоценотический отбор).

Мы проанализировали экологические и географические спектры (а также сочетания экологических и географических групп) травяно-кустарничкового яруса сообществ тундры, редколесья и леса в горных ландшафтах Полярного Урала. Анализ именно этого яруса представляет наибольший интерес потому, что он присутствует (в отличие от древесного яруса) во всех трех указанных типах растительности и относительно богат флористически.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

В окрестностях горы Черной на Полярном Урале (66° с.ш., 65° в.д.) было заложено три высотных профиля: I – в междуречье Енгаю и Кердоманшора (в 3-х км к востоку от горы Чёрной); II – на северо-восточном склоне боковой морены (в 4-х км к востоку от горы Чёрной); III – на южном склоне горы Орех-Соим (в 3-х км к юго-востоку от горы Чёрной). Используемая методика геоботанических описаний и характеристика профилей приведены в статье Н.И. Андреяшкиной (2005), поэтому ограничимся представлением необходимых данных в табличной форме. Из таблицы 1 вид-

но, что на склонах разной экспозиции число видов травяно-кустарничкового яруса в ряду тундра–редколесье–лес или сохраняется на одном уровне (северо-восточный склон), или проявляет неодинаковые динамические тенденции. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, в общем, невелико, как и высота растений (она даже в лесу составляет не более 20–40 см).

На склонах разной экспозиции одни и те же типы растительности представлены разными сообществами, что обусловлено неодинаковым соотношением обилия кустарников, кустарничков, травянистых растений, мохообразных и лишайников. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают на одних участках кустарнички, на других – травянистые растения, при этом набор видов может в значительной мере совпадать. Это виды, прошедшие климатический (весьма суровый в горах Полярного Урала) отбор и нашедшие соответствующие своим требованиям экотопы. Фитоиндикация теплообеспеченности экотопов основана на анализе географических групп видов, режима увлажнения – экологических групп. При определении принадлежности видов к указанным группам мы руководствовались работами О.В. Ребрис-той (1977) и Н.А. Секретаревой (2004). Статистическая обработка данных заключалась в расчете коэффициента ранговой корреляции Спирмена ( $r_s$ ), критерия Фишера ( $F$ ) и теоретически ожидаемых (на основе теоремы умножения вероятностей) частот совмещения экологических и географических групп видов (ссылки на руководства – в соответствующих местах следующего раздела).

**РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**

Представленные сообщества репрезентативны по отношению к типу растительности

Характеристика объектов исследования

Высота над уровнем моря, м	Сообщество	Травяно-кустарничковый ярус		
		число видов	высота, см	проективное покрытие %
Профиль I (склон восточной экспозиции)				
298–300	Тундра кустарничково-мохово-лишайниковая с ерником	34	5–15	10–40
219–223	Лиственничное редколесье ерничково-травяно-кустарничково-моховое	55	3–15	15–60
182–185	Лиственничный лес ерничково-травяно-кустарничково-моховой	47	10–20	10–40
Профиль II (склон северо-восточной экспозиции)				
265–268	Тундра травяно-кустарничковая в сочетании с ерничково-кустарничково-моховой	36	5–10	30–40
235–243	Лиственничное редколесье ерничково-кустарничково-мохово-лишайниковое	37	10–15	30–40
219–225	Лиственничный лес ерничково-травяной с подлеском из ивы и можжевельника	35	30–40	30–70
Профиль III (склон южной экспозиции)				
291–292	Тундра ерничково-кустарничково-моховая в сочетании с кустарничково-мохово-лишайниковой	19	10–15	5–30
285–287	Лиственничное редколесье ерничково-кустарничково-моховое	17	15–20	10–30
238–245	Елово-лиственничный лес ерничково-кустарничково-травяно-моховой с примесью рябины и березы	36	15–30	30–70

(тундра, редколесье, лес), а высотные профили на склонах разной экспозиции – по отношению к горным условиям в целом. Объектами анализа, таким образом, становятся типы растительности и серии экотопов. Сообщества, относящиеся к одному типу растительности, но произрастающие в относительно отдалении друг от друга – первый вариант сравнений (оценка влияния принадлежности к одному типу растительности). Второй вариант – три типа растительности в пределах каждого профиля (оценка влияния экотопа) – необходим для проверки широко распространенного утверждения о том, что в суровых климатических условиях состав и структура сообществ определяются преимущественно экотопом.

Чтобы ответить на вопрос, связана ли представленность видов разной экологии с принадлежностью сообщества к определенному типу растительности, мы провели обработку данных по схеме однофакторного дисперсионного анализа (Рокицкий, 1967; Меркурьева, 1970) с предварительным переводом процентов в пробиты (Доспехов, 1968). Результаты оценивали с помощью критерия Фишера  $F$ . Поскольку не на каждой пробной площади представлен полный набор экологических групп (табл. 2), часть их пришлось объединить и наряду с эв-

ритопами и мезофитами рассматривать засухоустойчивые (мезоксерофиты+ксеромезофиты) и влаголюбивые (гигромезофиты+мезогигрофиты+гигрофиты) растения.

Таблица 2

Экологические спектры травяно-кустарничкового яруса

Сообщество	Экологические группы, %						
	1	2	3	4	5	6	7
Профиль I							
Тундра	14,7	8,8	23,5	32,4	5,9	14,7	0
Редколесье	14,5	0	16,4	29,1	18,2	18,2	3,6
Лес	8,5	0	17,0	44,7	12,8	14,9	2,1
Профиль II							
Тундра	13,9	13,9	30,5	27,8	5,6	8,3	0
Редколесье	13,5	8,2	24,3	35,1	5,4	13,5	0
Лес	8,6	0	8,6	42,9	17,0	20,0	2,9
Профиль III							
Тундра	15,8	10,5	26,3	31,6	5,3	10,5	0
Редколесье	17,6	0	35,3	35,3	0	11,8	0
Лес	11,2	0	19,4	52,8	8,3	8,3	0

Примечание: 1 – эвритопы, 2 – мезоксерофиты, 3 – ксеромезофиты, 4 – мезофиты, 5 – гигромезофиты, 6 – мезогигрофиты, 7 – гигрофиты

Анализ показал, что доля мезофитов ( $F=15,2$ ,  $p<0,01$ ) и эвритопов ( $F=6,9$ ,  $p<0,05$ ) в составе травяно-кустарничкового яруса связана с тем, к какому типу растительности относится сообщество.

щество. Наивысшая доля мезофитов — в лесных сообществах, причем на южном склоне эта группа включает более половины видового состава травяно-кустарничкового яруса. Даже на пределе распространения леса сохраняют свой характерный признак («Леса — ... преимущественно мезофильная растительность» — Быков, 1967: 78). Виды растений с широкой экологической амплитудой — эвритопы — в тундре и редколесье, где выражена пестротность среды и растительного покрова, представлены примерно одинаковыми и довольно большими долями. В лесных сообществах доля эвритопов меньше. В целом доля мезофитов на 84%, а доля эвритопов на 70% обусловлена принадлежностью сообщества к определенному типу растительности. Напротив, доля как влаголюбивых, так и засухоустойчивых видов подобной зависимости не проявляет (значения  $F$  меньше табличных) и связана, таким образом, не с типологией (и определяемой ею структурой) сообщества. Такие виды всего лишь индицируют отклонения режима влажности экотопа от «средних» условий.

Мезофиты — не только преобладающая экологическая группа, но и единственная, на всех участках дифференцированная на 4 географических группы. Однако закономерный характер такая дифференциация имеет только в лесных сообществах ( $F=7,8$ ,  $p<0,01$ ), где сама группа на 74% определяет величину доли входящих в ее состав видов. Среди мезофитов в лесу преобладают бореальные (на северо-восточном склоне — совместно с гипоарктическими), в тундре — арктоальпийские при высокой доле арктических (на южном склоне — гипоарктические), в редколесье — арктоальпийские и арктические на восточном и северо-восточном склонах, арктические и гипоарктические — на южном склоне.

Сравнение рядов фактической и теоретически ожидаемой представленности (%) мезофитов из разных географических групп показало наличие корреляции между рядами в тундре ( $r_s=0,633$ ,  $p<0,05$ ) и в лесу ( $r_s=0,909$ ,  $p<0,01$ ) и отсутствие ее в редколесье ( $r_s=-0,021$ ). Так как рассматривались снивелированные по требованиям к режиму увлажнения (одна экологическая группа — мезофиты) наборы видов, произрастающих на склонах разной экспозиции, причину соответствия и несоответствия

фактических частот теоретическим следует искать в структуре сообществ.

Так, в тундре и в лесу ценотическая обстановка может считаться более определенной по сравнению с редколесьем. Как известно, самые мощные эдификаторы — деревья (образуемый ими ярус). В тундре эдификаторное воздействие древостоя безусловно отсутствует, и так же безусловно его наличие в лесу. В редколесье, где среднее расстояние между деревьями колеблется от 7–10 до 20–30 м (Шиятов и др., 2006), а радиус фитогенного поля лиственницы составляет 4–5 м (Демьянов, Суйтсо, 1984), эдификаторная роль древесного яруса проявляется не на всей площади сообщества. Ценотическая обстановка в редколесье то приближается к характерной для леса, то остается почти такой же, как в тундре. Соответственно этому варьирует и соотношение географических групп видов, тяготеющих к более холодным или относительно более теплым микроэкотопам. Если на склонах восточной и северо-восточной экспозиции первые (арктические и арктоальпийские) явно преобладают, то на склоне южной экспозиции доли менее и более теплолюбивых видов уравновешены.

Если рассматривать распределение по экологическим группам более теплолюбивых (гипоарктические и бореальные) видов, можно заметить, что при переходе от редколесья к лесу увеличивается фиксированность соотношения между экологическими группами. Об этом свидетельствует связь между фактическими и ожидаемыми рядами частот — по тесноте средняя ( $r_s=0,632$ ,  $p=0,01$ ;  $r_s=0,557$ ,  $p<0,05$ ) в редколесье и сильная ( $r_s=0,765$ ,  $p<0,01$ ;  $r_s=0,773$ ,  $p<0,01$ ) в лесу.

Только арктоальпийские виды представлены полным набором экологических групп почти на всех пробных площадях (табл. 3–5). Велика доля эвритопов, а на восточном и северо-восточном склоне — также ксеромезофитов и мезофитов. Фактические и теоретически ожидаемые экологические спектры арктоальпийской группы видов скоррелированы и в тундре ( $r_s=0,649$ ,  $p<0,01$ ), и в редколесье ( $r_s=0,718$ ,  $p<0,01$ ), и в лесу ( $r_s=0,646$ ,  $p<0,05$ ). Это может рассматриваться как свидетельство хорошей приспособленности видов арктоальпийской группы к существованию во всех трех типах растительности.

Частоты (%) совмещения экологических и географических групп видов (тундра)

Экологические группы	Номер профиля	Географические группы			
		Арктическая	Арктоальпийская	Гипоарктическая	Бореальная
Эвритопы	I	0 (3)	12 (8)	3	0
	II	0	11 (8)	3	0
	III	0	10 (6)	5 (6)	0
Мезоксерофиты	I	0	6 (5)	3	0
	II	3	8 (8)	3	0
	III	5	5	0	0
Ксеромезофиты	I	3 (4)	12 (13)	3 (4)	6 (3)
	II	0 (3)	17 (18)	6 (4)	8 (5)
	III	0	5 (11)	16 (10)	5
Мезофиты	I	12 (6)	15 (18)	3 (5)	3 (4)
	II	8 (3)	14 (16)	3 (4)	3 (5)
	III	5	5 (10)	16 (11)	5 (5)
Гигромезофиты	I	0	6 (3)	0	0
	II	0	6 (3)	0	0
	III	0	5	0	0
Мезогигрофиты	I	3 (3)	6 (8)	3	3
	II	0	3 (5)	0	6
	III	0	5	0	5

Примечание. Здесь и в таблицах 4 и 5 в скобках указаны теоретически ожидаемые частоты (расчетные величины, соответствующие менее чем одному виду, не приводятся).

Частоты (%) совмещения экологических и географических групп видов (редколесье)

Экологические группы	Номер профиля	Географические группы			
		Арктическая	Арктоальпийская	Гипоарктическая	Бореальная
Эвритопы	I	2 (2)	7 (6)	5 (4)	0 (2)
	II	0	11 (7)	3 (3)	0
	III	0	12	6 (6)	0
Мезоксерофиты	II	0	5 (4)	3	0
Ксеромезофиты	I	0 (2)	5 (6)	5 (4)	5 (3)
	II	0 (3)	8 (12)	8 (5)	8 (4)
	III	0	12 (10)	18 (6)	6 (9)
Мезофиты	I	9 (4)	9 (11)	5 (7)	5 (5)
	II	11 (4)	16 (18)	5 (8)	3 (6)
	III	12 (4)	6 (10)	12 (6)	6 (9)
Гигромезофиты	I	4 (3)	9 (8)	2 (5)	4 (4)
	II	0	5 (3)	0	0
Мезогигрофиты	I	2 (3)	7 (7)	5 (5)	4 (3)
	II	0	5 (6)	3 (3)	5
	III	0	0	0	12
Гигрофиты	I	0	2 (2)	2	0

Принятое подразделение видов сосудистых растений на экологические группы (Секретарева, 2004) основано на отношении растений к режиму влажности экотопа. Ранее в качестве гидроиндикаторов на этих же профилях мы

использовали мхи (Пешкова, Андреяшкина, 2006) и сейчас можем сравнить результаты. Сначала в пределах каждого профиля (разные сообщества), а затем по однотипным сообществам разных профилей проведены попарные

Частоты (%) совмещения экологических географических групп видов (лес)

Экологические группы	Номер профиля	Географические группы			
		Арктическая	Арктоальпийская	Гипоарктическая	Бореальная
Эвритопы	I	0	4 (2)	4 (2)	0 (3)
	II	0	6	3 (3)	0 (3)
	III	0	3	8 (4)	0 (4)
Ксеромезофиты	I	0	2 (4)	6 (5)	8 (6)
	II	0	0	3 (3)	6 (3)
	III	0	3 (4)	8 (7)	8 (7)
Мезофиты	I	8 (4)	8 (11)	11 (13)	17 (16)
	II	9 (5)	9 (11)	14 (12)	11 (15)
	III	6 (3)	11 (12)	14 (19)	22 (19)
Гигромезофиты	I	0	6 (3)	2 (4)	4 (4)
	II	0	6 (5)	6 (5)	3 (6)
	III	0	6	3 (3)	0 (3)
Мезогигрофиты	I	0	4 (3)	3 (4)	6 (5)
	II	0	6 (5)	2 (6)	11 (6)
	III	0	0	0	6
Гигрофиты	I	0	0	2	0
	II	0	0	0	3

сопоставления экологических спектров видов, образующих травяно-кустарничковый ярус. На восточном и южном склонах ряды оказались в сильной степени скоррелированными (табл. 6), что указывает на отсутствие резких различий в режиме увлажнения на разных отрезках высотного профиля. Бриоиндикация позволила выявить определенные нюансы и может считаться более точной. Визуальная оценка режима влажности экотопов северо-восточного склона (периодически сухие в верхней и средней части, обильно увлажненные в нижней – Андрешкина, 2005), как и данная на основе бриоиндикации (резкие и существенные изменения – Пешкова, Андрешкина, 2006) подтвердилась при сравнении экологических спектров видов травяно-кустарничкового яруса. На сходный режим увлажнения в тундре и редколесье указывает скоррелированность экологических спектров, тогда как отсутствие корреляции между рядами «тундра–лес» и «редколесье–лес» – показатель различий влажности экотопов, занятых этими сообществами.

При сопоставлении экологических спектров видов травяно-кустарничкового яруса однопольных сообществ на разных профилях снова выделился северо-восточный склон. По соотношению экологических групп в редколесье он отличается от восточного склона, а по со-

отношению экологических групп в лесу – от южного (табл. 7). Отмечается сильная скоррелированность экологических спектров всех тундровых сообществ – несмотря на то, что флористически наиболее близки между собой тундры восточного и северо-восточного склонов (Андрешкина, 2005), а тундра на южном склоне отличается от них крайней бедностью видового состава (см. табл. 1). Малое число видов на южном склоне можно объяснить тем, что он сложен практически чистой породой габбро. Тем не менее, флористическое богатство травяно-кустарничкового яруса произрастающего в нижней части южного склона елово-лиственничного леса выходит на уровень, характерный для лесов на склонах других экспозиций. Это результат средообразующего влияния древесного яруса, выразившегося в одном случае в обогащении (южный склон), а в другом – в обеднении (восточный склон) видового состава травяно-кустарничкового яруса при переходе от редколесья к лесу. Только на склоне северо-восточной экспозиции флористическое богатство этого яруса остается неизменным на разных высотных уровнях – однако перестройка видового состава (замена одних видов другими в ряду тундра – редколесье – лес) приводит к заметным изменениям экологических спектров.

Таблица 6  
Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена ( $r_s$ )  
между экологическими спектрами разных сообществ  
внутри профиля

Номер профиля	Сравниваемые сообщества		
	тундра— редколесье	тундра—лес	редколесье—лес
I	0,781*	0,795*	0,884*
II	0,884*	0,188	0,580
III	0,929**	0,884*	0,938**

Примечание. Здесь и в таблице 7: \* –  $p < 0.05$ , \*\* –  $p < 0.01$ .

Таблица 7  
Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена ( $r_s$ )  
между экологическими спектрами  
однотипных сообществ

Сообщество	Сравниваемые профили		
	I—II	I—III	II—III
Тундра	0,884*	0,991**	0,920**
Редколесье	0,562	0,754*	0,946**
Лес	1,000**	0,848*	0,688

Сходство всех экологических спектров травяно-кустарничкового яруса (сильная корреляция между рядами при всех попарных сравнениях – см. табл. 7) проявилось только в тундровых сообществах. При этом общих видов кустарничков и травянистых растений в их составе на склонах трех разных экспозиций совсем немного: *Andromeda polifolia*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Festuca ovina*, *Carex arctisibirica*, *Bistorta major*, *Saussurea alpina*. Попарные сравнения тундровых сообществ выявляют большее число общих видов, что отражается в величине коэффициента Серенсена ( $K_c$ ). При сравнении восточного склона с северо-восточным  $K_c=68\%$  и с южным  $K_c=41\%$ , северо-восточного с южным  $K_c=43\%$ .

В составе травяно-кустарничкового яруса всех трех участков редколесий общих видов также немного: *Andromeda polifolia*, *Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Festuca ovina*, *Carex arctisibirica*, *Bistorta major*, *B. vivipara*. Несмотря на низкое флористическое сходство травяно-кустарничкового яруса редколесья южного склона с редколесьем восточного ( $K_c=36\%$ ) и северо-восточного ( $K_c=45\%$ ) склонов, соответствующие экологические спектры в сильной степени скоррелированы

(см. табл. 7). При несколько более высоком ( $K_c=52\%$ ) сходстве (восточный и северо-восточный склоны), напротив, экологические спектры оказались нескоррелированными.

Общих для травяно-кустарничкового яруса всех трех лесных сообществ видов значительно больше: *Pyrola minor*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Anthoxanthum alpinum*, *Festuca ovina*, *Poa alpigena*, *Carex globularis*, *Bistorta major*, *B. vivipara*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium albiflorum*, *Pachypleurum alpinum*, *Sanguisorba polygama*, *Saussurea alpina*, *Solidago lapponica*, *Valeriana capitata*, *Veratrum misae*. Сходство флористического состава травяно-кустарничкового яруса лесного сообщества восточного склона с сообществами северо-восточного ( $K_c=63\%$ ) и южного ( $K_c=72\%$ ) склонов достигает уровня, позволяющего (Макаревич, 1971) сделать вывод о почти полной флористической идентичности. Однако, сходство флористического состава травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ северо-восточного и южного склонов ниже этого уровня ( $K_c=51\%$ ), причем и корреляция между экологическими спектрами отсутствует (см. табл. 7).

Для анализа связи между плотностью древесного яруса (древостой, подрост) и составом (экологические и географические группы) травяно-кустарничкового яруса были использованы данные по профилю I. Плотность древесного яруса, взятая из публикации (Шиятов и др., 2006), сопоставлялась, с одной стороны, с долями мезофильных, влаголюбивых и засухоустойчивых видов, а с другой – с долями относительно более и менее теплолюбивых видов в составе травяно-кустарничкового яруса. Установлена положительная связь между плотностью взрослого древостоя и долями мезофильных ( $r_s=0,620$ ,  $p < 0,05$ ) и относительно теплолюбивых ( $r_s=0,654$ ,  $p < 0,05$ ) видов. Напротив, плотность древостоя ниже там, где в составе травяно-кустарничкового яруса выше доля засухоустойчивых ( $r_s=-0,584$ ,  $p < 0,05$ ) и морозоустойчивых ( $r_s=-0,736$ ,  $p < 0,01$ ) видов.

Таким образом, состав травяно-кустарничкового яруса указывает на средние по увлажнению и достаточно теплые экотопы как оптимальные для лиственницы. Однако на стадии подроста эти требования еще не выражены (все значения  $r_s$  недостоверны). Более того, отсутствует связь между плотностями подроста

и взрослого древостоя ( $r_s=0,140$ ), а одним из факторов, вызывающих гибель 15–20-летнего подростка, является большая мощность и позднее таяние снежного покрова (Шиятов и др., 2006). Поэтому, сравнивая перспективы облесения разных тундровых участков, приходится соизмерять соответствие условий экотопа требованиям взрослых деревьев, делая поправку на мощность снежного покрова и пригодность субстрата (не слишком большая доля площади, приходящейся на каменные россыпи) для существования всходов и подростка.

При условии, что и субстрат, и мощность снежного покрова не препятствуют начальным стадиям процесса облесения, как преимущественные могут быть оценены перспективы того участка, на котором выше доля гипоарктических и бореальных видов кустарничков и трав, а также мезофильных (независимо от географической принадлежности) растений. Видов, сочетающих мезофильность с относительной теплолюбивостью, в составе обследованных сообществ немного: *Vaccinium uliginosum*, *Anthoxanthum alpinum*, *Festuca richardsonii*, *Luzula frigida*, *Cerastium beeringianum*, *Ranunculus borealis*, *Pedicularis labradorica*, *Equisetum arvense*, *Lycopodium dubium* (гипоарктические мезофиты), *Allium schoenoprasum*, *Bistorta major*, *Pyrola minor*, *Linnaea borealis* (бореальные мезофиты). Число их в 17 выделах профиля на восточном склоне варьирует от 3 до 10 (10–21% от полного видового состава), что для индикационных

целей явно недостаточно. Поэтому и необходимо учитывать долю всех мезофильных и всех относительно теплолюбивых видов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Скоррелированность экологических спектров при высокой степени флористической общности (тундровые сообщества восточного и северо-восточного склонов; лес восточного–северо-восточного, восточного–южного склонов) закономерна и понятна. Однако скоррелированность экологических спектров иногда проявляется и при низкой степени флористической общности. Дело в том, что принадлежность вида к определенной экологической группе в данных климатических условиях детерминирована, а состав экологической группы может варьировать за счет замены одних экологически равноценных видов другими. Таким образом, соотношение экологических групп – индикатор более широкого масштаба, чем собственно флористическая общность. Если конкретный вид представляет одну определенную экологическую группу, то видовой состав в ее пределах по своей таксономической принадлежности может сильно различаться, но при этом точно отражать сходство экотопических условий по режиму влажности. Что касается индикации термического режима, то сравнение совокупной доли гипоарктических и бореальных видов позволяет выделять относительно более и менее теплообеспеченные участки.

## ЛИТЕРАТУРА

- Андреяшкина Н.И.** 2005. Структура растительного покрова на верхней границе распространения лиственницы сибирской (Полярный Урал) // Научный вестник. Вып. 1 (32). Салехард: 81–87.
- Быков Б.А.** 1967. Геоботаническая терминология. Алма-Ата: Наука КазССР: 1–167.
- Демьянов В.А., Суйтсо А.О.** 1984. Количественная оценка влияния *Larix gmelinii* (Pinaceae) на строение растительного покрова в Путоране (север Средне-Сибирского плоскогорья // Бот. журн., т. 69, № 2: 222–229.
- Доспехов Б.А.** 1968. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: 1–336.
- Макаревич В.Н.** 1971. Применение метода Чекановского при первичной обработке геоботанических описаний // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука: 125–140.
- Меркурьева Е.К.** 1970. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. М.: Колос: 1–424.
- Пешикова Н.В., Андреяшкина Н.И.** 2006. Индикационный аспект географического анализа флористического состава растительных сообществ на склонах разной экспозиции (Полярный Урал) // Экология, № 2: 116–121.
- Ребристая О.В.** 1977. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука: 1–334.
- Рокицкий П.Ф.** 1967. Биологическая статистика. Минск: Вышэйшая школа: 1–328.
- Секретарева Н.А.** 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: 1–128.
- Шиятов С.Г., Мазена В.С., Андреяшкина Н.И.** 2006. Состав и структура тундровых и лесотундровых сообществ на восточном макросклоне Полярного Урала (район г. Черной // Научный вестник. Вып. № 6 (1) (43). Салехард: 43–58.

## ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ГАРЯХ В ЗОНЕ ЛЕСОТУНДРЫ

*Л.М. Морозова<sup>1)</sup>, С.Н. Эктова<sup>1)</sup>, Н.Ю. Рябицева<sup>2)</sup>*

*<sup>1)</sup> Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук, Ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: morozova@ipae.uran.ru, ektova@ipae.uran.ru*

*<sup>2)</sup> Экологический научно исследовательский стационар Института экологии растений и животных УрО РАН, ЯНАО, г. Лабитнанги, ул. Зеленая Горка, д. 21, 629400. E-mail: ecostation@ibt.salekhard.ru*

Пожары уничтожают растительный покров и плодородный слой почвы вместе с микро-фаунистическим комплексом, что означает полное разрушение экосистемы. Свежие гари представляют собой безжизненные (на большей части выгоревшей площади) территории и выпадают из биологического круговорота на несколько лет. Восстановление растительного покрова на горях происходит постепенно, раньше всех появляются сосудистые растения и мхи, лишайники отрастают значительно позже, а мохово-лишайниковый покров формируется десятилетиями.

Пожары являются важнейшим фактором сокращения пастбищной территории и кормовой базы оленеводства в Приуральском районе ЯНАО. В связи с этим проведение исследований восстановления почвенно-растительного покрова на горях актуально как с научной, так и с хозяйственной точки зрения и необходимо для контроля естественного возобновления природных экосистем и кормовых ресурсов, прогноза восстановления ресурсного потенциала выгоревших предгорных и равнинных оленьих пастбищ. С этой целью в зоне лесотундры (окрестности п. Харп и г. Лабитнанги) исследованы разновозрастные гари и их исходные сообщества.

Исследования проведены при финансовой поддержке Департамента по развитию агропромышленного комплекса Ямало-Ненецкого автономного округа в 2004-2005 гг. в рамках программы «Восстановление выбитых и выгоревших пастбищ», а также программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами», «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

Авторы признательны А.П. Дьяченко за определение гербария мхов и Н.И. Андреяшкиной за помощь в коммерческой обработке материала.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом изучения являются тундровая растительность и живой напочвенный покров лесов предгорий Полярного Урала до пожара и нарушенные пожаром. Наиболее длинный возрастной ряд гарей удалось изучить для лесной растительности: 5, 20 и 40 лет.

Почвенно-растительный покров представляет собой зону биологической активности, где все компоненты функционально связаны между собой, обуславливают стабильное существование образуемой ими природной системы в пространстве и времени, обеспечивая ее воспроизводство. Вследствие суровых климатических условий, зона биологической активности (толщина почвенно-растительного покрова) в северных регионах сильно сокращена. Она «располагается на поверхности толщи вечномерзлых пород в виде маломощного биогенно-аккумулятивного слоя, основу которого составляют мхи и лишайники, нарастающие сверху от органо-аккумулятивного слоя почвы и образующие подушку, в которой располагаются корневые системы сосудистых растений». «Трофическая цепь замыкается по существу в рамках маломощного мохово-торфянистого слоя» (Арчегова, 2000, стр. 42–43).

При исследовании восстановления растительного покрова на горях мы уделили внимание восстановлению лишайниково-мохово-торфянистого слоя, ответственного за скорость деструкционных и почвообразующих процессов в растительных сообществах тундры и

лесотундры, включающего лишайниково-моховой ярус (высоту живой и мертвой частей) и органо-аккумулятивный (торфянистый) горизонт почвы.

Исследования проведены общепринятыми геоботаническими методами, основанными на геоботаническом описании и экологическом профилировании (Полевая геоботаника, 1964; Программа и методика биогеоценологических исследований, 1974).

Для каждого геоботанического описания выбирали пробную площадь 10х10 м в тундрах и 20х20 м – в лесу. При выполнении описаний отмечали географическое положение, подробно характеризовали местообитания, абсолютную высоту, ориентацию и крутизну склона, учитывали окружающую растительность. На пробных площадях оценивали общее проективное покрытие растительности, покрытие сосудистых, мхов и лишайников, выявляли их видовой состав. На учетных площадках 25х25 см определяли видовой состав лишайников, встречаемость, покрытие, количество слоевищ, их жизненное состояние, размер. На каждой пробной площади делали замеры толщины лишайниково-мохово-торфянистого слоя (высоты живой и отмершей частей лишайниково-мохового яруса и органогенного горизонта почвы). В тексте приведены средние показатели.

Запас надземной фитомассы определен методом укосов. Отбор образцов проведен на учетных площадках размером 25х25 см в 5–10-кратной повторности. Травянистые растения и кустарнички срезали на уровне границы зеленой и бурой частей мхов. Лишайниково-моховую дернину вырезали ножом, при отсутствии последней (на выгоревших участках) остатки мхов и лишайников собирали в пакеты. В камеральных условиях пробы разбирали по фракциям (злаки, осоковые, разнотравье, кустарнички и лишайники – по видам, мхи). Материал был высушен до воздушно-сухого состояния и взвешен с точностью до одного знака после запятой.

Данные обработаны статистически в программе *Excel*, в тексте приведены в г/м<sup>2</sup> и в т/га. Ошибка среднего значения для общего запаса фитомассы не превысила 17%, но для отдельных компонентов варьировала значительно.

Терминология при анализе структуры надземной фитомассы используется в соответс-

твии с рекомендациями Г.Б. Гортинского и др. (1973). Синузией лишайников (мхов) мы называем совокупность лишайников (мхов), объединенную общностью местообитания, комплекса экологических условий и фитоценологического статуса (Магомедова, 2006).

Для датировки гарей использовали материалы опросов старожилов, а также дендрохронологические данные. Последние получены подсчетом годичных колец деревьев, растущих на гари. Годичные кольца подсчитывали на кернах, взятых специальным буром, в некоторых случаях – на спилах.

Названия видов сосудистых растений, мхов и лишайников приводится в соответствии с флористической сводкой, приведенной в монографии «Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала» (2006).

### 1. Тундровые гары

Исходная растительность – тундра багульниково-ерниковая кустарничково-лишайниковая с единичными лиственницами. Местонахождение: 189 км железной дороги Сейда–Лабытнанги, слева от дороги (66°41'814" N, 66°20'911" E).

Местоположение: выровненный пологий склон южной экспозиции, 97 м над уровнем моря. Почва тундровая, оторфованная на 7–8 см.

Рельеф бугристый, бугры высотой до 20–30 см, диаметром до 1,5 м, сформированные зелеными и сфагновыми мхами, занимают до 25% площади. Глубина залегания мерзлоты между буграми 25–30 см от поверхности мохово-лишайникового покрова.

Общее проективное покрытие (ОПП) растительности 100%. Лиственницы (*Larix sibirica*) отстоят друг от друга на 50–200 м. Преобладает подрост высотой 3–5 м.

Ерник (*Betula nana*) высотой 20–30 см формирует разреженный ярус с покрытием 20–25%, значительна примесь багульника болотного (*Ledum palustris*) высотой 20 см и кустарниковых ив (*Salix glauca*, *S. pulchra*). Редко встречаются единичные кустики шиповника иглистого (*Rosa acicularis*).

Покрытие травяно-кустарничкового яруса 50%. Высота трав 15 см, кустарничков – 8–10 см. Ярус формируют: сор<sub>1</sub> – голубика (*Vaccinium uliginosum*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), водяника гермафродитная (*Empetrum hermaphroditum*), осока арктическо-

ская (*Carex arctisibirica*), sp, sol – морошка (*Rubus chamaemorus*), пушица многоколосковая (*Eriophorum polystachion*), ситник (*Juncus castaneus*), мытник лабрадорский (*Pedicularis labradorica*), мятлик альпигенный (*Poa alpigena*), крестовник болотный (*Tephroseris palustris*) и др. Видовой состав сосудистых растений приведен в таблице 1.

Плотный мохово-лишайниковый покров (покрытие 100%) формируют лишайники (табл. 2): сор<sub>2</sub> – *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cetraria islandica*; sp-сор<sub>1</sub> – *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria laevigata*, *Cladonia amaurocraea*; sol – представители рода *Peltigera* (*P. aphthosa*, *P. leucophlebia*, *P. rufescens*) и др.. Лишайники на разных участках создают покрытие от 40 до 95%, часто селятся на мхах. Высота живого слоя лишайников 7–8 см, мертвого – 3–4 см, общая высота – 10–12 см. Покрытие мхов на отдельных участках варьирует от 1 до 60%, наиболее обильны *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum strictum* и др. Видовой состав мхов представлен в таблице 3. Всего на пробной площади выявлено 19 видов мохообразных.

Общая толщина лишайниково-мохово-торфянистого слоя между бугров (до минерального грунта) составляет 18–20 см.

Запас надземной фитомассы на исследованном участке 1311,5 г/м<sup>2</sup> (13,12 т/га). Лишайники формируют 77% надземной фитомассы (табл. 4), из них 61% приходится на живую часть (биомассу). Наибольшую массу образуют *Cladina rangiferina* (28,4%) и *C. arbuscula* (21%). Доли прочих видов составляют от 7 до 0,2%.

Запас кустарничков в общей фитомассе составляет 5%, злаков – 2%, живой части мхов – 16% (табл.4).

#### **Пятилетняя гарь**

Характеризуемая тундра частично сгорела в 2000 г., гарь расположена в 300–400 м на запад от контрольного участка, слева от железной дороги Сейда–Лабытнанги, на 188 км.

Осоково-вейниково-политриховая растительность сформировалась на гарь багульниково-ерниковой кустарничково-лишайниковой тундры спустя 5 лет.

Поверхность гарь очень неоднородная, поскольку растительный покров выгорел неравномерно. Сохранилась исходная бугристость – обильны бугры, покрытые зелеными

и сфагновыми мхами, выгоревшие в разной степени. Большинство бугров обгорело только сверху, реже встречаются бугры, выгоревшие снизу. По понижениям сохранились «островки» исходной растительности, не тронутые огнем. Но большую часть площади занимают выровненные участки, выгоревшие до минерального грунта, среди них часто встречаются территории покрытые тонким слоем отмерших мхов и лишайников.

Гарь сильно захламлена валежником, остатками сгоревших лиственниц, кустов ерника и ив. Встречаются живые обгоревшие лиственницы и сухостой. Повсюду торчат обгоревшие ветви и корни ерника, багульника и ивы. Часто встречаются ветви ивы с молодыми побегами. Ерник и багульник отрастают менее активно.

Общее проективное покрытие растительности на выгоревших до минерального грунта участках 80%. Обильны всходы лиственницы высотой 5–7 см.

Число видов кустарников на гарь осталось прежним (5), видовой состав также не изменился (табл. 1), но ярус кустарников отсутствует.

Ярус трав формирует покрытие 70%. Его слагают (сор<sub>1</sub>) вейник лапландский (*Calamagrostis lapponicum*) и осока шаровидная (*Carex globularis*). Менее обильны (sp) вейник пурпуровый (*Calamagrostis purpurea*), иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), пушица Шейхцера (*Eriophorum scheuchzeri*), ожика мелкоцветная (*Luzula parviflora*); sol – пушица многоколосковая (*Eriophorum polystachion*), крестовник (*Tephroseris congestum*), зубровка (*Hierochloa odorata*), горец большой (*Bistorta major*). Кустарнички единичны: подбел многолистный (*Andromeda polifolia*), толокнянка альпийская (*Arctous alpina*), голубика, брусника (табл. 1).

По выгоревшим моховым буграм обильно представлены вейник лапландский, осока шаровидная, голубика и брусника.

На не сгоревших буграх сфагнов (*Sphagnum girgensonii*) пятнами сохранилась морошково-багульниково-сфагновая растительность, местами с лишайниками. Видовой состав и структура растительности этих пятен аналогичны исходной.

Видовое разнообразие трав и кустарничков на гарь почти в 2 раза выше по сравнению с исходной тундрой: 27 и 14 видов соответственно

(табл. 1). На гари выявлено 15 видов, отсутствующих в исходной тундре до пожара, и не найдено только 2 вида из произрастающих до пожара. Общее для исходной тундры и пятилетней гари число видов травяно-кустарничкового яруса равно 7, коэффициент флористического сходства Жаккара составляет 29%, что свидетельствует о значительном изменении видового состава трав и кустарничков после пожара. С учетом видов кустарников и листовницы коэффициент общего флористического сходства сосудистых растений 5-летней гари и исходной тундры увеличивается до 46%.

Наибольшее покрытие (до 80%) создают мхи. Спорадически обильны виды родов *Dicranum*, *Pohlia* и *Polytrichum* (*Polytrichum juniperinum*, *P. strictum*, *P. commune*), *Aulacomnium turgidum*. Политриховые и дикрановые мхи разрастаются, преимущественно, на месте полностью выгоревшего растительного покрова (по минеральному грунту). Из пионерных видов наиболее обильны *Ceratodon purpureus*. По влажному минеральному грунту единично встречается *Marschancitia polymorfa* (табл. 3). Восстановление сфагновых мхов происходит через разрастание не сгоревших сфагновых бугров – ковер сфагнов «стекает» с бугров и «расплывается» по прилегающим участкам.

На 2-х пробных площадях гари выявлено 17 видов мохообразных. Коэффициент флористического сходства Жаккара синузид мхов в исходной тундре и на 5-ти летней гари составляет 44%.

Лишайниковый покров выгорел также неравномерно. Очень редко встречаются маленькие куртинки живых кустистых лишайников исходной тундры. Есть небольшие пятна (50x100 см), где лишайники не сгорели, но были частично повреждены огнем и отмерли. Изредка наблюдается отрастание молодых талломов на частично сохранившихся слоевищах (*Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cetraria islandica*, *Cladonia macroceras*, *C. uncialis*). Более активно отрастание кустистых лишайников от отмерших происходит на минеральном грунте. Высота молодых слоевищ менее 1 см, площадь таких участков ничтожна.

На обгоревших буграх по живым и мертвым мхам разрослись (обилие sp, спорадически – сор.) *Peltigera didactyla*, *P. scabrosa*. Это наиболее активно разрастающиеся виды ли-

шайников. На всей территории гари формируются латки бокальчатых кладоний (*Cladonia fimbriata*, *C. coccifera*, *C. digitata* и проч.), на оголившемся минеральном грунте встречаются накипные лишайники (*Trapeliopsis granulosa*, *Lecanora epibryon*) (табл. 2). По краю гари с обилием sol-sp встречается пепельник (*Stereocaulon paschale*), единично начинают отрастать *Flavocetraria nivalis*, *Cladina arbuscula*.

На одной пробной площади (100 м<sup>2</sup>) пятилетней гари выявляется от 18 до 27 видов лишайников, всего выявлено 33 вида. Коэффициент видового сходства Жаккара синузид лишайников исходной тундры и гари составляет только 47%. Общих видов лишайников в исходной тундре и на выгоревшем участке 18. В результате пожара исчезли виды, характеризующиеся в исходном сообществе низким обилием. Только на гари встречаются 14 видов, среди которых наиболее активны шиловидные и кубковидные кладонии, пелтигеры, характерные для нарушенных пожаром местообитаний (табл. 2).

Лишайниково-мохово-торфянистый слой на невыгоревших буграх состоит из несгоревших живых и отмерших мхов, его толщина остается на уровне исходного сообщества. Оторфованный горизонт почвы достигает 10 см.

На выгоревших участках, покрытых отмершими мхами и лишайниками, толщина лишайниково-мохово-торфянистого слоя равна 1-2 см, он состоит только из отмершей после пожара растительной массы. Крайне редко встречаются зачатки формирования молодых подцелиев лишайников в виде отрастания отмерших слоевищ.

На участках минерального грунта, на которых лишайниково-мохово-торфянистый слой полностью был уничтожен пожаром, за 5 лет признаки его восстановления не появились.

Вследствие уничтожения исходной растительности произошло понижение уровня многолетнемерзлых пород. Уровень мерзлоты на выгоревших буграх понизился до 45 см, на участках минерального грунта, лишенного лишайниково-мохово-торфянистого слоя, мерзлоты нет и на глубине 50 см.

Запас надземной фитомассы. Вследствие пожара значительные изменения произошли в продукционном процессе растительного покрова. Существенно снизился запас надземной фитомассы, кардинально изменилась ее структура.

Фитоценотическая характеристика и видовой состав кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов исходных сообществ и разновозрастных гарей в лесотундре

Фитоценотические показатели и виды растений	Тундра		Леса			
	Багульниково-ерниковая кустарничково-мохово-лишайниковая тундра (исходная)	Гарь 5 лет: осоково-вейниково-политриховая	Березово-лиственничный ерниковый кустарничково-лишайниково-моховый лес (исходный)	Гарь 5 лет: травяно-кустарничково-политриховая	Гарь 20 лет: лиственнично-березовый травяно-моховой с лишайниками молодой лес	Гарь 40 лет: лиственнично-березовый кустарничково-лишайниково-моховой лес
ОПП, %	100	70–80	100	70–80	100	100
Покрытие сосудистых, %	50	40–60	50–70	40–70	60–70	70
Покрытие мхов, %	30	50–70	80	20–70	95	80
Покрытие лишайников, %	80	0–1(3)	30–40	<1	15–20	40
Высота кустарников, см	20–30		50–60	15	30–40	50–60
Высота трав, см	15–30	15–70	15–60	20–70	20–60	15–40
Высота кустарничков, см	-	3–20	20–30	3–15	4–15	5–20
<b>Виды сосудистых растений</b>	<b>Обилие по шкале Друдэ</b>					
<i>Andromeda polifolia</i>	-	Sol	-	-	-	-
<i>Antennaria dioica</i>	-	-	-	-	-	Sol
<i>Arctous alpina</i>	-	Sol	Sol	Sol	-	Sp
<i>Betula nana</i>	Cop <sub>1</sub>	Sol	Cop <sub>1,2</sub>	Sol	Sp	Sp-Cop <sub>1,2</sub>
<i>Bistorta major</i>	-	Sol	Sol	-	Sol	Sp
<i>Calamagrostis lapponica</i>	-	Cop <sub>1,2</sub>	Sp	Sol-Cop <sub>1,2</sub>	Sp-Cop <sub>1</sub>	Sol
<i>C. purpurea</i>	-	Sp-sol	-	-	-	-
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	-	Sp (Cop <sub>1</sub> )	Sol	Sp-Cop <sub>1</sub>	Sol-sp	Sol
<i>Carex arctisibirica</i>	Cop <sub>1</sub>	-	-	-	-	-
<i>C. globularis</i>	-	Sp-Cop <sub>1,2</sub>	-	Sol-Cop <sub>1,2</sub>	Sol-sp	-
<i>C. cinerea</i>	-	Sol	-	-	-	-
<i>Deschampsia cespitosa</i>	-	-	-	-	Sol	-
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	Sp-Cop <sub>1</sub>	-	Sol	Sol	Sol	Cop <sub>2</sub>
<i>Eriophorum brachyantherum</i>	-	Sp-cop <sub>1,2</sub>	-	-	-	-
<i>E. polystachion</i>	Sol-sp(Cop <sub>1</sub> )	Sol	-	-	sol	-
<i>E. scheuchzeri</i>	Sp	Sp-cop <sub>1,2</sub>	-	-	-	-
<i>E. vaginatum</i>	-	-	-	-	Sol-sp	-
<i>Festuca ovina</i>	-	-	Sp	Sol-Sp	Sp	Sol-sp
<i>F. rubra</i>	-	-	-	-	Sp	Sol
<i>Equisetum arvense</i>	-	-	-	-	Sp-Cop <sub>1</sub>	-
<i>Juncus castaneus</i>	-	Sol	-	-	Sol	-
<i>Juniperus sibirica</i>	-	-	-	Sol	-	Sol-sp
<i>Hierochloe odorata</i>	-	Sol	-	Sol	-	-
<i>Ledum palustre</i>	Cop <sub>1</sub>	Sp	Sp-Cop <sub>1</sub>	Sol-sp	Sol-Cop <sub>1</sub>	Sol
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	-	-	-	-	-	Sol-sp
<i>Luzula frigida</i>	Sol	Sol-sp	-	-	-	-
<i>L. parviflora</i>	-	Sol-sp	-	-	Sp	-
<i>Lycopodium annotinum</i>	-	-	-	-	Sol-sp	-
<i>Pedicularis labradorica</i>	Sol	Sol	-	Sol	-	-
<i>Petasites frigidus</i>	-	-	-	-	Sol-sp	-
<i>Poa alpigena</i>	-	Sol	-	-	-	-
<i>Rosa acicularis</i>	Sol	Sol	-	-	-	-
<i>Rubus arcticus</i>	-	-	-	-	Sol	Sol-sp
<i>R. chamaemorus</i>	Sp	Sol	-	-	-	-
<i>Tephroseria palustris</i>	-	Sol	-	-	-	-
<i>T. procticola</i>	-	Sol	-	-	-	-
<i>Salix glauca</i>	Sol	Sp	Sol	-	Sp-Cop <sub>1</sub>	-
<i>S. pulchra</i>	Sol	Sol	Sol	-	Sol	-

Фитоценоотические показатели и виды растений	Тундра		Леса			
	Багульниково-ерниковая кустарничково-мохово-лишайниковая тундра (исходная)	Гарь 5 лет: осоково-вейниково-политриховая	Березово-лиственничный ерниковый кустарничково-лишайниково-моховый лес (исходный)	Гарь 5 лет: травяно-кустарничково-политриховая	Гарь 20 лет: лиственнично-березовый травяно-моховой с лишайниками молодой лес	Гарь 40 лет: лиственнично-березовый кустарничково-лишайниково-моховой лес
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Cop <sub>1</sub>	Sp-cop <sub>1</sub>	Cop <sub>1,2</sub>	Cop <sub>1</sub>	Sp-Cop <sub>1</sub>	Sp-Cop <sub>1</sub>
<i>V. vitis-idaea</i>	Cop <sub>1</sub>	Sp-cop <sub>1</sub>	Sp-Cop <sub>1</sub>	Sp	Sp	Sol
<i>V. myrtillus</i>	-	-	Sol	Sol	-	Sol-sp
Всего видов сосудистых	14	27	14	15	23	17

Таблица 2

Видовое разнообразие лишайников на гарях разного возраста и исходных сообществах

Виды	Тундра		Леса			
	Исходное сообщество: багульниково-ерниковая кустарничково-мохово-лишайниковая тундра	Гарь 5 лет: осоково-вейниково-политриховая	Исходное сообщество: березово-лиственничный ерниковый кустарничково-лишайниково-моховый лес	Гарь 5 лет: травяно-кустарничково-политриховая	Гарь 20 лет: лиственнично-березовый травяно-моховой с лишайниками молодой лес	Гарь 40 лет: лиственнично-березовый кустарничково-лишайниково-моховой лес
<i>Bryocaulon divergens</i>	-	-	-	Sol	-	-
<i>Cetraria ericetorum</i>	-	-	Sol	-	-	-
<i>C. islandica</i>	Sp-cop <sub>1</sub>	Sol	Sol	Sol	Sol	Cop <sub>1</sub>
<i>C. laevigata</i>	Cop <sub>2</sub>	Sol	-	Sol	-	-
<i>C. odontella</i>	-	-	-	Sol	-	-
<i>Cetrariella delisei</i>	-	Sol	-	Sol	-	-
<i>Cladina arbuscula ssp. arbuscula</i>	Cop <sub>2</sub>	Sol	Cop <sub>1</sub>	Sol	Sol	-
<i>C. arbuscula ssp. mitis</i>	-	-	-	-	Sol	Cop <sub>1,2</sub>
<i>C. rangiferina</i>	Cop <sub>2</sub>	Sol	Sol-sp	-	Sol	Sp-cop <sub>1</sub>
<i>C. stellaris</i>	Sol	-	Sol	Sol	Sol	Sol
<i>Cladonia amaurocraea</i>	Sp-cop <sub>1</sub>	Sol	Sol	-	-	-
<i>C. bacilliformis</i>	-	-	-	-	Sol	-
<i>C. bellidi flora</i>	-	-	-	-	-	Sol
<i>C. borealis</i>	-	-	-	Sol	-	Sol
<i>C. botrytes</i>	-	-	-	Sol	-	Sol
<i>C. cariosa</i>	-	-	-	Sol	Sol	-
<i>C. carneola</i>	-	-	Sol	-	Sol	-
<i>C. cenotea</i>	-	-	-	Sol	-	Sol
<i>C. cervicornis ssp. verticillata</i>	-	-	-	Sol	Sol	Sol
<i>C. chlorophaea</i>	Sol	Sol	-	-	Sol	-
<i>C. coccifera</i>	-	Sol	Sol	-	Sol	Sol
<i>C. coniocraea</i>	-	-	-	-	-	Sol
<i>C. cornuta</i>	-	-	-	-	Sol-sp	Sp-cop <sub>1</sub>
<i>C. crispata</i>	-	-	Sol	Sol	Sol	Sol
<i>C. cyanipes</i>	-	Sol	-	Sol	-	-
<i>C. deformis</i>	-	-	Sol	-	Sol	Sol-sp
<i>C. digitata</i>	Sol	Sol	-	-	Sol	Sol
<i>C. ectocyna</i>	Sol	Sol	Sol-sp	Sol	Sol	Sp-cop <sub>1</sub>
<i>C. fimbriata</i>	-	Sol	Sol	-	Sol-sp	Sol
<i>C. floerkeana</i>	-	-	-	-	-	Sol
<i>C. furcata</i>	Sol	-	Sol	-	-	Sp
<i>C. glauca</i>	-	-	-	Sol	-	-
<i>C. gracilis ssp. gracilis</i>	Sol	-	-	-	Sol	Sol
<i>C. gracilis ssp. elongata</i>	-	Sol	-	-	-	-

Виды	Тундра		Леса			
	Исходное сообщество: багульниково-ерниковая кустарничково-мохово-лишайниковая тундра	Гарь 5 лет: осоково-вейниково-политриховая	Исходное сообщество: березово-лиственничный ерниковый кустарничково-лишайниково-моховый лес	Гарь 5 лет: травяно-кустарничково-политриховая	Гарь 20 лет: лиственнично-березовый травяно-моховой с лишайниками молодой лес	Гарь 40 лет: лиственнично-березовый кустарничково-лишайниково-моховой лес
<i>C. macroceras</i>	Sol	Sol	Sol	Sol	Sol	Sol
<i>C. macrophylla</i>	-	-	-	Sol	-	-
<i>C. maxima</i>	-	Sol	-	-	Sol	-
<i>C. pleurota</i>	-	-	Sol	Sol	Sol-sp	Sol
<i>C. pocillum</i>	-	-	-	Sol	-	-
<i>C. polycarpoides</i>	-	Sol	-	-	-	-
<i>C. pyxidata</i>	Sol	-	-	Sol	-	-
<i>C. rangiiiformis</i>	-	-	-	-	Sol	-
<i>C. ramulosa</i>	-	-	-	-	-	Sol
<i>C. scabriuscula</i>	-	-	-	-	Sol	Sol
<i>C. squamosa</i>	-	Sol	Sol	-	-	-
<i>C. stricta</i>	-	-	-	-	Sol	-
<i>C. subfurcata</i>	Sol	Sol	Sol	Sol	Sol	Sol
<i>C. subulata</i>	-	Sol	-	-	Sol-sp	Sol
<i>C. sulphurina</i>	-	-	Sol	-	Sp	Sol
<i>C. uncialis</i>	Sol	Sol	Sp	Sol	Sol	Sol
<i>Dactylina arctica</i>	Sol	Sol	-	-	-	-
<i>Flavocetraria cucullata</i>	Sp-cop <sub>1</sub>	Sol	Sol	-	-	-
<i>F. nivalis</i>	Sol	Sol	-	-	-	-
<i>Lecanora epibrion</i>	-	Sol	-	-	-	-
<i>Lecanora hagenii</i>	-	-	-	Sol	-	-
<i>Micarea assimilata</i>	-	-	-	Sol	-	-
<i>Mycobilimbia hypnorum</i>	-	-	-	Sol	Sol	-
<i>Nephroma arcticum</i>	Sol	Sol	Sp	Sol	Sol	Sp
<i>Peltigera aphthosa</i>	Sp	Sol	-	-	Sol	Sol-sp
<i>P. didactyla</i>	-	Sol	-	-	-	Sol
<i>P. leucophlebia</i>	Sol	-	-	-	Sol	-
<i>P. rufescens</i>	Sol	Sol	Sp	Sol	Sp	Sol-sp
<i>P. scabrosa</i>	-	Sp-cop <sub>1</sub>	Sol	-	-	-
<i>P. spuria</i>	-	Sp-cop <sub>1</sub>	-	-	-	Sol
<i>Pertusaria dactylina</i>	-	-	-	Sol	-	-
<i>Psoroma hypnorum</i>	-	-	-	Sol	-	-
<i>Sphaerophorus globosus</i>	Sol	-	-	-	-	-
<i>Stereocaulon alpinum</i>	-	Sol	-	-	-	-
<i>S. glareosum</i>	-	-	-	Sol	-	-
<i>S. paschale</i>	Sol	Sol-sp	Sp	Sol	Sol	Cop <sub>1</sub>
<i>S. tomentosum</i>	-	-	-	-	Sol	-
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	-	Sol	-	Sol	-	-
Всего видов: 74	24	33	24	35	36	34

Запас надземной фитомассы на пятилетней гари составляет 191,4 г/м<sup>2</sup>, что почти в 7 раз ниже, чем в исходной тундре. Большую часть надземной фитомассы формируют травы и мхи – по 46% от общего запаса, 8% – кустарнички (табл. 4). Кормовой запас формируют только травы, валовой запас трав составляет 0,88 т/га.

Как видно из таблицы 4, запас надземной фитомассы на гари через 5 лет составляет только 14,6%

от исходного. При этом структура надземной фитомассы совершенно иная: изменилось соотношение массы кустарничков, трав и мхов, полностью отсутствует масса лишайников, составлявшая основную часть (77%) надземной фитомассы до пожара. На 5-й год после пожара лишайники только начинают отрастать. Не сторевшие лишайники на островках сохранившейся растительности и виды рода *Peltigera* формируют незначительную массу.

Видовой состав мхов исходной растительности и разновозрастных гарей в лесотундре

Виды мхов	Тундра		Леса			
	Багульниково-ерниковая кустарничково-мохово-лишайниковая тундра (исходная)	Гарь 5 лет: осоково-вейниково-политриховая	Березово-лиственничный ерниковый кустарничково-лишайниково-моховый лес (исходный)	Гарь 5 лет: травяно-кустарничково-политриховая	Гарь 20 лет: лиственнично-березовый травяно-моховой с лишайниками молодой лес	Гарь 40 лет: лиственнично-березовый кустарничково-лишайниково-моховой лес
<i>Aulacomnium palustre</i>	-	Sol	Sp	-	Sp	Sp
<i>A. turgidum</i>	Cop <sub>1,2</sub>	Sp	Sp-cop <sub>1</sub>	-	Cop <sub>1</sub>	-
<i>Ceratodon purpureus</i>	-	Sp-cop <sub>1</sub>	Sol	Sp-cop <sub>1</sub>	-	-
<i>Dicranum angustum</i>	Cop <sub>3</sub>			-	-	-
<i>D. flexicaule</i>	Sol-sp	Sp	Sp	-	Sol	Sp
<i>D. fuscescens</i>	-	-	-	-	-	Sol
<i>D. spadiceum</i>	Sol	-	-	-	-	-
<i>Hylocomium splendens</i>	Sp-cop <sub>1</sub>	-	Cop <sub>1</sub>	-	-	Sp
<i>Leptobryum pyriforme</i>	-	Sp	-	-	-	-
<i>Marchantia polymorpha</i>	-	Sp	-	sol	-	-
<i>Pleurozium schreberi</i>	Sp-cop <sub>1</sub>	Sp	Cop <sub>1,2</sub>	Sol	Sp	Cop <sub>1,3</sub>
<i>Pohlia melanodon</i>		Sp				
<i>Pohlia nutans</i>	Sp-cop <sub>1</sub>	Sp-cop <sub>1</sub>	Cop <sub>1</sub>	Sol-sp	Cop <sub>1</sub>	Sp
<i>Polytrichum commune</i>	Sp-cop <sub>1</sub>	Sp-cop <sub>1</sub>		Sp	Sp-cop <sub>1</sub>	Sp
<i>P. jensenii</i>	Sp	Sp-sol			Cop <sub>1</sub>	
<i>P. juniperinum</i>	Sp	Sp	Sp-cop <sub>1</sub>	Sp	Cop <sub>1</sub>	Sp-cop <sub>1</sub>
<i>P. hyperboreum</i>	-	Sp	Cop <sub>1</sub>	Sp	Sp-cop <sub>1</sub>	-
<i>P. piliferum</i>	-	-	-	Sp	-	-
<i>P. strictum</i>	Cop <sub>1</sub>	Sp	Cop <sub>1</sub>	Sp	Cop <sub>1,3</sub>	Sp
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	Sp	-	-	-	-	-
<i>Ptilidium ciliare</i>	Sp-cop <sub>1</sub>	-	Sp	-	-	Cop <sub>1</sub>
<i>Sanionia uncinata</i>	Sol-sp	Sol	-	-	-	-
<i>Sphagnum capillifolium</i>	Sp	-	-	-	-	-
<i>S. balticum</i>	Sp	-	-	-	Sol	-
<i>S. girgensohnii</i>	Sp	Sp	-	-	Sp	-
<i>S. rubellum</i>	Sol	-	-	-	-	-
«Печеночник»	Sp-sol	Sol	-	-	-	-
Всего видов	19	17	11	9	12	9

Таблица 4

Запас и структура надземной фитомассы на тундровом участке до и спустя 5 лет после пожара

Элементы структуры надземной фитомассы	Запас*, т/га (% от общего запаса)	
	до пожара	через 5 лет после пожара
Травы	0,24 (2)	0,88 (46)
Кустарнички	0,64 (5)	0,14 (8)
Мхи (живая часть)	2,15 (16)	0,88 (46)
Лишайники:	10,09 (77)	нет
живая часть	8,02 (61)	
мертвая часть	2,06 (16)	
Общий запас	13,11 (100)	1,91 (100)

\* – воздушно-сухой вес

Запас трав повысился почти в 4 раза, значительно возросло их относительное количество и фитоценотическая роль в сообществе. Запас

кустарничков, напротив, снизился почти в 5 раз, хотя доля в фитомассе несколько увеличилась, как и мхов.

Таким образом, пятилетняя тундровая гарь существенно отличается от исходной тундры как по видовому составу сосудистых растений, мхов и лишайников (коэффициенты сходства менее 50%), так и по структурной организации растительности. Запас надземной фитомассы снижен против исходного почти в 7 раз, существенно изменилась структура надземной фитомассы. Деятельный лишайниково-мохово-торфянистый слой, ответственный за функционирование почвенно-растительного покрова, отсутствует на всех выгоревших до минерального грунта участках, уровень многолетнемерзлых пород здесь понизился более, чем в 2 раза.

За 5 лет восстановления после пожара багульниково-ерниковая кустарничково-мохово-лишайниковая тундра находится на одной из первых стадий восстановления – осоково-вейниково-политриховой.

## 2. Лесные гари

Исходное сообщество – березово-лиственничный ерниковый кустарничково-лишайниково-моховой лес.

Контрольная площадь описана на не сгоревшем участке среди пожарища. Местонахождение: окрестности поселка Харп – 1 км от моста через реку Сось по дороге на карьер, слева от дороги (66°48'24"N.; 65°45'62"E).

Местоположение: покатым северный склон. Поверхность крупнобугристая, бугры преобладают валобразные, сформированы мхами, а также валунами материнской породы, заросшими мхами. Есть выходы крупных валунов, не покрытых растительностью.

Почва маломощная каменистая торфянистая, мощность торфянистого горизонта 8–20 см между бугров, на моховых буграх – до 40 см.

Древостой формирует лиственница, заметна примесь березы, единично встречается ель. Формула древостоя: 7Л2Б1Е. Сомкнутость крон 0,5. Высота стволов лиственницы 8–12 м при диаметре 8–20 см; березы – 10–12 м при диаметре 7–20 см.

Подрост редкий из лиственницы, березы и единичной ели. Высота подроста 1–2,5 м, распределение куртинное и единичное.

Подлесок формируют ерник (высотой 60 см) и багульник болотный (высотой 50 см), единична примесь ивы высотой до 2 м и малины.

Общее проективное покрытие живого напочвенного покрова 95%. Покрытие травяно-кустарничкового яруса неравномерное, составляет 50–70%, высота – 20–30 см. Преобладает ( $\text{cop}_{1,2}$ ) голубика, содоминантом является брусника. Прочие виды малообильны: *sr* и *sol* – вейник Лангсдорфа, овсяница овечья (*Festuca ovina*), иван-чай, золотая розга лапландская (*Solidago lapponica*), горец большой. Видовой состав трав и кустарничков беден, на пробной площади 20x20 м выявлено только 10 видов (табл. 1).

Зеленые мхи преобладают в лишайниково-моховом ярусе, формируют покрытие до 80%. Наиболее обильны *Pleurozium schreberi*, *Dicranum angustum*, *Aulacomnium turgidum*,

*Hylocomium splendens* и др., всего выявлено 11 видов (табл. 3).

Среднее покрытие лишайников 30–40%, но спорадически они обильнее, их покрытие может достигать 90%. Высота лишайников 3–5 см, живой части – 2–3 см. Всего на пробной площади в лесу выявлено 24 вида. Наиболее обильна *Cladina arbuscula* ssp. *arbuscula*, рассеянно встречаются *Cladina rangiferina*, *Cladonia uncialis*, *C. ectocyna*, *Stereocaulon paschale*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera rufescens*. Прочие виды единичны (табл. 2).

Средняя толщина лишайниково-мохово-торфянистого слоя под пятнами лишайников составляет 11–13 см, под мхами – до 27 см, а на моховых буграх до 47 см.

Запас надземной фитомассы составляет 398,1 г/м<sup>2</sup>, (3,98 т/га). Основную часть фитомассы (57%) формирует живая часть мхов. Масса лишайников составляет 39%. Доля трав и кустарничков ничтожна – 1% и 3%, соответственно (табл.5).

### Пятилетняя гарь

Гарь датируется 2000 годом. Пробная площадь расположена рядом с контрольной. На пятый год после пожара на месте березово-лиственничного ерникового кустарничково-лишайниково-мохового леса сформировались вейниково-кипрейно-голубичное и кипрейно-голубично-вейниковое первичные сообщества, сменяющие друг друга в разных условиях рельефа и субстрата.

Поверхность гари неоднородная. Бугры сгорели не все и выгорели в разной степени. Встречаются ровные участки с полностью выгоревшим почвенно-растительным покровом, но большая часть площади сохраняет первоначальную бугристость. Обильны остатки сгоревших кустарников (ерника, багульника) и кустарничков.

Древостой уничтожен пожаром не полностью. Среди сухостоя есть живые деревья лиственницы и ели, реже – березы. Сомкнутость крон 0,1–0,3. Высота стволов живых лиственниц 8–14 м., диаметр стволов 8–25 см. Все живые деревья снизу обгоревшие. На поверхности много валежника из стволов и ветвей деревьев.

Подрост густой, представлен, преимущественно, березой. Возобновление как семенное (высота 30–70 см), так и порослевое (высота 1,3 м).

Подрост и всходы лиственницы (высота 20 и 7–8 см, соответственно) встречаются рассеяно.

Местами от сильно обгоревших, но не отмерших, пеньков отрастают багульник и ерник.

Общее проективное покрытие живого напочвенного покрова составляет в среднем 70%. Травяно-кустарничковый ярус на большей части гари кипрейно-голубично-вейниковый или вейниково-кипрейно-голубичный. Кустарнички преобладают на более сухом и каменистом субстрате. Общее проективное покрытие яруса 60%. Его формируют (сор<sub>1</sub>) иван-чай и голубика. Вейник наиболее обилен на минеральном грунте без камней. Прочие немногочисленные виды встречаются рассеянно и единично: брусника, черника, водяника гермафродитная, горец большой, спорадически обильна осока шаровидная (табл. 1), всего здесь выявлено 15 видов.

Мхи сохранились на пониженных участках между бугров и камней. Их общее покрытие составляет 10–30%. Наиболее обильны *Polytrichum juniperinum*, *P. hyperboreum*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus* (табл. 3). Разрастанию мхов препятствует сильная захламленность поверхности почвы остатками деревьев и кустарников. Всего выявлено 9 видов мохообразных, из них 6 видов общие с исходным ценозом.

Лишайниковый покров практически отсутствует. Встречаются пятна поврежденных огнем и отмерших лишайников, они выделяются серым цветом на выровненных участках минерального грунта (слоевища сохранили свою структуру). Отмечены единичные факты отрастания кустистых лишайников от поврежденных пожаром слоевищ. Гарь характеризуются высоким видовым разнообразием лишайников, однако большинство из них встречается рассеянно и единично, доминирование не выражено. Появились типичные для гарей виды лишайников – бокальчатые и трубчатые кладонии, характеризующиеся как виды «гаревой свиты» (Магомедова, 2006), а также виды, поселяющиеся в нарушенных местообитаниях (*Stereocaulon glareosum*, *Cetraria odontella* и др.). Всего на трех учетных площадях пятилетней гари выявлено 34 вида лишайников, 17 из них относятся к роду *Cladonia* (табл. 2), встречающиеся и на почве, и на валежнике. Разнообразны накипные виды лишайников, разраста-

ющиеся по поверхности мхов и минеральном грунте (*Trapeliopsis granulosa*, *Baeomyces rufus*, *Lecanora epibryon*, *L. hagenii*, *Micarea assimilata*, *Mycoblimbia hypnorum*, *Pertusaria dactylina*, *Psoroma hypnorum*).

Лишайниково-мохово-торфянистый слой на участке кипрейно-голубично-вейниковой растительности 5–7 см толщиной, состоит из отмершей органики – трухи полусгоревшей древесины и золы. Под ярусом трав появляются всходы мхов. Органогенный горизонт почвы отсутствует. На каменистых участках гари с кипрейно-вейниково-голубичной растительностью лишайниково-мохово-торфянистый слой или совсем отсутствует, или представлен отмершими лишайниками и кустарничками, толщина 3–4 см.

Запас надземной фитомассы на характеризуемой гари формируют только травы и кустарнички (табл. 5). На пятый год после пожара запас надземной фитомассы составляет 30% от запаса исходного сообщества. При этом структура надземной фитомассы коренным образом изменилась. Основную роль в напочвенном покрове играют травы, формирующие более 80% надземной фитомассы. В исходном сообществе их доля была ничтожна. Запас и доля кустарничков в общей надземной фитомассе также возросли в 2 и 6 раз, соответственно, против исходного сообщества. Мхи и лишайники за 5 лет не сформировали запаса, хотя восстановление и тех, и других отмечается.

#### **Двадцатилетняя гарь**

Исходное сообщество – лес березово-елово-лиственничный кустарничково-лишайниково-моховой. Поверхность бугристая, бугры удлиненные, высотой до 70–80 см. Сомкнутость крон 0,7–0,8.

Лиственнично-березовый травяно-моховой лес сформировался на гари 20-летнего возраста. Возраст гари определен по числу колец на кервах, взятых из стволов молодых лиственниц.

Местонахождение: 190-й км железной дороги Сейда–Лабытнанги, слева от дороги (66°40'44,5"N; 66°22'06,1"E). По сравнению с прочими пробными площадями рассматриваемого ряда эта гарь расположена ближе к равнинной тундре, участок более влажный.

Местоположение участка выровненное, со слабым уклоном на юг. Увлажнение атмосферное и грунтовое, есть выходы грунтовых вод.

Местами отмечается застойное увлажнение и легкое заболачивание. Поверхность территории слабо бугристая, исходные моховые и торфяные бугры выгорели, современные бугры низкие, не более 20 см.

На почве много обгоревших пней диаметром до 50 см и валежника диаметром до 15 см. До сих пор сохранился редкий сухостой хвойных.

Современный молодой древостой формирует подрост березы как семенного (высотой до 2 м), так и порослевого происхождения (высота до 3 м). Подрост лиственницы групповой и единичный, обильный, высотой до 50 см. Обильны всходы лиственницы. Встречается единичный подрост ели высотой 50 см и всходы – 10–12 см.

Подлесок редкий, куртинный из ивы (*Salix glauca*, *S. pulchra*) высотой 60–80 см, багульника болотного и ерника (высота 30–40 см). Обильна молодая поросль ивы высотой до 20 см.

Живой напочвенный покров состоит из травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Общее проективное покрытие между пней и валежника 100%, в том числе: мхи – 100%, травы и кустарнички – 60–70%.

Травяно-кустарничковый ярус слагают: сор<sub>1</sub> – вейник Лангсдорфа, хвощ полевой (*Equisetum arvense*), голубика; ср – овсяница красная (*Festuca rubra*), нарциссия холодная (*Petasites frigidus*), ожика (*Luzula parviflora*), кипрей узколистный (иван-чай), брусника, морошка (*Rubus chamaemorus*), водяника (*Empetrum hermaphroditum*), горец большой (*Bistorta major*), осока шаровидная (*Carex globularis*), ситник каштановый (*Juncus castaneus*), плаун годичный (*Lycopodium annotinum*) и др. На влажных участках обильны пушица влагилищная (*Eriophorum vaginatum*), пушица многоколосковая, осока прямая (*Carex concolor*) (табл. 1).

Лишайниково-моховой ярус хорошо развит, сложен зелеными и сфагновыми мхами: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum angustum*, *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palusrtе*, *Sphagnum capillifolium* и др. Всего выявлено 12 видов мохообразных (табл. 3).

Из лишайников наиболее обильны виды рода *Peltigera* (покрытие 1–1,5%). Бокальчатые и трубчатые кладонии (*Cladonia cornuta*, *C. sulphurina*, *C. cariosa*, *C. pleurota*, *C. fimbrita*, *C. subulata*, *C. scabriuscula*) занимают около

0,5–1% площади, характеризуются высоким видовым разнообразием (23 вида). Наблюдается постепенное разрастание кустистых лишайников рода *Cladina*: *C. arbuscula* (включая *C. arbuscula* ssp. *mitis*), *C. rangiferina*, а также видов, отмеченных в сообществах до пожара. Из накипных видов на горях данного возраста отмечена только *Mycobilimbia hypnorum* (табл. 2). Отметим, что набор видов соответствует стадиям восстановления лишайникового покрова на горях при давности пожара 15–25 лет в северной тайге и предтундровых лесах Западной Сибири (Нешатаев и др., 2002; Магомедова, 2006).

Лишайниково-мохово-торфянистый слой на выровненных участках, полностью выгоревших во время пожара, мощностью 3,5–5,0 см, состоит из органогенного горизонта почвы (1 см), отмерших мхов (1,5–3 см), живой части мхов (0,8–0,9 см). В пониженных местах, явно менее пострадавших от пожара, лишайниково-мохово-торфянистый слой составляет 8–11 см: органогенный горизонт почвы 4–5 см, отмершая часть мхов 3–5 см и живая часть мхов 1,5 см.

Мерзлота на выровненных участках двадцатилетней гари залегает на глубине 40 см.

Запас надземной фитомассы составляет 274 г/м<sup>2</sup> (2,74 т/га). Основную часть фитомассы (74%) формируют мхи, 21% приходится на долю трав и только 1% на кустарнички. Доля лишайников в общей фитомассе составляет 4% (табл. 5), массу формируют виды родов *Cladonia* и *Peltigera*. Наибольший вклад в фитомассу – 2 и 1% – вносят *Cladonia cornuta* и *Peltigera* spp. Вклад прочих видов кладоний колеблется от 0,1 до 0,4%. Мертвая часть лишайников отсутствует.

Таким образом, за 20 лет березово-елово-лиственничный кустарничково-лишайниково-моховой лес после пожара восстановился до стадии молодого лиственнично-березового травяно-мохового леса. Сформировался лиственнично-березовый древостой, плотный моховой ярус, появились лишайники, формирующие несомкнутый, пятнообразный лишайниковый покров и небольшую долю в общей фитомассе.

#### **Сорокалетняя гарь**

Лиственнично-березовый кустарничково-лишайниково-моховой лес сформировался на месте сорокалетней гари (возраст датируется по данным очевидцев).

Местонахождение: справа от дороги на амфиболитовый рудник (направление на г. Черная) от пос. Харп, в 4–5 км от моста через р. Сось.

Местоположение выровненное, на пологом склоне горы. Поверхность бугристая. Обгорелый валежник и камни затянуты мхами, что и формирует бугорковатость и бугристость.

Древостой слагают лиственница сибирская (высота 5–15 м, диаметр 8–30 см), ель сибирская (высота до 13 м, диаметр до 30 см) и береза (высота 8–12 м, диаметр 5–10 см, преобладающий – 8 см). Береза представлена преимущественно порослевой формой, она численно преобладает, но по высоте ниже хвойных. Сомкнутость крон 0,5–0,6.

Подрост средней густоты. Преобладает подрост березы семенного происхождения. Рассеянно встречается подрост лиственницы и ели высотой до 2,5 м. Обильны всходы хвойных.

Подлесок средней густоты, куртинный. Стоит из ерника с примесью можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica*) и багульника болотного.

Живой напочвенный покров хорошо развит, двухъярусный. Общее проективное покрытие 100%, покрытие травяно-кустарничкового яруса 60%, лишайниково-мохового – 95%.

Средняя высота травяно-кустарничкового яруса составляет 20 см. Его слагают кустарнички: сор<sub>2</sub> – водяника (*Empetrum hermaphroditum*), sp-сор<sub>1</sub> – голубика, толокнянка альпийская (*Arctous alpina*), sp – брусника, sol-sp – черника. Травы менее обильны: sp – княженика, овсяница овечья; sol – вейник лапландский, золотая розга лапландская (*Solidago lapponica*), кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica*), овсяница красная (*Festuca rubra*), иван-чай, и др. (табл. 1). Всего на двух пробных площадях выявлено 14 видов трав и кустарничков.

Лишайниково-моховой ярус хорошо выражен, плотный, сложен зелеными лесными мхами с небольшой примесью прочих видов: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum angustum*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Sphagnum capillifilium*, *Polytrichum strictum* и др. (табл. 3). Однако покрытие мхов на разных участках неравномерное. На выровненных участках, выгоревших во время пожара до минерального грунта, мхи формируют наиболее плотный покров в виде больших зеле-

ных пятен с незначительной примесью лишайников или вообще без них. Общее покрытие мхов составляет 40%, на пятнах – до 80%.

Лишайники распределены по площади неравномерно, формируют разного размера пятна, чередующиеся с пятнами зеленых мхов. Видовой состав лишайников разнообразен (табл. 2), выявлено 33 вида. На участках, где лишайники обильны, покров характеризуется согосподством кустистых лишайников рода кладина и трубчатых кладоний. Наиболее обильна *Cladina arbuscula ssp. mitis* с покрытием в 10–20%. Среди относительно обильных следует отметить *Cladina rangiferina* (5%), *Cetraria islandica* (5–7%), *Cladonia ectocyna* (5%), *Cladonia furcata* (3%), *Nephroma arcticum* (3%). Пятнами разрастается *Stereocaulon paschale* (7%). Единичны *Cladonia deformis*, *Peltigera aphthosa*, *P. rufescens*, *Cladina stellaris*. Обычные для гарей виды и на этой стадии довольно разнообразны, хотя характеризуются низким обилием (*Cladonia cariosa*, *C. botrytes*, *C. cervicornis sp. verticillata*, *C. borealis*, *C. sulphurina* и др.).

Лишайниково-мохово-торфянистый слой на участках с преобладанием мхов включает: органогенный горизонт почвы (5–7 см), отмершую часть мхов (5–6 см), живую часть мхов (2–6 см). В сумме – от 12 до 19 см.

Лишайниково-мохово-торфянистый слой на лишайниковых пятнах более чем в 2 раза тоньше (5–8 см). Это связано с более медленным ростом лишайников, вследствие чего мощность органогенного горизонта почвы 2 см против 5–7 см под мхами, высота отмершей части лишайников – 2 см, а живой части – 1–3 см (ниже мхов в 2 раза). Уровень залегания мерзлоты находится на глубине 30 см.

Запас надземной фитомассы составляет 356,8 г/м<sup>2</sup> (3,57 т/га). Она на 62% состоит из лишайников, на 36% из мхов. Доля трав и кустарничков составляет 1 и 5% соответственно (табл. 5).

Массу лишайников формируют: *Stereocaulon paschale* (11%), *Cladonia uncialis* (7%), *C. ectocyna* (6%), *C. deformis* (3%). Около 6% массы приходится на долю *Cladina arbuscula*, до 3% – доля *C. rangiferina*.

Таблица 5  
Изменение запаса и структуры надземной фитомассы живого напочвенного покрова лесов в ходе послепожарного восстановления (воздушно-сухой вес)

Элементы структуры надземной фитомассы	Запас, т/га (% от общего запаса)			
	Исходное сообщество	5-летняя гарь	20-летняя гарь	40-летняя гарь
Травы	0,05 (1)	0,98 (82)	0,56 (21)	0,02 (1)
Кустарнички	0,11 (3)	0,22 (18)	0,02 (1)	0,25 (5)
Мхи (живая часть)	2,25 (57)	Нет	2,02 (74)	1,29 (36)
Лишайники: всего	1,57 (39)	нет	0,12 (4)	2,21 (62)
живая часть	1,42 (36)		0,12 (4)	1,81 (51)
отмершая часть	0,15 (3)		нет	0,40 (11)
Общий запас фитомассы	3,98 (100)	1,20 (100)	2,74 (100)	3,57 (100)

### ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛА ПО ЛЕСНЫМ ГАРЯМ

Изучение гарей разного возраста позволяет проследить восстановление основных фитоценологических признаков лесных сообществ в Уральской лесотундре.

#### *Восстановление видового состава*

#### Кустарниковый и травяно-кустарничковый ярус

Исследования показали, что видовое разнообразие кустарников на пятилетней гари осталось таким же, как и в исходном сообществе. Ерник и багульник болотный присутствуют на всех пробных площадях разновозрастных гарей, но обилие их снижено относительно исходного сообщества. На пробной площади сорокалетней гари отмечен можжевельник сибирский, отсутствующий в исходном сообществе. В целом, видовое разнообразие кустарников низкое на всех пробных площадях.

Общее видовое разнообразие кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов на пятилетней гари, по сравнению с тундровой, практически равно таковому исходного сообщества – на пробных площадях выделено по 15 и 14 видов кустарников, трав и кустарничков (табл. 1). Коэффициент флористического сходства Жаккара составляет 61% (для тундры этот показатель значительно ниже – 46%). Однако соотношения обилия видов значительно различаются.

Видовое разнообразие кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов на двадца-

тилетней гари наиболее высокое – 23 вида, что обусловлено более высоким увлажнением. Здесь выявлено 10 видов, отсутствующих в исходном лесном сообществе, но 12 из 14 (86%) видов этих ярусов исходного сообщества произрастают на двадцатилетней гари, однако обилие видов различается (табл. 1). Коэффициент флористического сходства Жаккара составляет 50%.

На пробной площади сорокалетней гари выявлено 17 видов кустарников, трав и кустарничков. Их видовое разнообразие практически равно видовому разнообразию отмеченных биоморф в исходном сообществе. Лишь 2 вида исходного сообщества отсутствуют на сорокалетней гари, и 4 вида гари не встречены в исходном сообществе. Коэффициент флористического сходства Жаккара составляет 63%.

Таким образом, видовое разнообразие кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов на разновозрастных лесных гарях в сходных экотопах практически не изменяется. Повышение увлажнения способствует увеличению этого показателя. Флористическое сходство разновозрастных гарей с исходным сообществом увеличивается с увеличением давности пожара. Восстановление кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов происходит за счет видов, типичных для лесных сообществ лесотундры. Небольшой разброс флористического разнообразия разновозрастных гарей обусловлен естественной динамикой экологических условий, которую трудно исключить при подобных исследованиях.

#### Мохово-лишайниковый ярус

#### *Моховой покров*

Видовое разнообразие мхов на всех изученных пробных площадях колеблется в пределах от 8 до 12 видов (табл. 3). Коэффициенты флористического сходства синузий мхов разновозрастных гарей с синузией мхов исходного леса постепенно увеличиваются до 67% (табл. 6).

Таблица 6  
Коэффициенты флористического сходства Жаккара синузий мхов

	Гарь 5 лет	Гарь 20 лет	Гарь 40 лет
Исходное сообщество	43	53	67
Гарь 5 лет	-	40	38
Гарь 20 лет	-	-	62

Видовое сходство мохообразных на разных стадиях восстановления наиболее низкое для пятилетней гари с двадцатилетней и сорокалетней (40 и 38%). Флористическое сходство мхов на гарях возраста 20 и 40 лет повышается до 62%.

**Лишайниковый покров**

Всего на лесных гарях и в исходном сообществе выявлено 68 видов лишайников. Менее разнообразны лишайники в живом напочвенном покрове исходного сообщества, где зафиксировано 24 вида. На гарях разного возраста встречаются 62 вида лишайников. Все стадии восстановления покрова характеризуются высоким видовым разнообразием: регистрируются 33–36 видов. Максимальное число отмечено при давности пожара около 20 лет.

В течение 40 лет послепожарного восстановления происходит значительное изменение видового состава лишайников. Только 11 видов встречаются и на разновозрастных гарях и в негоревшем лесу. Это, преимущественно, виды, характеризующиеся высокими показателями обилия и встречаемости в сообществах ненарушенных пожарами (*Cladina arbuscula*, *C. stellaris*, *Cetraria islandica*, *Cladonia macroceras*, *C. subfurcata*, *C. uncialis*, *Stereocaulon paschale* и др.) (табл. 2). Отрастание этих видов выявляется уже на 5-й год после выгорания, но высокое обилие и запас массы формируется лишь на гарях с давностью пожара более 40 лет. Пять видов лишайников, выявленные в негоревшем лесу, не были встречены на гарях.

На 5-й год после пожара на гари выявляется 21 вид лишайников, отсутствующих в исходном лесном сообществе, прежде всего – бокальчатые кладонии и накипные виды. Видовой состав лишайников молодых гарей наиболее своеобразен – только здесь встречается 14 видов, отсутствующих на других обследованных гарях. Восемь из них – лишайники рода *Cladonia*, 5 – накипные, обычно разрастающиеся на нарушенных мхах и оголившемся минеральном грунте. Эти виды исчезают из сообщества при активном восстановлении мхов и смыкании мохово-лишайникового яруса в ходе сукцессии. С увеличением давности пожара число специфических видов снижается до 6–7. Коэффициент флористического сходства Жаккара лишайниковых синузид молодой гари с исходным сообществом и следующими

стадиями восстановления покрова не превышает 30% (табл. 7).

По прошествии 20-ти лет послепожарного восстановления лишайниковой синузии выявляется еще 13 видов лишайников, не отмеченных до пожара. Возрастает разнообразие и ценотическая роль трубчатых кладоний и лишайников рода *Peltigera* (табл. 2).

Таблица 7

**Коэффициенты флористического сходства Жаккара синузид лишайников**

	Гарь 5 лет	Гарь 20 лет	Гарь 40 лет
Исходное сообщество	26	45	43
Гарь 5 лет	-	30	29
Гарь 20 лет	-	-	55

Через 40 лет видовое разнообразие лишайников остается высоким, однако характерно преобладание кустистых лишайников рода кладина. Бокальчатые и трубчатые лишайники, обильные на предыдущей стадии, встречаются с малым обилием.

Степень сходства видового состава исходного сообщества и восстанавливающихся возрастает с увеличением возраста последних, однако и при давности пожара 40 лет остается невысоким (43%). Анализ видового состава и структуры разновозрастных лишайниковых синузид свидетельствует о неполном восстановлении лишайникового покрова после пожара. Считается, что в северных лесах и редколесьях восстановление лишайникового покрова равногo исходному достигается не ранее, чем через 60–80 лет (Нешатаев и др., 2002; Баккал и др., 2001).

**Восстановление запаса надземной фитомассы**

Данные таблицы 5 демонстрируют постепенное изменение запаса и структуры надземной фитомассы за 40-летний период восстановления после пожара.

Запас фитомассы на пятилетней гари формируется травами с небольшим участием кустарничков.

В следующие 10–15 лет происходит удвоение запаса надземной фитомассы живого напочвенного покрова. Изменение структуры фитомассы свидетельствует об активном восстановлении мохово-лишайникового покрова. Появляется небольшой запас лишайников и практически восстанавливается моховой пок-

ров. Однако травы продолжают формировать существенную долю (21%) фитомассы.

В течение следующих 20 лет происходит восстановление запасов лишайникового покрова. Лишайники становятся основным продуцирующим компонентом живого напочвенного покрова и формируют наибольшую долю (62%) его надземной фитомассы. Появляется отмершая часть лишайников, составляющая 11% от общей надземной фитомассы живого напочвенного покрова (табл. 5).

Существенного увеличения общего запаса фитомассы за этот период не происходит, он увеличивается всего на 23%, но перестраивается структура надземной фитомассы: существенно снижаются запас и доля трав и мхов, повышаются запас и доля кустарничков и лишайников.

Через 40 лет после пожара общий запас надземной фитомассы приравнивается к запасу не горевшего сообщества. Соотношение основных структурных элементов фитомассы также становится сходным.

#### **Восстановление лишайниково-мохово-торфянистого слоя**

За 40 лет происходит восстановление средних показателей мощности всех элементов лишайниково-мохово-торфянистого слоя (табл. 8). Под моховым покровом он наиболее мощный. Мощность торфянистого горизонта почвы под моховым покровом на 40-летней гари и в исходном сообществе приравниваются. Однако, говорить о полном восстановлении лишайниково-мохово-торфянистого слоя нельзя, поскольку под лишайниковым покровом мощность всех его составляющих почти в 2 раза меньше, что обусловлено медленным ростом лишайников.

Таблица 8

#### **Изменение мощности лишайниково-мохово-торфянистого слоя в ходе восстановления лесов после пожара (на выгоревших до минерального грунта участках), см**

Компоненты лишайниково-мохово-торфянистого слоя	Исходное сообщество	Возраст гарей, лет		
		5	20	40
Органогенный горизонт почвы	3–4	Нет	1	3,5–4,5
Мертвая часть мхов и лишайников	1–2	Нет	1,5–3	2–5
Живая часть мхов и лишайников	2–3	Нет	0,8–0,9	2,5–4,5
Всего	8–10	Нет	3,5–5	7,5–11

#### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Таким образом, на тундровых и лесных гарях в зоне лесотундры происходит восстановление растительного покрова со значительным участием сосудистых растений на первых стадиях и постепенным увеличением фитоценотической роли мхов и лишайников.

За 40 лет на месте лесной гари формируется молодой лиственнично-березовый кустарничково-лишайниково-моховой лес.

Лишайники на всех стадиях восстановления представлены большим числом видов и неуклонно наращивают обилие и запас, увеличивая фитоценотическую значимость.

Для формирования достаточно мощного и продуктивного лишайникового покрова в условиях лесотундры требуется не менее 40 лет. За это время происходит восстановление запаса и структуры надземной фитомассы.

Видовое разнообразие сосудистых растений на свежих тундровых гарях значительно выше, чем в исходной тундре до пожара. На лесных разновозрастных гарях видовое разнообразие сосудистых растений практически не меняется, но увеличивается с увеличением влажности местообитания. Коэффициент флористического сходства Жаккара сосудистых растений исходного сообщества и разновозрастных лесных гарей возрастает в процессе послепожарного восстановления.

Флористическое сходство моховых синузид исходного сообщества и разновозрастных гарей с давностью пожара увеличивается до 67%.

Видовое разнообразие лишайников на гарях определяется разнообразием местообитаний, создающимся различиями в условиях увлажнения, свойствах субстрата, а также степенью воздействия огня. На 5–20-летних гарях тундр и лесов разрастаются бокальчатые кладонии и накипные лишайники, занимая оголившийся минеральный субстрат, частично селятся и на мхах. Однако большинство из них встречаются рассеянно и единично, доминирование не выражено. С увеличением давности пожара активно внедряются трубчатые виды кладоний, представители рода *Peltigera*. При смыкании мохово-лишайникового яруса накипные виды полностью исчезают из состава сообществ. Через 40 лет при сохранении высокого видового богатства сообществ происходит разрастание кустистых лишайников рода *Cladina*.

За 40 лет происходит восстановление лишайниково-мохово-торфянистого слоя, ответственного за скорость деструкционных и почвообразующих процессов в растительном сообществе. Уровень залегания мерзлоты повышается до 40 см. Но мощность лишайниково-мохово-торфянистого слоя только под зеленомошными пятнами соответствует зональным показателям, а под лишайниковым покровом он значительно тоньше, чем в ненарушенных зональных лесах.

О полном восстановлении исходной растительности говорить рано, поскольку состав и структура сформировавшихся сообществ на гарях в возрасте 40 лет далеки от состава и структуры исходного сообщества. Признаком этого являются:

- значительные различия в соотношении лесообразующих пород в древостое;
- различие в соотношении видов травяно-кустарничкового яруса;
- различия в видовом составе и соотношении покрытия видов лишайников, высокое участие видов «гаревой свиты»;

– значительное различие видового разнообразия лишайников: в исходном сообществе зафиксировано 24 вида, на 40-летней гари значительно больше – 34. Общих видов 11, только в исходном сообществе встречаются 5 видов. Среди них потенциально ценотически значимых – два. На 40-летней гари 16 из 34 видов не найдены в исходном сообществе, 22 вида объединяют старые гари со средневозрастными и молодыми;

– мощность лишайниково-мохово-торфянистого слоя под лишайниками за 40 лет не восстанавливается полностью, в 2 меньше чем под моховой растительностью.

Значительное разнообразие условий в тундрах и лесотундровых редколесьях определяет различия в процессах послепожарного восстановления лишайникового покрова при сохранении их общей направленности. В связи с этим необходимо исследование процессов восстановления состава и структуры сообществ с доминированием лишайников в режиме мониторинга.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арчегова И.Б.* 2000. Концептуальный подход и комплексная схема природовосстановления // Восстановление земель на Крайнем Севере. Отв. ред. И.Б. Арчегова. Сыктывкар: 41–48.
- Баккал И.Ю., Горшков В.В., Ставрова Н.И.* 2005. Динамика восстановления основных компонентов бореальных сосновых лесов после пожаров // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб: 256–270.
- Гортинский Г.Б., Калинина А.В., Понятовская В.М.* 1973. К уточнению терминологии при изучении первичной биологической продуктивности // Проблемы биогеоценологии. М.: 58–71.
- Магомедова М.А.* 2006. Восстановление лишайникового покрова на гарях в предтундровых лесах Западной Сибири // Биота Ямала и проблемы региональной экологии. Научный вестник, вып. 1 (38). Салехард: 27–38.
- Морозова Л.М., Магомедова М.А., Эктова С.Н.* и др. 2006. Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. Ун-та: 1–796.
- Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф.* и др. 2002. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб: 1–153.
- Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. Под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина, В.М. Понятовской. М.-Л.: Изд-во Ан СССР: 1–530.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. 1974. М.: 1–404.

**РАЗЛИЧИЕ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ  
ЛИШАЙНИКОВ ЛИСТВЕННИЦЫ В ГОРНЫХ ЛЕСАХ  
И РЕДКОЛЕСЬЯХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА**

**Н.Ю. Рябицева**

*Экологический научно-исследовательский стационар ИЭРиЖ УрО РАН,  
ул. Зеленая горка, 21, г. Лабытнанги Ямало-Ненецкого авт. округа, 629400.  
E-mail: ecostation@lbt.salekhard.ru*

В связи с проблемой современного изменения климата, в последнее время ведутся исследования, призванные оценить, насколько лишайники, эти своеобразные организмы, чувствительны к климатическим воздействиям. Эпифитные лишайники являются неотъемлемыми компонентами биогеоценозов, усложняя их структуру, влияя на круговорот веществ и перенос энергии в сообществах (Сукачев, 1964; Трасс, 1965; Бязров, 1971, 1975, 2002). Для выявления реакции эпифитных лишайников на изменение условий среды необходимо изучение видового состава и структуры их сообществ.

Задача данного исследования произвести сравнительную оценку видовых и ценологических характеристик сообществ эпифитных лишайников склоновых лесов и редколесий горно-лесного пояса Полярного Урала с целью разработки схемы мониторинга климатических изменений с использованием эпифитных лишайников на основе их чувствительности к комплексу условий среды.

**РАЙОН И МЕСТО ИССЛЕДОВАНИЙ**

Исследования проводились в 1999–2002 гг. на территории Ямало-Ненецкого автономного округа Тюменской области в Уральской горной стране в горах восточного макросклона Полярного Урала. Район исследований расположен на границе лесотундры и северной тайги (Горчаковский, 1975; Ильина и др., 1985).

Исследования в горах Полярного Урала проводили в бассейне р. Собь на г. Сланцевая, г. Яркеу, г. Поуркеу, м. Рай-Из. Исследовали склоновые редколесья и леса горно-лесного пояса.

Горные редколесья исследовали в горах Полярного Урала в бассейне Соби в средних и нижних частях горных склонов: на г. Поуркеу на высоте 100–110 м н.у.м., на г. Сланцевой на высоте 90–110 м н.у.м., на г. Яркеу на высоте около 90 м н.у.м. (фото. 1).

Исследовали:

- лишайничные, елово-лишайничные кустарничково-моховые с ерником и багульником влажные редколесья в средних и нижних частях склонов гор и в неглубоких горных ложбинах;
- лишайничные травяно-моховые редколесья в местообитаниях с обильным и проточным увлажнением на берегах горных ручьев и в ложбинах горных стоков;
- лишайничные, елово-лишайничные ерничково-моховые и ерничково-морозково-моховые редколесья в местообитаниях с застойным и избыточным увлажнением на пологих слабо дренированных склонах и понижениях в рельефе.

Горные леса исследовали в горах Полярного Урала в бассейне Соби в средних частях горных склонов: на г. Поуркеу на высоте 120 м н.у.м., на г. Сланцевой на высотах 100–200 м н.у.м., на г. Яркеу на высоте 100 м н.у.м., на м. Рай-Из на высоте 100 м н.у.м. (фото 2).

Исследовали:

- лишайничные, елово-лишайничные, елово-березово-лишайничные, березово-лишайничные травяно-кустарничково-моховые и травяно-моховые влажные леса в средних частях пологих склонов гор;
- елово-лишайничные, березово-елово-лишайничные травяно-моховые леса в местообитаниях с обильным и проточным увлажнением вдоль берегов горных ручьев и в ложбинах стоков на склонах гор.

**МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ**

Исследовали состав и структуру эпифитных лишайносинузий на лиственнице сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), являющейся одним из доминантов древесного яруса на верхней и северной границе леса в пределах Уральского хребта (Горчаковский, 1975; Игошина, 1966; Морозова, 2002).



Фото 1. Горное лиственничное редколесье на г. Сланцевая (Полярный Урал)



Фото 2. Горный лиственничный лес на г. Сланцевая (Полярный Урал)

Исследования лишайникового покрова проводили на 13 пробных площадях в горных редколесьях с сомкнутостью крон 0,1–0,3 и на 12 пробных площадях в горных лесах с сомкнутостью крон 0,4–0,6. Описания лишайносузидий проводили на учетных площадках 5x20 см. Обследовано 280 модельных деревьев и 150 нижних ветвей.

Описания делали на учетных площадках у основания дерева и на высоте 1,3 м со стороны максимального эпифитного покрытия на 10–20 прямостоящих лиственницах 85–150 лет с диаметром ствола в среднем 10–15 см.

Для более полного выявления видового состава производили сбор образцов лишайников по всей окружности ствола от основания до высоты 2 м. Брели образцы с доступных нижних живых и сухих ветвей. Названия лишайников в тексте приведены в соответствии с «Checklist...» (Andreev et al., 1996) и «Определитель лишайников России» (1996–2003). Таксономический, географический, экологический и морфологический анализ проведен по общепризнанным методикам (Седельникова, 1990; Хермансон и др., 1998).

Для оценки влияния типа лесорастительных условий на состав и структуру эпифитных лишайносузидий анализировали различия в видовом составе, видовом разнообразии, встречаемости лишайников, частоте доминирования, покрытии видов, доминантах эпифитных группировок из горных редколесий и лесов.

Видовое разнообразие определяли: 1) числом видов на пробной площади; 2) числом видов на учетную площадку (видовой насыщенностью); 3) общим числом видов лишайников, найденных на всех учетных площадках.

Встречаемость оценивали как: 1) встречаемость видов на учетной площадке (процент ячеек с присутствием вида в пределах учетной площадки); 2) встречаемость видов на пробной площади (процент учетных площадок с присутствием вида от общего их количества); 3) общую встречаемость лишайников (процент учетных площадок, на которых обнаружены лишайники, от общего количества площадок. В том числе определяли встречаемость кустистых, листоватых и накипных видов.

Покрытие оценивали как: 1) общее проективное покрытие лишайников на учетной площадке; 2) проективное покрытие на учетной

площадке отдельных видов; 3) долю участия отдельных видов (процент покрытия вида от общего покрытия). Определяли частоту доминирования (процент учетных площадок с доминированием вида).

Исследования распределения на стволах проводили для приуроченных к основанию деревьев *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Vulpicida pinastry*, *Tuckermannopsis sepincola*, *Biatora helvola* и для приуроченных к кроне *Lecanora hagenii*, *Parmelia sulcata*, *Melanelia olivacea*, используя 2-х метровую мерную ленту и при необходимости бинокль.

Для проверки достоверности оценок использовали статистический *t*-критерий Стьюдента, оценивая разность средних и разность между долями. Для сравнения малых групп данных использовали непараметрический *U*-критерий Манна-Уитни (Биометрия, 1990).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### Различие видового состава

#### Таксономический состав

Особенности видового состава эпифитных сообществ лиственницы сибирской горных редколесий и лесов восточного макросклона Полярного Урала анализировали ранее (Рябичева, 2004, 2006).

Можно отметить, что в горных лесах видовой состав лишайников лиственницы по сравнению с горными редколесьями более разнообразен. На учетных площадках в лесах найдено 62 вида лишайников из 14 семейств и 33 родов лишайников. В редколесьях обнаружено только 54 вида из 14 семейств и 32 родов лишайников (табл. 1).

Представители пяти семейств найдены только в горных редколесьях, из них на основании стволов — виды сем. *Parmeliaceae* (3 вида), *Catillariaceae*, *Cladoniaceae* (по 1 виду), на уровне 1,3 м — виды сем. *Pyrenulaceae* и *Ramalinaceae* (по 1 виду). Виды восьми семейств обнаружены только в горных лесах. На основании стволов лиственниц в лесах найдены лишайники сем. *Cladoniaceae* (6 видов), *Caliciaceae*, *Chrysothricaceae*, *Coniocybaceae*, *Parmeliaceae* (по 1 виду). На уровне 1,3 м только в горных лесах обнаружены виды сем. *Alectoriaceae* (2 вида), *Candelariaceae*, *Mycobilimbiaceae*, *Parmeliaceae* (по 1 виду).

Таблица 1  
Таксономический анализ лишайников горных лесов  
и редколесий

Показатели	Число видов	
	горные редколесья	горные леса
всего:		
семейств	14	14
одновидовых семейств	6	6
родов	32	33
одновидовых родов	21	23
видов	54	62
на высоте 1,3 м:		
семейств	9	10
одновидовых семейств	5	5
родов	21	27
одновидовых родов	17	20
видов	29	40
на основании стволов:		
семейств	11	11
одновидовых семейств	5	4
родов	26	26
одновидовых родов	16	17
видов	46	49

В горных лесах и редколесьях найдено 11 общих семейств лишайников: *Alectoriaceae*, *Bacidiaceae*, *Cladoniaceae*, *Coniocybaceae*, *Lecanoraceae*, *Lecideaceae*, *Mycoblastaceae*, *Parmeliaceae*, *Pertusariaceae*, *Physciaceae*, *Teloschistaceae*. В горных лесах по сравнению с редколесьями больше видов в семействах *Alectoriaceae*, *Cladoniaceae*, *Coniocybaceae*. Обнаружено 28 общих родов.

В горных редколесьях на основании стволов обнаружены пять одновидовых семейств: *Bacidiaceae*, *Catillariaceae*, *Coniocybaceae*, *Pertusariaceae*, *Physciaceae*. В горных лесах на основании стволов таких семейств четыре: *Bacidiaceae*, *Caliciaceae*, *Chrysothricaceae*, *Pertusariaceae*. На высоте 1,3 м в горных редколесьях найдено пять одновидовых семейств: *Bacidiaceae*, *Lecideaceae*, *Pyrenulaceae*, *Ramalinaceae* и *Teloschistaceae*. В горных лесах одновидовые семейства на этом уровне: *Bacidiaceae*, *Coniocybaceae*, *Candelariaceae*, *Mycobilimbiaceae* и *Teloschistaceae* (табл. 2, 3).

На основании стволов лишайников по сравнению с уровнем 1,3 м и в лесах и в редколесьях видов лишайников больше. В горных редколесьях эта разница более выражена: 11 семейств (46 видов) на основании и 9 семейств (29 видов) на высоте 1,3 м. В горных лесах на осно-

вании стволов найдено 49 видов лишайников, на уровне 1,3 м – 40 видов. Пять семейств: *Cladoniaceae* (9 видов), *Mycoblastaceae* (2 вида), *Catillariaceae*, *Coniocybaceae*, *Pertusariaceae* (по 1 виду), представлены в горных редколесьях только на основании стволов лишайников. Виды четырех семейств: *Cladoniaceae* (14 видов), *Caliciaceae*, *Chrysothricaceae*, *Pertusariaceae* (по 1 виду), обнаружены только на основании стволов в горных лесах. На основании стволов лишайников по сравнению с уровнем 1,3 м в горных редколесьях больше видов в семействах *Parmeliaceae* и *Lecideaceae*. В горных лесах на основании больше видов сем. *Parmeliaceae*, а также видов сем. *Coniocybaceae*.

Только на высоте 1,3 м в горных редколесьях представлены три семейства: *Pyrenulaceae*, *Ramalinaceae*, *Teloschistaceae* (по 1 виду). В горных лесах только на 1,3 м найдены виды семейства *Physciaceae* (3 вида), *Mycobilimbiaceae* и *Teloschistaceae* (по 1 виду). На высоте 1,3 м по сравнению с основаниями стволов лишайников в горных редколесьях больше видов в семействах *Alectoriaceae*, *Lecanoraceae*, *Physciaceae*. В горных лесах здесь больше видов в семействах *Alectoriaceae* и *Lecanoraceae* (табл. 2, 3).

В горных редколесьях больше видов в родах *Tuckermannopsis* и *Vulpicida*. В горных лесах больше видов в родах *Cladonia*, *Alectoria*, *Bryoria*, *Chanoteca*, *Hypogymnia*.

Представители одиннадцати родов лишайников найдены в горных редколесьях только лишь на основании стволов лишайников (*Arctoparmelia*, *Catillaria*, *Cetraria*, *Chanoteca*, *Cladonia*, *Flavocetraria*, *Lecidea*, *Lepraria*, *Mycoblastus*, *Ochrolechia*, *Vulpicida*). В горных лесах виды шести родов лишайников обнаружены только на основании стволов (*Calicium*, *Cetraria*, *Cetrariella*, *Chrysothrix*, *Cladonia*, *Ochrolechia*).

Лишайники шести родов: *Buellia*, *Caloplaca*, *Lecidella*, *Ramalina*, *Pyrenula*, *Rinodina* найдены в горных редколесьях лишь на высоте 1,3 м. В горных лесах только на этом уровне ствола найдены виды семи родов: *Amandinea*, *Buellia*, *Caloplaca*, *Candelariella*, *Lecidella*, *Mycobilimbia*, *Lecidella*. 16 одновидовых родов найдено на основании стволов в горных редколесьях и 17 родов – в горных лесах. На высоте 1,3 м 17 одновидовых родов обнаружено в редколесьях и 20 родов – в лесах (табл. 1).

В горных редколесьях такие мезофитные виды как: *Lecidea meiocarpa*, *Lecidea nylanderi*, *Lepraria neglecta*, *Mycoblastus affinis*, *Mycoblastus alpinus*, *Vulpicida pinastri* и ксерофит *Flavocetraria cucullata*, селятся только на основания ствол, в более влажных условиях горных лесов встречаются уже не только на основаниях стволов лиственниц, но и поднимаются до уровня 1,3 м.

**Соотношение морфологических групп**

Кустистые и накипные лишайники представлены и в редколесьях и в лесах наибольшим числом видов. На основании стволов лиственниц в горных редколесьях наибольшим числом представлены кустистые (17 видов, 38%) и накипные (16 видов, 36%) виды, в горных лесах больше всего кустистых (24 вида, 49%). На высоте 1,3 м в горных редколесьях наиболее многочисленны накипные лишайники (13 видов, 45%), в горных лесах накипные также преобладают (20 видов, 53%) (табл. 2, 3).

Таблица 2

**Анализ видового состава лишайников лиственницы горных редколесий**

Показатели	Всего	На основании	На высоте 1,3 м
Число семейств лишайников:*			
всего	14	11	9
кустистых	4	3	3
листоватых	1	1	1
накипных	10	8	7
Число родов лишайников:			
всего	32	26	21
кустистых	8	7	5
листоватых	8	8	6
накипных	16	11	10
Число видов лишайников:			
всего	54	46	29
кустистых	20	17	7
листоватых	12	12	9
накипных	22	16	13
Географический анализ, число видов:			
арктоальпийские	6	6	2
гипоарктомонтанные	7	7	2
монтанные	1	1	-
бореальные	30	25	19
мультирегиональные	10	7	6
Экологические группы по отношению к режиму увлажнения, число видов:			
ксерофиты	2	2	-
ксеромезофиты	1	1	-
мезофиты	49	41	28
психрофиты	1	1	-
криофиты	1	1	1

Показатели	Всего	На основании	На высоте 1,3 м
Экологические группы по отношению к субстрату, число видов:			
эпифиты	37	29	26
эпиксилы	4	4	2
эпигеи	12	12	1
эпилиты	1	1	-

\* – число семейств, включающих кустистые, листоватые или накипные виды

**Кустистые виды**

Кустистые лишайники в горных редколесьях (20 видов, 39%) относятся к четырем семействам: *Cladoniaceae* – 9 видов, *Alectoriaceae* – 5 видов, *Parmeliaceae* – 5 видов, *Ramalinaceae* – 1 вид. В горных лесах (27 видов, 41%) – только к трем семействам: *Cladoniaceae* – 14 видов, *Alectoriaceae* – 7 видов, *Parmeliaceae* – 6 видов (табл. 2, 3).

На основании стволов кустистые лишайники в горных редколесьях относятся к семействам: *Alectoriaceae* – 3 вида, *Cladoniaceae* – 9 видов, *Parmeliaceae* – 5 видов. В горных лесах кустистые виды на основании стволов принадлежат к семействам: *Alectoriaceae* – 4 вида, *Cladoniaceae* – 14 видов, *Parmeliaceae* – 6 видов. Лишь только в горных редколесьях на основании стволов найдена кустистая бореальная *Cladonia polydactyla* (*Cladoniaceae*). Только в горных лесах на основании стволов лиственниц найдены кустистые виды, бореальные: *Cladonia carneola*, *C. cenotea*, *C. coccifera*, *C. coniocraea*, *C. glauca*, мультирегиональная *C. fimbriata*, (*Cladoniaceae*) и арктоальпийская *Cetrariella delisei* (*Parmeliaceae*).

На высоте 1,3 м кустистые лишайники в горных редколесьях (7 видов, 24%) относятся к трем семействам: *Alectoriaceae* – 5 видов, *Parmeliaceae*, *Ramalinaceae* – по 1 виду. В горных лесах на уровне 1,3 м кустистые лишайники (10 видов, 25%) относятся к двум семействам: *Alectoriaceae* – 7 видов, *Parmeliaceae* – 3 вида. Только в горных редколесьях на 1,3 м найдена кустистая бореальная *Ramalina dilacerata* (*Ramalinaceae*). Только в горных лесах на 1,3 м найдены кустистые бореальные виды: *Alectoria sarmentosa* и *Bryoria fuscescens* (сем. *Alectoriaceae*) (табл. 7, 8).

**Листоватые виды**

Листоватых лишайников в горных редколесьях (12 видов, 22%) вдвое, а в горных лесах

второе (9 видов, 15%) меньше, чем кустистых и накипных (все из сем. *Parmeliaceae*) (табл. 2, 3).

На основании стволов листоватых лишайников в горных редколесьях только немногим меньше (12 видов, 27%), чем кустистых и накипных. В горных лесах на основании стволов листоватых видов уже вдвое меньше (9 видов, 18%), чем кустистых и накипных. Только в горных редколесьях на основании стволов собраны листоватые гипоарктомонтанные *Arctoparmelia centrifuga*, *Vulpicida juniperinus* и бореальный *Tuckermannopsis ciliaris* (*Parmeliaceae*).

На высоте 1,3 м число листоватых лишайников в горных редколесьях (9 видов, 31%) почти равно числу кустистых. В горных лесах на высоте 1,3 м листоватых эпифитов (10 видов, 25%), как и кустистых видов также вдвое меньше, чем накипных. Только в горных лесах на 1,3 м найдена листоватая бореальная *Hypogymnia austeroidea* (*Parmeliaceae*) (табл. 7, 8).

#### Накипные виды

Накипные лишайники, найденные в горных редколесьях (22 вида, 41%), относятся к десяти семействам: *Lecanoraceae* (6 видов), *Lecideaceae* (3 вида), *Physciaceae* (3 вида), *Coniocybaseae* (2 вида), *Mycoblastaceae* (2 вида), *Bacidiaceae*, *Catillariaceae*, *Pertusariaceae*, *Pyrenulaceae*, *Teloschistaceae* (по 1 виду). Накипные лишайники, обнаруженные в горных лесах (26 видов, 42%), принадлежат к двенадцати семействам: *Lecanoraceae* (6 видов), *Coniocybaseae* (3 вида), *Lecideaceae* (3 вида), *Physciaceae* (3 вида), *Bacidiaceae* (1 вид), *Mycoblastaceae* (2 вида), *Caliciaceae*, *Candelariaceae*, *Mycobilimbiaceae*, *Chrysothricaceae*, *Pertusariaceae*, *Teloschistaceae* (по 1 виду) (табл. 2, 3).

На основании стволов найденные в горных редколесьях накипные лишайники относятся к семи семействам: *Lecanoraceae* (5 видов), *Lecideaceae* (3 вида), *Mycoblastaceae* (2 вида), *Bacidiaceae*, *Coniocybaseae*, *Pertusariaceae*, *Physciaceae* (по 1 виду). В горных лесах обнаруженные здесь накипные лишайники (16 видов, 33%) относятся к восьми семействам: *Lecanoraceae* (4 вида), *Lecideaceae* (3 вида), *Coniocybaseae* (2 вида), *Mycoblastaceae* (2 вида), *Bacidiaceae*, *Caliciaceae*, *Chrysothricaceae*, *Pertusariaceae* (по 1 виду). Только в горных редколесьях на основании стволов найдена накипная арктоальпийская *Catillaria chalybeia* (*Catillariaceae*). Только в горных лесах на основании ство-

лов найдены накипные бореальные виды: *Calicium trabinellum* (*Caliciaceae*), *Chrysothrix chlorina* (*Chrysothricaceae*), *Chanotheca brunneola* (*Coniocybaseae*).

Обнаруженные на высоте 1,3 м, накипные лишайники в горных редколесьях принадлежат к шести семействам: *Lecanoraceae* (6 видов), *Physciaceae* (3 вида), *Bacidiaceae*, *Lecideaceae*, *Pyrenulaceae*, *Teloschistaceae* (по 1 виду). Только в горных редколесьях на 1,3 м найдена накипная бореальная *Pyrenula dermatodes* (*Pyrenulaceae*). В горных лесах, обнаруженные на высоте 1,3 м, накипные лишайники принадлежат к девяти семействам: *Lecanoraceae* (6 видов), *Lecideaceae* (3 вида), *Mycoblastaceae* (2 вида), *Physciaceae* (3 вида), *Bacidiaceae*, *Candelariaceae*, *Coniocybaseae*, *Mycobilimbiaceae*, *Teloschistaceae* (по 1 виду). Только в горных лесах на уровне 1,3 м найдены накипные мультирегиональная *Candelariella vitellina* (*Candelariaceae*) и арктобореальная *Mycobilimbia carneoalbida* (*Mycobilimbiaceae*) (табл. 7, 8).

Таблица 3

Анализ видового состава лишайников  
лиственницы горных лесов

Показатели	Всего	На основании	На высоте 1,3 м
Число семейств лишайников:*			
всего	14	11	11
кустистых	3	3	2
листоватых	1	1	1
накипных	12	8	9
Число родов лишайников:			
всего	33	26	27
кустистых	8	8	5
листоватых	7	7	7
накипных	18	11	15
Число видов лишайников:			
всего	62	49	40
кустистых	27	24	10
листоватых	9	9	10
накипных	26	16	20
Географический анализ, число видов:			
арктоальпийские	7	6	3
гипоарктомонтанные	4	4	3
монтанные	2	2	1
арктобореальные	1	-	1
бореальные	36	28	25
мультирегиональные	12	9	7
Экологические группы по отношению к режиму увлажнения, число видов:			
ксерофиты	2	2	1
ксеромезофиты	1	-	1

Показатели	Всего	На основании	На высоте 1,3 м
мезофиты	56	44	37
психрофиты	2	2	-
криофиты	1	1	1
Экологические группы по отношению к субстрату, число видов:			
эпифиты	38	25	
эпиксилы	8	8	
эпигеи	16	16	

\* – число семейств, включающих кустистые, листоватые или накипные виды

### Соотношения географических элементов

Бореальные виды преобладают в горных редколесьях (30 видов, 56%) и горных лесах (36 видов, 58%), охватывая более половины видового состава. На основании стволов бореальных видов больше в горных лесах, чем в редколесьях. На высоте 1,3 м доля бореальных выше в горных редколесьях, за счет того, что большая часть арктоальпийских, гипоарктомонтанных и монтанных видов селиться здесь при основании стволов (табл. 2, 3).

### Соотношения экологических групп по отношению к режиму увлажнения

Доля мезофитов в горных редколесьях и горных лесах – 91%. Доля видов лишайников, приуроченных к засушливым местообитаниям, холодостойких видов влажных местообитаний, видов холодных и сухих местообитаний в горных редколесьях в сумме составляет 9%, в горных лесах – 10% (табл. 2, 3). Преобладающая часть ксерофитов, ксеромезофитов, психрофитов и криофитов относится к арктоальпийским видам. Большая часть из них растут у основания стволов и имеют на лиственнице низкую встречаемость и обилие (табл. 7).

### Соотношения экологических групп по отношению к субстрату

К облигатным эпифитам в горных редколесьях, относятся только 37 видов лишайников (69% всех видов). В горных лесах к облигатным эпифитам относятся 38 видов (61%). Видовой состав облигатных эпифитов растущих в горных редколесьях на основании стволов (29 видов) и на высоте 1,3 м (26 видов) довольно схож. В горных лесах напротив число облигатных эпифитов на уровне 1,3 м значительно больше. Видимо это связано с конкурентным давлением мхов на основании стволов и уровнем освещенности и влажности в более сомк-

нутых древостоях горных лесов. На основаниях стволов в горных лесах значительно число видов, приуроченных к почве и сухой древесине (табл. 2, 3).

В горных лесах на лиственницах найдено больше видов лишайников, чаще встречающихся на почве, это виды рода *Cladonia*, *Alectoria ochroleuca*, *Flavocetraria cucullata*, *Flavocetraria nivalis*, *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Ochrolechia frigida*. Также больше в горных лесах эпиксильных видов (*Calicium trabinellum*, *Chanotheca brunneola*, *Cladonia carneola*, *C. cenotea*, *C. coniocraea*, *C. fimbriata*, *C. sulphurina*, *Hypocenomyce scalaris*, *Lecanora symmicta*). Только в редколесьях из эпиксильных видов найдена на лиственнице *Cladonia polydactyla*. Из эпилитов только *Arctoparmelia centrifuga* найдена на основании стволов лиственниц в горных редколесьях.

### Виды вне учетных площадок

Всего на *Larix sibirica* с учетом видов, найденных вне учетных площадок, в горных редколесьях обнаружено 56 видов лишайников, принадлежащих к 33 родам, 14 семействам. В горных лесах всего обнаружено 63 вида лишайников из 33 родов и 14 семейств (табл. 4).

Таблица 4

Число видов лишайников на лиственнице в горных лесах и редколесьях

Расположение видов	Число видов	
	горные редколесья	горные леса
В целом на дереве	56	63
В нижней части ствола (0-0,5 м)	45	52
В средней части ствола (0,5-2м)	32	41
На нижних живых ветвях	21	17
На нижних сухих ветвях	15	19

В нижней части стволов (0–0,5 м) в горных редколесьях обнаружено 80% всех видов лишайников, в горных лесах – 83% всех видов. В средней части стволов (0,5–2 м) в редколесьях собраны 57% видов, в лесах – 65% видов (табл. 4). Вне учетных площадок в горных редколесьях единично найдены только два вида лишайников, в нижней части ствола: *Asahinea chrysantha* (*Parmeliaceae*) и в средней части ствола – *Bryoria fuscescens* (*Alectoriaceae*). В горных лесах вне учетных площадок найдена только *Parmelia saxatilis* (*Parmeliaceae*) в средней части ствола.

На живых ветвях лишайниц в горных редколесьях обнаружено 22 вида лишайников или 39% всех видов, поселяющихся на лишайнице, из 16 родов и 6 семейств: *Parmeliaceae* – 10 видов, *Lecanoraceae* – 6 видов, *Physciaceae* – 3 вида, *Alectoriaceae*, *Vacidiaceae*, *Teloschistaceae* – по 1 виду. Из них 2 вида кустистых, 9 листоватых и 10 накипных лишайников. Бореальных видов 57%. Мезофиты составляют 100%. Найден один эпиксильный вид (*Lecanora symmicta*), остальные лишайники – облигатные эпифиты.

На живых ветвях лишайниц в горных лесах найдено 17 видов лишайников или 27% всех видов, характерных для лишайницы, из 14 родов и 6 семейств: *Parmeliaceae* – 10 видов, *Lecanoraceae* – 3 видов, *Alectoriaceae*, *Vacidiaceae*, *Candelariaceae*, *Physciaceae* – по 1 виду. Из них 2 кустистых, 9 листоватых и 6 накипных видов лишайников. Бореальных видов 59%. Мезофиты составляют 94%. Все виды – облигатные эпифиты (табл. 9).

На сухих ветвях лишайниц в горных редколесьях найдено 15 видов лишайников, в горных лесах – 19 видов. Виды рода *Cladonia* обнаружены на ветвях только в горных лесах (табл. 9).

### Различие видового разнообразия

#### Общее число видов

В целом 68 видов лишайников найдено на лишайнице в горных лесах и редколесьях. В горных лесах (62 вида), по сравнению с горными редколесьями (54 вида) найдено видов больше. Обнаружено 47 общих видов. Сходство видовых составов лишайников лишайницы горных редколесий и лесов – 81% (по: Василевич, 1969).

На основании стволов набор видов в горных лесах (49 видов, 72% всех видов), по сравнению с горными редколесьями (45 видов, 66%), лишь немного разнообразнее. 40 видов найдено на основании стволов и в лесах, и в редколесьях. Сходство (с учетом встречаемости видов) высокое – 82%. Только в редколесьях на основании стволов найдено пять видов лишайников. Десять видов встретились на основании только в лесах (табл. 5, 7).

На высоте 1,3 м набор видов значительно разнообразнее в горных лесах (40 видов, 59% всех видов), чем в редколесьях (29 видов, 43%). На 1,3 м найдено 27 общих видов лишайников. Сходство (с учетом встречаемости видов) 77%.

Только в редколесьях найдены два вида лишайников. Пять видов встретились на высоте 1,3 м только в лесах (табл. 6, 8).

В горных редколесьях набор видов на основании стволов (45 видов) лишайниц, по сравнению с уровнем 1,3 м (29 видов), значительно разнообразнее. Только 21 вид найден и на основании стволов и на уровне 1,3 м (сходство с учетом встречаемости видов 40%). 25 видов (или 46%) лишайников найдено в горных редколесьях только на основании стволов. Восемь видов лишайников: *Bryoria fremontii*, *Bryoria capillaris*, *Buellia schaereri*, *Caloplaca holocarpa*, *Lecidella euphorea*, *Pyrenula dermatodes*, *Rinodina archaea*, *Ramalina dilacerate*, встретились в горных редколесьях только на высоте 1,3 м (табл. 7, 8).

В горных лесах на основании стволов найдено 49 видов лишайников, на высоте 1,3 м – 40 видов. Только 29 видов общие. Сходство, с учетом встречаемости видов, как и в редколесьях, не высокое – 45%. Только на основании стволов в горных лесах найдено 22 вида (или 35%) лишайников. Тринадцать видов лишайников: *Alectoria sarmentosa*, *Amandinea punctata*, *Bryoria fuscescens*, *Bryoria capillaris*, *Buellia schaereri*, *Candelariella vitellina*, *Chaenotheca chrysocephala*, *Caloplaca holocarpa*, *Hypogymnia austerooides*, *Lecanora* sp., *Lecidella euphorea*, *Mycobilimbia carneoalbida*, *Rinodina archaea*, встретились в горных лесах только на высоте 1,3 м (табл. 7, 8).

#### Число видов на пробной площади

На основании стволов лишайниц на пробных площадях в горных редколесьях найдено от 8 до 27 видов лишайников, в среднем 19 видов. В горных лесах найдены 10-31 вид лишайников, в среднем 18 (табл. 4). Различий в числе видов (по *U*-критерию для малых выборок) нет. На основании стволов и в лесах, и в редколесьях по числу видов на пробной площади преобладают накипные и листоватые виды (по 7 видов в среднем). Разницы между числом видов кустистых, листоватых и накипных лишайников нет (табл. 5).

На высоте 1,3 м на пробных площадях в горных редколесьях найдено от 8 до 22 видов лишайников, в среднем 16 видов. В горных лесах – от 14 до 26 видов, в среднем 20 видов (табл. 5). При сравнении (по *U*-критерию) групп данных по количеству видов на пробной площади в редколесьях и лесах достоверность

их различий не выявляется. Преобладают на 1,3 м в лесах листоватые и накипные (по 8 видов в среднем), в редколесьях – накипные виды (7 видов в среднем). Разница между числом видов на пробной площади оказалась достоверной только для листоватых лишайников ( $U_{\phi}=25,0 < U_{st}=35, P < 0,01$ ) (табл. 6).

Таблица 5

**Структура эпифитных сообществ лиственницы в горных редколесьях и лесах на основании стволов**

Тип лесного сообщества	Ценоотические показатели			
	общее	кустистых	листоватых	накипных
Общее число видов:				
горные редколесья	45	17	12	16
горные леса	49	24	9	16
Число видов на пробной площади:				
горные редколесья	18,5	4,7	6,9	6,9
горные леса	18,1	5,7	5,9	6,5
Число видов на учетной площадке (видовая насыщенность):				
горные редколесья	6,3±0,2	0,7±0,1	3,9±0,1	1,8±0,1
горные леса	6,8±0,2	1,2±0,1	3,4±0,1	2,2±0,1
Встречаемость лишайников, %:				
горные редколесья	99	42	97	95
горные леса	100	75	99	99
Проективное покрытие, %:				
горные редколесья	33,1±3,2	1,7±0,2	16,7±0,7	14,7±0,6
горные леса	49,5±3,1	2,7±0,2	26,6±0,9	20,2±0,8
Доля лишайников в покрытии, %:				
горные редколесья	100	5,2	50,4	44,4
горные леса	100	5,4	53,8	40,8

Различия между числом видов лишайников на основании стволов и числом видов на высоте 1,3 м и в горных редколесьях и в горных лесах не достоверны. Разницы между числом видов кустистых, листоватых нет.

**Видовая насыщенность**

На основании стволов лиственниц на учетных площадках в редколесьях встречается 0–16 видов лишайников, в среднем 6 видов (коэффициент вариации 38%), в лесах – 3–15 видов, в среднем – 7 (коэффициент вариации 39%). Преобладают на учетных площадках в лесах и редколесьях по общему числу видов кустистые и накипные виды, а по видовой насыщенности эпифитных сообществ листоватые виды (4 вида

в среднем в редколесьях и 3 вида в лесах). Видовая насыщенность эпифитных сообществ кустистыми лишайниками в лесах и редколесьях на основаниях стволов лиственницы и на уровне 1,3 м наименьшая (табл. 4). Различия в числе видов на учетной площадке между редколесьями и лесами достоверны, но не велики ( $t=1,83, P < 0,1$ ). Разница между числом видов кустистых ( $t=3,54$ ), листоватых ( $t=3,54$ ) и накипных ( $t=2,83$ ) видов оказалась достоверна и значительна ( $P < 0,01$ ) (табл. 5).

Таблица 6

**Структура эпифитных сообществ лиственницы в горных редколесьях и лесах на высоте 1,3 м**

Тип лесного сообщества	Ценоотические показатели			
	общее	кустистых	листоватых	накипных
Общее число видов:				
горные редколесья	29	7	9	13
горные леса	40	10	10	20
Число видов на пробной площади:				
горные редколесья	15,8	2,8	6,0	6,8
горные леса	19,5	4,2	7,8	7,6
Число видов на учетной площадке (видовая насыщенность):				
горные редколесья	5,7±0,3	0,8±0,1	2,3±0,1	2,6±0,2
горные леса	8,7±0,3	1,4±0,1	4,4±0,1	2,9±0,1
Встречаемость лишайников, %:				
горные редколесья	98	51	96	84
горные леса	100	83	100	93
Проективное покрытие, %:				
горные редколесья	33,4±3,8	0,8±0,1	21,9±1,7	10,8±2,4
горные леса	30,8±3,6	1,6±0,2	15,2±2,0	14,0±0,9
Доля лишайников в покрытии, %:				
горные редколесья	100	2,3	65,6	32,2
горные леса	100	5,2	49,4	45,4

На высоте 1,3 м на учетных площадках в горных редколесьях встречается 0–14 видов лишайников, 6 видов в среднем (коэффициент вариации 54%), в лесах – 0–16 видов, 9 видов в среднем (коэффициент вариации 33%). Различия в числе видов в числе видов на учетной площадке достоверны и велики ( $t=7,07, P < 0,01$ ). В редколесьях на 1,3 м и по общему числу видов и по видовой насыщенности преобладают накипные виды (3 вида в среднем). В лесах по общему числу видов преобладают

накипные виды, а по видовой насыщенности эпифитных сообществ – листоватые (4 вида в среднем) (табл. 5). Достоверно ( $P < 0,01$ ) различаются эпифитные сообщества лесов и редколесий по видовой насыщенности листоватыми ( $t = 14,85$ ) и кустистыми ( $t = 4,24$ ) видам. Разницы между числом накипных нет (табл. 6).

Для горных редколесий разница между числом видов на учетной площадке на основании стволов и числом видов на высоте 1,3 м достоверна, но не велика ( $t = 1,74$ ,  $P < 0,1$ ). Сильнее различаются эпифитные сообщества по видовой насыщенности на разных уровнях ствола листоватыми ( $t = 11,31$ ,  $P < 0,01$ ) видам. Также достоверна разница по накипным ( $t = 3,58$ ,  $P < 0,01$ ) видам. Разницы по насыщенности кустистыми видами нет (табл. 5, 6).

Для горных лесов разница между числом видов на учетной площадке на основании стволов и числом видов на высоте 1,3 м достоверна и значительна ( $t = 5,27$ ,  $P < 0,01$ ). Различается достоверно число листоватых ( $t = 7,07$ ,  $P < 0,01$ ) и накипных ( $t = 4,95$ ,  $P < 0,01$ ) видов. Разницы по видовой насыщенности кустистыми видами нет (табл. 5, 6).

#### **Различие встречаемости лишайников**

##### **Общая встречаемость лишайников**

На основании стволов лишайники найдены в горных редколесьях и лесах на 100% листовенниц. На высоте 1,3 м в редколесьях лишайники обнаружены на 98% стволов, в лесах – на 100% (табл. 5, 6).

##### **Встречаемость морфологических групп**

На основании стволов на листовеннице в горных редколесьях часто встречаются накипные (на 95% стволов) и листоватые (на 97%) лишайники. Встречаемость кустистых (42%) в два раза меньше. В лесах очень высока встречаемость накипных и листоватых (на 99% стволов) лишайников. Встречаемость кустистых (75%) значительно меньше (табл. 5).

На высоте 1,3 м в горных редколесьях константно встречаются накипные (на 84% деревьев) и листоватые (на 96% деревьев) лишайники. Встречаемость кустистых лишайников почти вдвое ниже (51%). В горных лесах высокую встречаемость имеют и накипные (на 93% деревьев) и листоватые (на 100% деревьев) и кустистые виды (83%) (табл. 6).

##### **Встречаемость видов на пробной площади**

##### **На основании стволов**

Встречаемость лишайников на основании стволов в горных редколесьях по разным про-

бным площадям изменяется от 67% до 100%. В горных лесах встречаемость лишайников по разным пробным площадям составляет 100%.

Наиболее распространенными (с высокой встречаемостью,  $p \geq 50\%$ ) на основании стволов листовенниц в горных редколесьях явились четыре вида лишайников: *Vulpicida pinastri* (встречаемость 91,2%), *Parmeliopsis ambigua* (90,4%), *Biatora helvola* (87,8%), *Parmeliopsis hyperopta* (87,8%). В горных лесах на основании стволов листовенниц наиболее распространенными явились также: *Parmeliopsis ambigua* (94,1%), *Parmeliopsis hyperopta* (93,3%), *Vulpicida pinastri* (71,1%), *Biatora helvola* (68,1%) (табл. 7).

К видам, встреченным более чем на 10% всех деревьев (с  $10\% \leq p \leq 50\%$ ), на основании стволов в горных редколесьях можно отнести только три вида лишайников: *Tuckermannopsis sepincola* (36,7%), *Hypogymnia physodes* (33,2%), *Melanelia olivacea* (22,4%). В горных лесах таких видов четыре: *Lecidea nylanderii* (56,3%), *Hypogymnia physodes* (24,4%), *Tuckermannopsis sepincola* (24,4%), *Melanelia olivacea* (14,8%) (табл. 7).

Наименее распространенными (с  $p < 10\%$ ) на основании стволов листовенниц в горных редколесьях явились 38 видов лишайников. Эти виды составляют четыре пятых от обнаруженных на этом уровне видов эпифитов. 8 (18%) видов лишайников: *Arctoparmelia centrifuga*, *Chrysothrix chlorina*, *Cladonia chlorophaea*, *C. ochrochlora*, *C. sulphurina*, *Flavocetraria nivalis*, *Tuckermannopsis ciliaris*, *Vulpicida juniperinus*, встретились только один раз. В горных лесах на основании стволов 41 вид лишайников можно отнести к наименее распространенным (табл. 7). 9 (18%) видов лишайников: *Bryoria fremontii*, *Bryoria* sp., *Cetraria isladica*, *Cetrariella delisei*, *Chanoteca brunneola*, *Chaenotheca chrysocephala*, *Cladonia coccifera*, *C. glauca*, *Flavocetraria nivalis*, встретились в горных лесах на основании стволов лишь однажды.

Для 4 видов лишайников (двух накипных и двух листоватых), найденных на листовеннице на основании стволов и в лесах и в редколесьях, выявлена достоверная разница по значениям встречаемости на пробной площади, с вероятностью 0,99: *Lecidea nylanderii* ( $t_{\phi} = 10,65$ ), *Vulpicida pinastri* ( $t_{\phi} = 3,21$ ), *Biatora helvola* ( $t_{\phi} = 2,96$ ); с вероятностью 0,98: *Tuckermannopsis sepincola* ( $t_{\phi} = 2,26$ ) (табл. 7).

Встречаемость, покрытие и доля участия в покрытии видов лишайников лиственницы в горных редколесьях и лесах на основании стволов

Виды	Встречаемость, %*		Покрытие, %		Доля вида, %	
	горные редколесья	горные леса	горные редколесья	горные леса	горные редколесья	горные леса
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	90 (85–94)	94 (89–97)	4,0±0,5	6,5±0,6	15,4	11,6
<i>P. hyperopta</i>	88 (81–92)	93 (88–96)	3,8±0,4	20,0±1,4	14,3	36,0
<i>Vulpicida pinastri</i>	91 (85–95)	71 (63–78)	2,6±0,3	1,6±0,2	9,9	2,9
<i>Biatora helvola</i>	88 (81–92)	68 (60–75)	10,0±1,1	11,3±1,0	38,0	20,4
<i>Cladonia spp.</i>	23 (17–31)	49 (41–57)	0,6±0,2	2,0±0,3	2,4	3,5
<i>Lecidea nylanderii</i>	6 (3–11)	56 (48–64)	0,1±0,0	7,9±1,0	0,3	14,1
<i>Tuckermannopsis sepincola</i>	37 (29–45)	24 (18–32)	0,3±0,1	0,3±0,1	1,2	0,6
<i>Hypogymnia physodes</i>	33 (26–41)	24 (18–32)	2,1±0,5	0,9±0,2	8,1	1,6
<i>Mycoblastus spp.</i>	9 (5–15)	31 (24–39)	0,2±0,1	1,4±0,3	0,7	2,4
<i>Melanelia olivacea</i>	22 (16–30)	15 (10–22)	0,2±0,1	0,2±0,1	0,7	0,3
<i>Bryoria simplicior</i>	10 (6–16)	14 (9–21)	0,1±0,0	0,1±0,0	0,2	0,2
<i>Hypogymnia bitterii</i>	10 (6–15)	10 (6–17)	0,2±0,1	0,2±0,1	0,7	0,3
<i>Japewia tornolnsis</i>	11 (7–17)	9 (5–15)	0,1±0,0	0,1±0,0	0,2	0,1
<i>Lepraria neglecta</i>	12 (8–19)	7 (4–12)	0,4±0,1	0,3±0,1	1,6	0,5
<i>Lecanora pulicaris</i>	10 (6–15)	6 (3–11)	0,1±0,0	+	0,2	0,1
<i>Parmelia sulcata</i>	9 (5–15)	4 (2–9)	0,1±0,0	0,1±0,0	0,3	0,1
<i>Ochrolechia frigida</i>	8 (5–14)	2 (1–6)	0,3±0,1	0,1±0,0	1,0	0,1
<i>Hypocenomyce scalaris</i>	3 (1–7)	7 (4–12)	+	0,6±0,2	0,1	1,1
<i>Usnea hirta</i>	2 (1–6)	7 (4–12)	+	+	+	0,1
<i>Cladonia cornuta</i>	3 (1–8)	5 (3–10)	0,1±0,0	0,1±0,0	0,2	0,2
<i>C. deformis</i>	3 (1–8)	5 (3–10)	0,3±0,2	0,1±0,0	1,0	0,3
<i>C. ectocyna</i>	5 (2–10)	4 (2–8)	0,1±0,0	+	0,3	+
<i>C. cenotea</i>	-	8 (5–14)	-	0,2±0,1	-	0,4
<i>Mycoblastus alpinus</i>	3 (1–8)	4 (2–9)	0,1±0,0	0,3±0,1	0,3	0,5
<i>Imshaugia aleurites</i>	5 (2–10)	3 (1–7)	0,1±0,0	+	0,3	0,1
<i>Lecanora hagenii</i>	5 (2–10)	2 (1–6)	+	+	0,1	0,1
<i>Chrysothrix chlorina</i>	-	7 (4–13)	-	0,3±0,1	-	0,5
<i>Bryoria spp.</i>	7 (4–12)	-	+	-	0,2	-
<i>Flavocetraria cucullata</i>	1 (0–5)	4 (2–9)	+	+	+	0,1
<i>Cladonia pleurota</i>	2 (1–6)	4 (2–8)	0,1±0,0	+	0,2	0,1
<i>Amandinea punctata</i>	4 (2–9)	1 (0–5)	+	+	+	+
<i>Evernia mesomorpha</i>	1 (0–5)	4 (2–8)	+	+	0,1	+
<i>Lecidea meiocarpa</i>	3 (1–8)	1 (0–5)	+	+	0,1	+
<i>Mycoblastus affinis</i>	1 (0–5)	3 (1–7)	+	0,1±0,0	+	0,1
<i>Ochrolechia spp.</i>	5 (2–10)	-	0,3±0,1	-	1,2	-
<i>Lecanora symmicta</i>	3 (1–7)	1 (0–5)	+	+	0,1	+
<i>Cladonia ochrochlora</i>	1 (0–4)	3 (1–7)	0,1±0,0	+	0,3	0,1
<i>Alectoria ochroleuca</i>	1 (0–5)	1 (0–5)	+	+	+	+
<i>Cladonia subulata</i>	1 (0–5)	1 (0–5)	+	+	0,1	+
<i>C. coniocraea</i>	-	2 (1–6)	-	+	-	0,1
<i>C. fimbriata</i>	-	2 (1–6)	-	0,1±0,0	-	0,2
<i>C. chlorophaea</i>	1 (0–4)	1 (0–5)	+	+	+	+
<i>C. sulphurina</i>	1 (0–4)	1 (0–5)	+	+	0,1	0,1
<i>Bryoria sp.</i>	1 (0–5)	1 (0–4)	+	+	0,1	+
<i>Cetraria isladica</i>	1 (0–5)	1 (0–4)	+	+	+	+
<i>Catillaria chalybeia</i>	2 (1–6)	-	+	-	+	-
<i>Calicium trabinellum</i>	-	1 (0–5)	-	+	-	0,1
<i>Chanoteca melanotheca</i>	1 (0–4)	1 (0–5)	+	0,1±0,0	+	0,2
<i>Cladonia carneola</i>	-	1 (0–5)	-	+	-	+

Виды	Встречаемость, %*		Покрытие, %		Доля вида, %	
	горные редколесья	горные леса	горные редколесья	горные леса	горные редколесья	горные леса
<i>Cladonia polydactyla</i>	1 (0–5)	-	+	-	0,1	-
<i>Lecanora sp.</i>	1 (0–5)	-	+	-	0,1	-
<i>Bryoria fremontii</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>Cetrariella delisei</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>Chanoteca brunneola</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>Chaenotheca chrysocephala</i>	1 (0–4)	-	+	-	+	-
<i>Cladonia coccifera</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>C. glauca</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	0,1
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	1 (0–4)	-	+	-	+	-
<i>Vulpicida juniperinus</i>	1 (0–4)	-	+	-	+	-
<i>Tuckermannopsis ciliaris</i>	1 (0–4)	-	+	-	+	-
кустистых	42	75	1,7±0,2	2,7±0,2	5,2	5,4
листоватых	97	99	16,7±0,7	26,6±0,9	50,4	53,8
накипных	95	99	14,7±0,6	20,2±0,8	44,4	40,8

\* – в скобках нижняя и верхняя доверительные границы, значения границ соответствуют доверительной вероятности 0,95; «-» – отсутствие вида, «+» – покрытие и доля участия вида менее 0,1%

### На высоте 1,3 м

Встречаемость лишайников на уровне 1,3 м в горных редколесьях по разным пробным площадям изменяется от 88% до 100%. В горных лесах на этом уровне ствола встречаемость лишайников по разным пробным площадям не изменяется и составляет 100%.

Наиболее распространенными (с высокой встречаемостью,  $p \geq 50\%$ ) на высоте 1,3 м в горных редколесьях явились только два вида – *Melanelia olivacea* (встречаемость 90,7%) и *Lecanora hagenii* (64,3%). В горных лесах наиболее распространенными явились шесть видов: *Melanelia olivacea* (87,1%), *Lecanora hagenii* (74,2%), *Parmelia sulcata* (58,3%), *Bryoria simplicior* (65,9%), *Hypogymnia physodes* (63,6%), *Parmeliopsis ambigua* (63,6%) (табл. 8).

К видам, встреченным в горных редколесьях более чем на 10% всех деревьев (с  $10\% \leq p \leq 50\%$ ), на высоте 1,3 м можно отнести одиннадцать лишайников: *Amandinea punctata* (40,0%), *Parmelia sulcata* (38,6%), *Japewia tornoënsis* (36,4%), *Biatora helvola* (35,0%), *Bryoria simplicior* (33,6%), *Lecanora symmicta* (30,0%), *Evernia mesomorpha* (29,3%), *Lecanora sp.* (25,7%), *Hypogymnia physodes* (22,1%), *Vulpicida pinastri* (22,1%), *Parmeliopsis ambigua* (19,3%). В горных лесах на высоте 1,3 м к таким видам можно отнести только девять видов лишайников: *Japewia tornoënsis* (56,1%), *Vulpicida pinastri* (54,5%), *Biatora helvola* (53,8%), *Hypogymnia bitteri* (53,8%), *Evernia mesomorpha* (44,7%), *Amandinea punctata* (31,1%), *Parmeliopsis hyperopta* (28,0%), *Imshaugia aleurites* (24,2%), *Lecanora symmicta* (20,5%) (табл. 8).

Наименее распространенными (с  $p < 10\%$ ) на высоте 1,3 м в горных редколесьях на лиственнице явились 16 видов лишайников, такие виды составляют три пятых от обнаруженных на этом уровне видов. В горных лесах на высоте 1,3 м наиболее распространенными явились 25 видов лишайников, или 63% от обнаруженных на этом уровне видов (табл. 8). В горных редколесьях шесть видов (21%): *Alectoria ochroleuca*, *Bryoria fremontii*, *Bryoria capillaries*, *Hypocenomyce scalaris*, *Pyrenula dermatodes*, *Ramalina dilacerate*, обнаружены единично. В лесах десять видов (25%): *Bryoria fuscescens*, *Buellia schaeereri*, *Caloplaca holocarpa*, *Candelariella vitellina*, *Chanoteca chrysocephala*, *Hypogymnia austeroïdes*, *Lecanora sp.*, *Lepraria neglecta*, *Mycobilimbia carnealbida*, *Rinodina archaea* встречены лишь один раз.

Для 14 видов лишайников, найденных на лиственнице на высоте 1,3 м и в лесах и в редколесьях выявлена достоверная разница по значениям встречаемости на пробной площади, с вероятностью 0,99: *Parmeliopsis ambigua* ( $t_{\phi} = 8,29$ ), *Hypogymnia bitteri* ( $t_{\phi} = 8,10$ ), *Hypogymnia physodes* ( $t_{\phi} = 7,60$ ), *Vulpicida pinastri* ( $t_{\phi} = 5,81$ ), *Bryoria simplicior* ( $t_{\phi} = 5,63$ ), *Lecanora sp.* ( $t_{\phi} = 4,55$ ), *Parmelia sulcata* ( $t_{\phi} = 3,32$ ), *Japewia tornoënsis* ( $t_{\phi} = 3,31$ ), *Imshaugia aleurites* ( $t_{\phi} = 3,27$ ), *Biatora helvola* ( $t_{\phi} = 3,17$ ), *Parmeliopsis hyperopta* ( $t_{\phi} = 3,02$ ), *Evernia mesomorpha* ( $t_{\phi} = 2,66$ ); с вероятностью 0,98: *Tuckermannopsis sepincola* ( $t_{\phi} = 2,36$ ), *Buellia schaeereri* ( $t_{\phi} = 2,29$ ). Из ряда среагировавших видов лишайников два кустистых вида, 8 листоватых и 4 накипных (табл. 8).

Встречаемость, покрытие и доля участия в общем покрытии видов лишайников листовенницы в горных редколесьях и лесах на высоте 1,3 м

Виды	Встречаемость, %*		Покрытие, %		Доля вида, %	
	горные редколесья	горные леса	горные редколесья	горные леса	горные редколесья	горные леса
<i>Lecanora hagenii</i>	64 (56–72)	74 (66–81)	3,3±0,5	8,2±0,9	9,1	19,8
<i>Bryoria simplicior</i>	34 (26–42)	66 (57–73)	0,3±0,0	1,2±0,1	0,8	2,9
<i>Parmelia sulcata</i>	39 (31–47)	58 (50–66)	0,6±0,1	1,5±0,4	1,8	3,6
<i>Japewia tornolnsis</i>	36 (29–45)	56 (48–64)	0,6±0,1	1,8±0,3	1,6	4,2
<i>Biatora helvola</i>	35 (28–43)	54 (45–62)	2,2±0,5	7,4±1,3	6,0	17,9
<i>Hypogymnia physodes</i>	22 (16–30)	64 (55–71)	0,3±0,1	3,2±0,5	0,9	7,7
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	19 (14–27)	64 (55–71)	0,2±0,0	1,1±0,1	0,6	2,8
<i>Vulpicida pinastri</i>	22 (16–30)	55 (46–63)	0,2±0,0	0,7±0,1	0,5	1,6
<i>Evernia mesomorpha</i>	29 (22–37)	45 (36–53)	0,4±0,1	0,7±0,1	1,0	1,7
<i>Amandinea punctata</i>	40 (32–48)	31 (24–39)	0,6±0,1	0,6±0,2	1,5	1,4
<i>Hypogymnia bitteri</i>	12 (8–19)	54 (45–62)	0,2±0,1	2,2±0,3	0,6	5,3
<i>Lecanora symmicta</i>	30 (23–38)	20 (14–28)	0,4±0,1	0,1±0,0	1,1	0,3
<i>Parmeliopsis hyperopta</i>	9 (6–15)	28 (21–36)	0,1±0,0	0,3±0,1	0,1	0,7
<i>Imshaugia aleurites</i>	6 (3–11)	24 (18–32)	0,1±0,0	0,4±0,1	0,2	0,9
<i>Lecanora sp.</i>	26 (19–34)	1 (0–4)	4,5±0,9	+	12,3	+
<i>Bryoria spp.</i>	11 (7–17)	11 (7–18)	0,1±0,0	0,1±0,0	0,4	0,3
<i>Tuckermannopsis sepicola</i>	12 (8–19)	2 (1–6)	0,3±0,1	+	1,0	0,1
<i>Lecanora pulicaris</i>	8 (4–14)	6 (3–12)	0,1±0,0	0,1±0,0	0,1	0,2
<i>Buellia schaereri</i>	9 (5–14)	1 (0–4)	0,1±0,0	+	0,3	+
<i>Mycoblastus spp.</i>	-	8 (5–14)	-	0,2±0,1	-	0,6
<i>Lecidea nylanderii</i>	-	7 (4–12)	-	0,3±0,2	-	0,6
<i>Usnea hirta</i>	-	5 (2–10)	-	+	-	0,1
<i>Bryoria capillaris</i>	1 (0–4)	4 (2–9)	+	+	+	0,1
<i>Hypocenomyce scalaris</i>	1 (0–4)	3 (1–8)	+	0,1±0,0	+	0,2
<i>Bryoria sp.</i>	1 (0–5)	2 (1–6)	+	+	+	0,1
<i>Lecidella euphorea</i>	1 (0–5)	2 (1–6)	+	+	+	+
<i>Flavocetraria cucullata</i>	-	2 (1–6)	-	+	-	+
<i>Alectoria ochroleuca</i>	1 (0–4)	2 (0–5)	+	+	0,1	+
<i>Bryoria fremontii</i>	1 (0–4)	2 (0–5)	+	+	+	+
<i>Caloplaca holocarpa</i>	2 (1–6)	1 (0–4)	+	+	+	+
<i>Lecidea meiocarpa</i>	-	2 (0–5)	-	+	-	0,1
<i>Rinodina archaea</i>	1 (0–5)	-	+	-	+	-
<i>Mycobilimbia carnealbida</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>Bryoria fuscescens</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>Candelariella vitellina</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>Chaenotheca chrysocephala</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>Hypogymnia austerooides</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>Lepraria neglecta</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>Rinodina archaea</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>Mycoblastus alpinus</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
<i>Pyrenula dermatodes</i>	1 (0–4)	-	+	-	+	-
<i>Ramalina dilacerata</i>	1 (0–4)	-	+	-	+	-
<i>Mycoblastus affinis</i>	-	1 (0–4)	-	+	-	+
кустистых	51	83	0,8±0,1	1,6±0,2	2,3	5,2
листоватых	96	100	21,9±1,7	15,2±2,0	65,5	49,4
накипных	84	93	10,8±2,4	14,0±0,9	32,2	45,4

\* – в скобках нижняя и верхняя доверительные границы, значения границ соответствуют доверительной вероятности 0,95; «-» – отсутствие вида, «+» – покрытие и доля участия вида менее 0,1%.

В горных редколесьях для 15 видов лишайников, найденных и на основании стволов и на уровне 1,3 м, выявлена достоверная разница по значениям встречаемости на пробной площади, с вероятностью 0,99: *Parmeliopsis hyperopta* ( $t_{\phi}=21,50$ ), *Parmeliopsis ambigua* ( $t_{\phi}=17,28$ ), *Vulpicida pinastris* ( $t_{\phi}=16,36$ ), *Melanelia olivacea* ( $t_{\phi}=16,15$ ), *Lecanora hagenii* ( $t_{\phi}=13,48$ ), *Biatora helvola* ( $t_{\phi}=10,87$ ), *Amandinea punctata* ( $t_{\phi}=5,28$ ), *Tuckermannopsis sepincola* ( $t_{\phi}=5,08$ ), *Evernia mesomorpha* ( $t_{\phi}=4,73$ ), *Lecanora symmicta* ( $t_{\phi}=4,50$ ), *Lecanora* sp. ( $t_{\phi}=4,35$ ), *Parmelia sulcata* ( $t_{\phi}=4,25$ ), *Japewia tornoënsis* ( $t_{\phi}=3,65$ ), *Bryoria simplicior* ( $t_{\phi}=3,43$ ); с вероятностью 0,98: *Hypogymnia physodes* ( $t_{\phi}=2,14$ ). Из ряда среагировавших видов два кустистых лишайника, 7 листоватых и 6 накипных (табл. 7, 8).

В горных лесах для 17 видов лишайников, найденных и на основании стволов и на уровне 1,3 м, выявлена достоверная разница по значениям встречаемости на пробной площади, с вероятностью 0,99: *Lecanora hagenii* ( $t_{\phi}=17,95$ ), *Melanelia olivacea* ( $t_{\phi}=17,12$ ), *Parmeliopsis hyperopta* ( $t_{\phi}=14,64$ ), *Parmelia sulcata* ( $t_{\phi}=11,61$ ), *Lecidea nylanderii* ( $t_{\phi}=10,31$ ), *Bryoria simplicior* ( $t_{\phi}=10,17$ ), *Japewia tornoënsis* ( $t_{\phi}=9,50$ ), *Hypogymnia bitteri* ( $t_{\phi}=8,56$ ), *Hypogymnia physodes* ( $t_{\phi}=7,02$ ), *Evernia mesomorpha* ( $t_{\phi}=5,94$ ), *Amandinea punctata* ( $t_{\phi}=4,98$ ), *Parmeliopsis ambigua* ( $t_{\phi}=4,63$ ), *Tuckermannopsis sepincola* ( $t_{\phi}=4,02$ ), *Imshaugia aleurites* ( $t_{\phi}=3,86$ ), *Lecanora symmicta* ( $t_{\phi}=3,77$ ), *Vulpicida pinastris* ( $t_{\phi}=2,84$ ), *Biatora helvola* ( $t_{\phi}=2,43$ ). Из ряда среагировавших видов лишайников 2 кустистых, 9 листоватых и 6 накипных (табл. 7, 8).

**Встречаемость видов на учетной площадке**

На основании стволов лишайницы в горных редколесьях к видам с встречаемостью на учетных площадках более 10% можно отнести только *Biatora helvola* (средняя встречаемость  $18,5 \pm 1,7\%$ ). В лесах на основании стволов лишайницы таких видов четыре: *Parmeliopsis hyperopta* ( $32,6 \pm 2,3\%$ ), *Biatora helvola* ( $18,9 \pm 1,8\%$ ), *Lecidea nylanderii* ( $12,3 \pm 1,6\%$ ), и *Parmeliopsis ambigua* ( $11,0 \pm 0,9\%$ ).

На высоте 1,3 м к видам с встречаемостью на учетных площадках больше 10% в редколесьях можно отнести только *Melanelia olivacea* ( $28,0 \pm 2,1\%$ ). В лесах на высоте 1,3 м таких видов три: *Melanelia olivacea* ( $16,2 \pm 1,4\%$ ), *Lecanora hagenii* ( $15,3 \pm 1,5\%$ ) и *Biatora helvola* ( $12,6 \pm 1,9\%$ ).

**Встречаемость видов на ветвях**

На нижних живых ветвях лишайниц наиболее распространены (с  $p \geq 50\%$ ) в горных редколесьях *Melanelia olivacea* (встречаемость 87%) и *Lecanora* sp. (52%). В горных лесах – только *Melanelia olivacea* (53%) (табл. 9).

К видам, встреченным на 10% и более всех исследованных живых ветвей лишайниц, в горных редколесьях можно отнести семь видов лишайников: *Amandinea punctata*, *Biatora helvola*, *Parmelia sulcata*, *Lecanora hagenii*, *Bryoria simplicior*, *Evernia mesomorpha*, *Japewia tornoënsis*. В горных лесах таких видов 12: *Parmelia sulcata*, *Evernia mesomorpha*, *Parmeliopsis ambigua*, *Vulpicida pinastry*, *Biatora helvola*, *Bryoria simplicior*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Lecanora hagenii*, *Amandinea punctata*, *Lecanora* sp., *Japewia tornoënsis*, *Tuckermannopsis sepincola* (табл. 9).

Таблица 9

**Встречаемость видов лишайников в горных редколесьях и лесах на нижних ветвях лишайниц**

Виды	Встречаемость на живых ветвях %		Присутствие видов на сухих ветвях*	
	горные редколесья	горные леса	горные редколесья	горные леса
<i>Melanelia olivacea</i>	87,0	52,6	+	+
<i>Lecanora</i> sp.	52,2	10,5	+	-
<i>Parmelia sulcata</i>	27,5	31,6	+	+
<i>Amandinea punctata</i>	40,6	10,5	+	+
<i>Biatora helvola</i>	30,4	21,1	+	+
<i>Lecanora hagenii</i>	21,7	15,8	+	+
<i>Evernia mesomorpha</i>	11,6	26,3	+	+
<i>Vulpicida pinastry</i>	8,7	26,3	+	+
<i>Bryoria simplicior</i>	11,6	21,1	+	+
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	4,3	26,3	+	+
<i>Parmeliopsis hyperopta</i>	2,9	21,1	-	+
<i>Japewia tornoënsis</i>	10,1	10,5	+	+
<i>Tuckermannopsis sepincola</i>	8,7	10,5	+	+
<i>Hypogymnia physodes</i>	8,7	5,3	+	+
<i>Hypogymnia bitteri</i>	2,9	5,3	+	+
<i>Lecanora symmicta</i>	7,2	-	+	+
<i>Imshaugia aleurites</i>	1,4	5,3	-	+
<i>Candelariella vitellina</i>	-	5,3	-	-
<i>Caloplaca holocarpa</i>	2,9	-	-	-
<i>Lecidella euphorea</i>	2,9	-	-	-
<i>Rinodina archaea</i>	2,9	-	-	-
<i>Bryoria</i> spp.	1,4	-	-	-
<i>Lecanora pulicaris</i>	1,4	-	-	-
<i>Cladonia deformis</i>	-	-	-	+
<i>Cladonia</i> spp.	-	-	-	+

Виды	Встречаемость на живых ветвях %		Присутствие видов на сухих ветвях*	
	горные редколесья	горные леса	горные редколесья	горные леса
<i>Lepraria neglecta</i>	-	-	-	+
<i>Mycoblastus alpinus</i>	-	-	-	+
кустистых	21,7	65,0		
листоватых	95,7	100,0		
накипных	84,1	75,0		

\* – приведено только присутствие-отсутствие видов на сухих ветвях, из-за недостаточного для статистической обработки количества исследованных сухих ветвей

### Различие покрытия лишайников

#### Общее покрытие

На основании стволов лиственниц общее покрытие лишайников в горных редколесьях в среднем составляет 33%, в горных лесах – 50%. Общее покрытие лишайников на основании стволов сильнее варьирует в редколесьях (коэффициент вариации 50%), чем в лесах (коэффициент вариации 35%). Разница в покрытии на основании ствола в горных лесах и редколесьях достоверна ( $t=3,68, P<0,01$ ) (табл. 5).

На высоте 1,3 м общее покрытие в горных редколесьях – 33% (коэффициент вариации 69%), в горных лесах – 31% (коэффициент вариации 67%). Достоверной разницы в общем покрытии в лесах и редколесьях на высоте 1,3 м нет (табл. 6).

В горных редколесьях по разным пробным площадям общее покрытие лишайников на основании стволов лиственниц находится в пределах 10–88%, на высоте 1,3 м – в пределах 0–87%. Разницы в общем покрытии на основании ствола лиственниц и покрытии на высоте 1,3 м нет (табл. 5, 6).

В горных лесах по разным пробным площадям на основании стволов лиственниц общее покрытие лишайников находится в пределах 14–83%, на высоте 1,3 м – в пределах 1–73%. Разница в общем покрытии на основании ствола лиственниц и покрытии на высоте 1,3 м достоверна и высока ( $t=3,94, P<0,01$ ) (табл. 5, 6).

#### Покрытие морфологических групп

Покрытие кустистых на основании стволов лиственниц и в редколесьях (2%), и в лесах (3%) невелико. Разница в покрытии кустистых видов достоверна ( $t=3,54, P<0,01$ ). Покрытие листоватых выше в горных лесах (27%), чем в горных редколесьях (17% в среднем). Разница

в покрытии листоватых видов ( $t=8,68, P<0,01$ ) на основании стволов лиственниц в горных лесах и редколесьях наиболее велика. Покрытие накипных также выше в горных лесах (20%), по сравнению с горными редколесьями (15%). Разница в покрытии накипных видов ( $t=5,50, P<0,01$ ) также достоверна (табл. 5).

На уровне 1,3 м покрытие кустистых видов и в лесах и в редколесьях мало. Однако, разница в покрытии кустистых на этом уровне ствола ( $t=3,58, P<0,01$ ) наиболее велика. Листоватые виды преобладают в покрытии на высоте 1,3 м в горных редколесьях. Среднее покрытие листоватых в редколесьях 22%, тогда как в лесах только 15%. Разница в покрытии листоватых в редколесьях и лесах ( $t=2,55$ ) достоверна ( $P<0,01$ ). Накипных видов в покрытии на высоте 1,3 м несколько больше в горных лесах (14% в среднем), чем в горных редколесьях (11%). Разницы в покрытии накипных видов нет (табл. 6).

#### Покрытие видов

На основании стволов лиственницы к видам с относительно высоким покрытием на учетных площадках (более 5%) в горных редколесьях можно отнести только *Biatora helvola* (покрытие 10% в среднем). В горных лесах на основании стволов лиственницы таких видов четыре: *Parmeliopsis hyperopta* (20%), *Biatora helvola* (11%), *Lecidea nylanderii* (8%) и *Parmeliopsis ambigua* (7%) (табл. 7).

На высоте 1,3 м к видам с относительно высоким покрытием на учетных площадках в редколесьях можно отнести только *Melanelia olivacea* (среднее покрытие 21%). В горных лесах на высоте 1,3 м таких видов три: *Melanelia olivacea* (11%), *Lecanora hagenii* (8%) и *Biatora helvola* (7%) (табл. 8).

#### Доля участия видов в покрытии

##### На основании стволов

Относительно высокий вклад в общее покрытие (выше 5%) на основании стволов в горных редколесьях вносят пять видов лишайников: *Biatora helvola* (доля участия в общем покрытии 38%), *Parmeliopsis ambigua* (доля 15%), *P. hyperopta* (доля 14%), *Vulpicida pinastri* (доля 10%) и *Hypogymnia physodes* (доля 8%). В горных лесах относительно высокий вклад в общее покрытие на основании стволов вносят четыре вида: *Parmeliopsis hyperopta* (доля участия в общем 36%), *Biatora helvola* (доля 20%),

*Lecidea nylanderii* (14%) и *Parmeliopsis ambigua* (доля 12%) (табл. 7).

Невысокий вклад (0,1-5%) в общее покрытие на основании стволов в горных редколесьях имеют 26 видов лишайников. В горных лесах на основании стволов 29 видов лишайников имеют невысокий вклад в общее покрытие (табл. 7).

К видам с низким вкладом в общее покрытие (менее 0,1%) на основании стволов в горных редколесьях можно отнести 14 видов лишайников. В горных лесах доля участия 16 видов менее 0,1% (табл. 7).

Выявлена достоверная разница по доле участия в покрытии на основании стволов в лесах и редколесьях для трех видов лишайников, с вероятностью 0,99: *Parmeliopsis hyperopta* ( $t_{\phi}=4,32$ ), *Lecidea nylanderii* ( $t_{\phi}=3,38$ ), *Biatora helvola* ( $t_{\phi}=3,34$ ).

#### На высоте 1,3 м

Относительно высокий вклад в общее покрытие (выше 5%) на высоте 1,3 м в редколесьях отмечен у четырех видов лишайников: *Melanelia olivacea* (доля участия в общем покрытии 60%), *Lecanora* sp. (12%), *Lecanora hagenii* (9%), *Biatora helvola* (6%). В лесах на высоте 1,3 м наибольшая доля в покрытии у пяти видов: *Melanelia olivacea* (доля участия 27%), *Lecanora hagenii* (20%), *Biatora helvola* (18%), *Hypogymnia physodes* (8%), *H. bitteri* (5%) (табл. 8).

Невысокий вклад в общее покрытие (0,1–5%) на высоте 1,3 м в горных редколесьях вносят 16 видов лишайников, доля участия еще девяти видов менее 0,1%. В горных лесах невысокий вклад в общее покрытие вносят 19 видов, доля участия 16 видов менее 0,1% (табл. 8).

Достоверная разница между долями участия видов в покрытии в горных лесах и редколесьях на высоте 1,3 м выявлена для пяти видов лишайников, с вероятностью 0,99: *Melanelia olivacea* ( $t_{\phi}=5,86$ ), *Lecanora* sp. ( $t_{\phi}=3,15$ ); с вероятностью 0,98: *Biatora helvola* ( $t_{\phi}=2,31$ ), *Hypogymnia physodes* ( $t_{\phi}=2,14$ ), *Lecanora hagenii* ( $t_{\phi}=1,98$ ) (табл. 8).

В горных редколесьях разница между долями в покрытии видов на основании стволов и покрытии на высоте 1,3 м достоверна для семи видов, с вероятностью 0,99: *Melanelia olivacea* ( $t_{\phi}=14,03$ ), *Biatora helvola* ( $t_{\phi}=4,65$ ), *Parmeliopsis ambigua* ( $t_{\phi}=3,28$ ), *P. hyperopta* ( $t_{\phi}=3,27$ ), *Lecanora hagenii* ( $t_{\phi}=2,65$ ); с вероятностью 0,98:

*Hypogymnia physodes* ( $t_{\phi}=2,09$ ), *Vulpicida pinastri* ( $t_{\phi}=2,55$ ) (табл. 7, 8).

В горных лесах разница между долями в покрытии видов на основании стволов и покрытии на высоте 1,3 м достоверна для пяти видов, с вероятностью 0,99: *Parmeliopsis hyperopta* ( $t_{\phi}=5,62$ ), *Melanelia olivacea* ( $t_{\phi}=4,78$ ), *Lecanora hagenii* ( $t_{\phi}=4,11$ ); *Lecidea nylanderii* ( $t_{\phi}=3,18$ ); с вероятностью 0,98: *Parmeliopsis ambigua* ( $t_{\phi}=2,12$ ) (табл. 7, 8).

#### Доминирование видов

На основании стволов чаще доминируют (более чем на 5% учетных площадок) в лишайниковых синузиях в горных редколесьях три вида лишайников: *Biatora helvola* (на 64% учетных площадок), *Parmeliopsis hyperopta* (13% площадок), *P. ambigua* (6% площадок). В горных лесах на основании стволов чаще доминируют те же три вида: *Biatora helvola* (на 27% учетных площадок), *Parmeliopsis hyperopta* (39% площадок), *P. ambigua* (12% площадок) и *Lecidea nylanderii* (9% площадок).

На высоте 1,3 м чаще доминируют на листовнице в эпифитных синузиях в горных редколесьях три вида лишайников: *Melanelia olivacea* (на 69% учетных площадок), *Biatora helvola* (6% площадок) и *Lecanora hagenii* (6% площадок). И в горных лесах на высоте 1,3 м чаще доминируют четыре вида лишайников: *Melanelia olivacea* (на 29% учетных площадок), *Lecanora hagenii* (22% площадок), *Hypogymnia physodes* (16% площадок) и *Biatora helvola* (13% площадок).

#### Распределение видов лишайников по стволу

##### Нижняя часть ствола

Разница в расположении нижней границы на стволе в горных редколесьях и лесах существенно отличается для четырех приуроченных к основанию видов лишайников, с вероятностью 0,99: *Vulpicida pinastri* ( $t=9,00$ ), *Parmeliopsis ambigua* ( $t=7,86$ ), *Biatora helvola* ( $t=5,12$ ), *Parmeliopsis hyperopta* ( $t=3,48$ ) (табл. 10).

Достоверная разница в расположении верхней границы видов на стволе листовницы обнаружена также для четырех видов лишайников, с вероятностью 0,99: *Vulpicida pinastri* ( $t=10,74$ ), *Parmeliopsis ambigua* ( $t=10,68$ ), *P. hyperopta* ( $t=9,21$ ), *Biatora helvola* ( $t=3,49$ ), видов мхов ( $t=2,87$ ); с вероятностью 0,98 для *Cladonia* spp. ( $t=2,22$ ) (табл. 10).

Таблица 10

Изменение высоты поднятия по стволу приуроченных к основанию видов в горных лесах и редколесьях

Виды лишайников	Высота поднятия лишайников, см	
	горные редколесья	горные леса
верхняя граница на стволе		
<i>Biatora helvola</i>	76,3±8,7	126,6±11,5
<i>Tuckermannopsis sepincola</i>	46,6±5,7	61,3±9,0
<i>Vulpicida pinastris</i>	19,5±1,6	99,9±7,3
<i>Parmeliopsis hyperopta</i>	17,5±1,6	64,1±4,8
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	16,3±1,2	96,4±7,4
<i>Cladonia spp.</i>	5,0±1,0	8,3±1,1
мхи	4,3±1,0	9,0±1,3
нижняя граница на стволе		
<i>Tuckermannopsis sepincola</i>	19,7±2,1	24,2±3,3
<i>Biatora helvola</i>	9,8±0,9	21,5±2,1
<i>Vulpicida pinastris</i>	6,4±0,8	32,6±2,8
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	4,2±0,6	16,9±1,5
<i>Parmeliopsis hyperopta</i>	1,8±0,3	0,7±0,1
<i>Cladonia spp.</i>	0,4±0,1	0,5±0,1
мхи	0,0±0,0	0,0±0,0

### Средняя и верхняя часть ствола

Разница в расположении нижней границы в горных и долинных лесах оказалась существенной для двух приуроченных к кроне видов лишайников: *Melanelia olivacea* ( $t=2,40$ ,  $P<0,02$ ) и *Parmelia sulcata* ( $t=2,02$ ,  $P<0,05$ ) (табл. 11).

Таблица 11

Изменение высоты поднятия по стволу приуроченных к кроне видов в горных лесах и редколесьях

Виды лишайников	Высота поднятия лишайников, см	
	горные редколесья	горные леса
<i>Melanelia olivacea</i>	690,1±25,5	1098,6±35,9
нижняя граница на стволе		
<i>Melanelia olivacea</i>	116,5±7,0	154,3±14,1
<i>Parmelia sulcata</i>	95,0±10,2	131,5±14,9
<i>Lecanora hagenii</i>	99,1±9,7	103,8±13,4

Для *Melanelia olivacea* есть достоверная разница в расположении верхней границы на стволе лиственниц ( $t=9,28$ ,  $P<0,01$ ) (табл. 11).

### ВЫВОДЫ

Проведен сравнительный анализ видового состава и структуры эпифитных лишайниковых сообществ склоновых редколесий и лесов горно-лесного пояса гор Полярного Урала, находящихся на сходной высоте над уровнем моря.

1) На стволах лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на восточном макросклоне Полярного Урала в горных лесах эпифитные сообщества формируют 62 вида лишайников. В горных редколесьях найдено только 54 вида. Представители пяти семейств найдены только в горных редколесьях. Виды восьми семейств обнаружены только в горных лесах.

На основании стволов лиственниц набор видов в горных лесах (49 видов), по сравнению с горными редколесьями (45 видов), лишь немного разнообразнее. Сходство (с учетом встречаемости видов) – 82%. Пять видов лишайников: *Catillaria chalybeia* (сем. *Catillariaceae*), *Cladonia polydactyla* (*Cladoniaceae*), *Arctoparmelia centrifuga*, *Tuckermannopsis ciliaris*, *Vulpicida juniperinus* (*Parmeliaceae*) найдены на основании стволов только в горных редколесьях. Десять видов встретились на основании стволов только в горных лесах: *Calicium trabinellum* (*Caliciaceae*), *Chrysothrix chlorina* (*Chrysothricaceae*), *Cladonia carneola*, *C. cenotea*, *C. coccifera*, *C. coniocraea*, *C. fimbriata*, *C. glauca* (*Cladoniaceae*), *Chanotecta brunneola* (*Coniocybaceae*), *Cetrariella delisei* (*Parmeliaceae*).

На высоте 1,3 м набор видов значительно разнообразнее в горных лесах, чем в горных редколесьях (40 видов против 29). Сходство 77%. Два вида лишайников: *Pyrenula dermatodes* (*Pyrenulaceae*) и *Ramalina dilacerata* (*Ramalinaceae*) найдены только в редколесьях. Пять видов лишайников встретились на 1,3 м только в горных лесах: *Alectoria sarmentosa*, *Bryoria fuscescens* (*Alectoriaceae*), *Candelariella vitellina* (*Candelariaceae*) *Hypogymnia austeroidea* (*Parmeliaceae*) и *Mycobilimbia carnealbida* (*Mycobilimbiaceae*).

По сравнению с редколесьями в горных лесах больше видов в семействах *Alectoriaceae*, *Cladoniaceae*, *Coniocybaceae*. В горных лесах больше видов в родах *Cladonia*, *Alectoria*, *Bryoria*, *Chanotecta*, *Hypogymnia*. В горных редколесьях больше видов в родах *Tuckermannopsis* и *Vulpicida*.

В горных редколесьях разница в видовом составе основания стволов и уровня 1,3 м более выражена, чем в горных лесах. В горных редколесьях представители одиннадцати родов (*Arctoparmelia*, *Catillaria*, *Cetraria*, *Chanotecta*, *Cladonia*, *Flavocetraria*, *Lecidea*, *Lepraria*, *Mycoblastus*, *Ochrolechia*, *Vulpicida*)

найжены только на основании стволов. В горных лесах только на основании стволов найдены виды шести родов лишайников (*Calicium*, *Cetraria*, *Cetrariella*, *Chrysothrix*, *Cladonia*, *Ochrolechia*). В горных редколесьях только на уровне 1,3 м в найдены лишайники шести родов (*Buellia*, *Caloplaca*, *Lecidella*, *Ramalina*, *Pyrenula*, *Rinodina*). В горных лесах только на этом уровне найдены лишайники семи родов (*Amandinea*, *Buellia*, *Caloplaca*, *Candelariella*, *Lecidella*, *Mycobilimbia*, *Lecidella*). Ряд видов, таких как мезофитные: *Lecidea meiocarpa*, *Lecidea nylanderii*, *Lepraria neglecta*, *Mycoblastus affinis*, *Mycoblastus alpinus*, *Vulpicida pinastri* и ксерофит *Flavocetraria cucullata*, произрастающие в редколесьях только на основании стволов лиственниц, в более влажных условиях горных лесов встречаются уже не только на основании, но и поднимаются до уровня 1,3 м.

Кустистых и накипных лишайников по числу видов больше в горных лесах. Листоватые лишайники, напротив, по числу видов преобладают в горных редколесьях.

Бореальные виды в горных лесах и редколесьях охватывают более половины видового состава. В лесах доля бореальных несколько выше (58%), чем в редколесьях (56%). На основании стволов бореальных видов также больше в горных лесах. На высоте 1,3 м доля бореальных выше в горных редколесьях, за счет того, что большая часть арктоальпийских, гипоарктомонтанных и монтанных видов селится здесь при основании стволов.

Доля мезофитов в горных редколесьях и горных лесах — 91%. Преобладающая часть ксерофитов, ксеромезофитов, психрофитов и криофитов растут у основания стволов лиственниц, относятся к арктоальпийским видам и имеют на лиственнице низкую встречаемость и обилие.

К облигатным эпифитам в горных редколесьях относятся 69% найденных на лиственнице лишайников, в горных лесах — только 61%. В горных редколесьях видовой состав облигатных эпифитов, растущих на основании стволов и на высоте 1,3 м довольно схож. В горных лесах число облигатных эпифитов на уровне 1,3 м значительно больше, чем на основании стволов. В горных лесах на основаниях стволов значительно число видов, приуроченных к сухой древесине и почве.

Исследование количественных показателей приводит к выводу о наличии значимых различий в структуре группировок лишайников из горных лесов и редколесий Полярного Урала.

2) Общее число видов, обнаруженных в горных редколесьях на высоте 1,3 м заметно меньше (54% всех видов), чем на основании стволов лиственниц (83%), в сравнении с горными лесами (65% и 79%).

Число видов на пробную площадь на основании стволов равно 19 видам в среднем в горных редколесьях и 18 видам — в горных лесах; на уровне 1,3 м — 16 и 20 видам, соответственно. Выявлена достоверная разница между числом видов листоватых лишайников в лесах и редколесьях на уровне 1,3 м.

Видовая насыщенность эпифитных лишайников оснований стволов лиственниц в горных редколесьях составляет 6 видов, в горных лесах — 7 видов в среднем, различия достоверны, но не велики. Разница между числом видов кустистых, листоватых и накипных лишайников на основании стволов достоверна и значительна. Видовая насыщенность на высоте 1,3 м составляет в среднем в горных редколесьях 6 видов, в горных лесах — 9 видов лишайников, выявлены достоверные отличия. Существенно различаются в лесах и редколесьях эпифитные сообщества по видовой насыщенности листоватыми и кустистыми видами. Разницы между числом накипных лишайников нет.

3) На основании стволов лишайники найдены в горных редколесьях и лесах на всех деревьях. На высоте 1,3 м в редколесьях лишайники обнаружены на 98% стволов, в лесах — на 100%.

Наиболее распространенными на основании стволов в горных лесах и редколесьях явились 4 вида лишайников: *Parmeliopsis ambigua*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Vulpicida pinastri* и *Biatora helvola*. Наиболее распространены на уровне 1,3 м в горных редколесьях только два вида лишайников: *Melanelia olivacea* и *Lecanora hagenii*, в горных лесах — 6 видов: *Melanelia olivacea*, *Lecanora hagenii*, *Parmelia sulcata*, *Bryoria simplicior*, *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis ambigua*.

Для 4 видов лишайников (двух накипных и двух листоватых), найденных на лиственнице на основании стволов и в лесах, и в редколесьях, выявлена достоверная разница по значениям встречаемости на пробной площади: *Lecidea*

*nylanderi*, *Vulpicida pinastris*, *Biatora helvola*, *Tuckermannopsis sepincola*. На высоте 1,3 м статистически достоверная разница по значениям встречаемости обнаружена уже для 14 видов: *Parmeliopsis ambigua*, *Hypogymnia bitteri*, *Hypogymnia physodes*, *Vulpicida pinastris*, *Bryoria simplicior*, *Lecanora* sp., *Parmelia sulcata*, *Japewia tornoënsis*, *Imshaugia aleurites*, *Biatora helvola*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Evernia mesomorpha*, *Tuckermannopsis sepincola*, *Buellia schaeferi*. Из ряда среагировавших видов лишайников 2 кустистых вида, 8 листоватых и 4 накипных.

4) Общее покрытие лишайников на основании стволов лиственниц в горных редколесьях в среднем составляет 33%, в горных лесах – 50%. Выявлена достоверная разница в общем покрытии на основании стволов, в покрытии кустистых, листоватых и накипных видов.

Общее покрытие на высоте 1,3 м в горных редколесьях – 33%, в горных лесах – 31%. Достоверной разницы по общему покрытию нет. Не различаются по покрытию и накипные виды. Существенна разница в покрытии листоватых видов. Разница в покрытии кустистых наиболее велика.

К видам с относительно высоким покрытием на учетных площадках (более 5%) на основании стволов лиственницы в горных редколесьях можно отнести только *Biatora helvola*. В горных лесах таких видов четыре: *Parmeliopsis hyperopta*, *Biatora helvola*, *Lecidea nylanderi*, *Parmeliopsis ambigua*. На высоте 1,3 м к видам с относительно высоким покрытием в редколесьях можно отнести только *Melanelia olivacea*. В горных лесах таких видов три: *Melanelia olivacea*, *Lecanora hagenii* и *Biatora helvola*.

Чаще доминируют в лишайниковых синузиях на основании стволов в горных редколесьях три вида лишайников: *Biatora helvola*, *Parmeliopsis hyperopta*, *P. ambigua*, в горных лесах – четыре вида: *Biatora helvola*, *Parmeliopsis hyperopta*, *P. ambigua* и *Lecidea nylanderi*. На высоте 1,3 м чаще доминируют на лиственнице в эпифитных синузиях горных редколесий три вида лишайников: *Melanelia olivacea*, *Biatora helvola* и *Lecanora hagenii*. В горных лесах чаще доминируют на этом уровне ствола четыре вида лишайников: *Melanelia olivacea*, *Lecanora hagenii*, *Hypogymnia physodes*, *Biatora helvola*.

По доле участия видов в покрытии на основании стволов выявлена достоверная разница в лесах и редколесьях для *Parmeliopsis hyperopta*, *Lecidea nylanderi*, *Biatora helvola*. На высоте 1,3 м достоверна разница для пяти видов лишайников: *Melanelia olivacea*, *Lecanora* sp., *Biatora helvola*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora hagenii*.

5) Для четырех видов, приуроченных к основанию стволов: *Vulpicida pinastry*, *Parmeliopsis ambigua*, *Biatora helvola*, *Parmeliopsis hyperopta*, в горных редколесьях и лесах выявлена существенная разница в расположении нижней и верхней границы на стволе. Для приуроченных к кроне видов есть достоверные различия в расположении нижней границы для *Parmelia sulcata*, нижней и верхней границы для *Melanelia olivacea*.

Различия в распространении лишайников, в видовом составе и количественных показателях свидетельствует о высокой чувствительности эпифитных лишайников к комплексу условий среды, формирующих специфику склоновых лесов и редколесий Полярного Урала. Наиболее чувствительны к воздействию эпифитные сообщества на уровне 1,3 м.

#### ЛИТЕРАТУРА

- 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. 1975. Группировки лишайников как структурные элементы биогеоценозов (экосистем) // Тез. докл. XII Междунар. Ботан. конгресса. Л.: 73.
- Бязров Л.Г. 2002. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Науч. Мир: 1–336.
- Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука: 1–232.
- Горчаковский П.Л. 1975. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука: 1–283.
- 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., Лапина 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.
- Определитель лишайников России / Под ред. Н.С. Голубковой. СПб. 1996. Вып. 6: 1–203; 1998. Вып. 7: 1–166; 2003. Вып. 8: 1–277.
- Рябцева Н.Ю.** 2004. Видовое разнообразие лишайников лиственницы сибирской в лесах Полярного Урала // Научный вестник. Материалы по флоре и фауне Ямало-Ненецкого автономного округа. Вып. 3 (29). Салехард: 23–29.
- Рябцева Н.Ю.** 2006. Видовое разнообразие эпифитных лишайников лиственницы сибирской в редколесьях Полярного Урала // Научный вестник. Вып. 1(38). Салехард: 17–26.
- Седельникова Н.В.** 1990. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Конспект флоры. Новосибирск: 1–175.
- Сукачев В.Н.** 1964. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука: 1–574.
- Трасс Х.Х.** 1965. Лишайниковые синузии как компонент биоценозов (экосистем) // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту: 207–211.
- Хермансон Я., Пыстина Т.Н., Кудрявцева Д.И.** 1998. Предварительный список лишайников Республики Коми. Сыктывкар: 1–136.
- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I.** 1996. Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic // The Bryologist, 99 (2): 137–169.

**К ИЗУЧЕНИЮ ВОДОРΟΣЛЕЙ ФИТОПЛАНКТОНА  
ВОДОЕМОВ ТАЗОВСКОЙ СУБАРКТИКИ**

**Ярушина М.И.**

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук.  
ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: nvl@ipae.uran.ru*

Тазовский полуостров (Малый Ямал, Обско-Тазовский полуостров) значительно уступает Ямалу по размерам. Полуостров представляет часть равнины, освободившуюся из-под уровня моря не раньше второй половины четвертичного времени, следовательно, как и на Ямале, его рельеф весьма молодой. Но мощность развитых на нем торфяников свидетельствует все же о том, что поднятие совершилось, во всяком случае, задолго до современной фазы. Для рельефа полуострова характерна резкая асимметрия: в сторону Обской губы он оканчивается обрывом в 30–40 м высоты, а в противоположную сторону, к востоку, спускается отлого. Повсеместно на территории полуострова преобладают плоские, сильно заболоченные равнины, поднимающиеся над уровнем моря не более чем на 50 м. Только вблизи западной окраины полуострова протягиваются северные отроги невысокой Надымской возвышенности (высшие точки до 88 м), которая служит водоразделом для речных экосистем. Гидрографическая сеть развита только на восточном склоне, по которому стекают более крупные речки Пойловояха, Монгаюрбей и представлена большим количеством мелких водотоков, озер и болот, что объясняется рядом факторов: избыточным увлажнением территории, исключительно равнинным характером рельефа, повсеместным распространением многолетней мерзлоты. В связи с более южным, по сравнению с Ямалом, положением Тазовского полуострова на его территории преобладают различные кустарниковые тундры, а в долинах некоторых рек встречаются редкостойные листовенничные перелески. Однако на самом севере полуострова большие пространства заняты моховыми и лишайниковыми тундрами (Эдельштейн, 1936). В настоящее время водные экосистемы Тазовского полуострова подвержены интенсивному воздействию нефтегазодобыва-

ющей промышленности. Водные экосистемы Тазовского полуострова в альгологическом отношении не изучены. На сегодняшний день обобщены материалы по фитопланктону лишь Тазовской губы (Генкал, Семенова, 1989, 1999; Науменко, Семенова, 2001). Цель настоящей работы – представление результатов изучения видового состава фитопланктона, доминирующих комплексов водорослей и их продукционных характеристик в водоемах бассейнов рек Пойловояха и Монгаюрбей, протекающих по восточному склону Тазовского полуострова.

Река Монгаюрбей, протяженностью 117 км и площадью водосбора 1120 км<sup>2</sup>. впадает в Тазовскую губу. Обследован участок в верхнем течении реки и впадающей в нее протоки, расположенных на территории коммуникаций газопровода Находкинского месторождения. Река Пойловояха образуется слиянием рек Нгаркапойловояха (Аркапойловояха – длиной 109 км и площадью водосбора 771 км<sup>2</sup>) и Неликопойловояха (Оликупойловояха – длиной 89 км). В бассейне р. Нгаркапойловояхи обследованы старица и озеро без названия (условно названное нами «тундровое»), а в бассейне р. Неликопойловояхи кроме русла – ручей без названия. Все реки имеют низкие берега и очень малые уклоны. Они сильно меандрируют, изобилуют протоками, рукавами и озерами (Лезин, 1995).

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Альгологический материал собран в июле 2004 г. в планктоне верхнего течения рек на участках, находящихся на территории трассы Находкинского месторождения. Одновременно измеряли прозрачность, рН и температуру. Материал обрабатывали по общепринятым в альгологии методикам (Водоросли..., 1989; Методика..., 1975). Водоросли изучали с помощью светового микроскопа «Ergoval» с увеличением от 640 до 1600-х. При составлении списка

использовали определители флоры и другие монографические работы. В систематическом списке виды водорослей в отделах расположены в алфавитном порядке.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

#### Фитопланктон бассейна реки Монгаюрбей

Сведения о фитопланктоне в литературе отсутствуют. Альгологические материалы в бассейне р. Монгаюрбей собраны только в районе трубопровода.

Протока, впадающая в р. Монгаюрбей ниже трубопровода. Флора водорослей представлена 91 видом с учетом разновидностей и форм, относящихся к 6 отделам (табл. 1). Из них диатомовые водоросли составляют 51,6%, зеленые – 23,1%, синезеленые лишь 13,2%. Эти группы формируют основу (87,9%) флористического списка. В сезонном аспекте прослеживается снижение разнообразия с 63 до 44 таксонов в позднелетний период за счет уменьшения видового обилия диатомовых и золотистых водорослей.

Таблица 1

#### Таксономический состав и распределение видов в бассейне р. Монгаюрбей, 2004 г.

Отдел	Протока	р. Монгаюрбей	Итого
<i>Cyanophyta</i>	12	19	19
<i>Bacillariophyta</i>	47	36	64
<i>Chlorophyta</i>	21	24	34
<i>Chrysophyta</i>	8	10	10
<i>Dinophyta</i>	-	1	1
<i>Euglenophyta</i>	2	1	2
<i>Xanthophyta</i>	1	1	1
Всего	91	92	131

Разнообразие других групп водорослей невысокое. Уровень развития фитопланктона в раннелетний период невысокий. По численности преобладают зеленые (58,4% общей численности) и золотистые (23,3%) водоросли. Вклад в биомассу диатомовых, зеленых и золотистых сравнительно близок, фитопланктон носит полидоминантный характер (табл. 2).

В позднелетний период на фоне снижения разнообразия диатомовых водорослей, увеличивается не только обилие видов синезеленых, но и наблюдается их массовое развитие, особенно мелкоклеточных видов рода *Microcystis*, *Aphanothece clathrata*, а также видов рода *Anabaena*. Общая численность синезеленых достигает 9,9 млн. кл./л. Но по биомассе

(94,7%) продолжают лидировать диатомовые водоросли (табл. 2). Массового развития из них достигала *Fragilaria crotonensis*, составляя 64% общей биомассы, ей сопутствовала *Aulacoseira granulata* (свыше 16 % от общей биомассы).

Таблица 2

#### Распределение численности и биомассы фитопланктона в бассейне р. Монгаюрбей, 2004 г.

Отдел	Протока				р. Монгаюрбей			
	Весна		Лето		Весна		Лето	
	Н	В	Н	В	Н	В	Н	В
<i>Cyanophyta</i>	9,6	1,3	51,5	4,6	10,3	0,9	77,3	24,7
<i>Bacillariophyta</i>	8,7	37,3	42,9	94,7	14,6	66,7	21,5	74,0
<i>Chlorophyta</i>	58,4	27,9	5,6	0,7	59,6	16,0	1,0	0,3
<i>Chrysophyta</i>	23,3	33,5	-	-	15,5	16,4	0,1	0,1
<i>Dinophyta</i>	-	-	-	-	-	-	0,1	0,9
Общая численность, млн. кл./л	1,58		19,3		1,32		29,17	
Общая биомасса, мг/л	0,161		4,808		0,219		5,127	

Примечание. N – численность, %; В – биомасса, %

Река Монгаюрбей в районе трубопровода. В структуре и развитии фитопланктона этого отрезка реки много общих черт с выше рассмотренной протокой, в которой сказалось влияние подпорных вод реки. Остановимся только на основных различиях. В фитопланктоне выявлено 92 видовых и внутривидовых таксона, относящихся к 7 отделам (табл. 1). Несмотря на преобладание диатомовых по видовому обилию, сезонные колебания видового богатства выражены резче, чем в протоке, флора синезеленых значительно разнообразнее. В течение всего периода наблюдений по биомассе доминировали диатомовые водоросли, составляя 67–74% общей биомассы (табл. 2) В раннелетний период развивался фитоценоз *Tabellaria flocculosa*, составляя 0,11 мг/л, а в позднелетний – *Fragilaria crotonensis*, достигая 3 мг/л. Уровень развития синезеленых в несколько раз выше в реке, чем в протоке (табл. 2).

Из полученных нами данных следует, что фитопланктон водотоков бассейна р. Монгаюрбей отличается видовым богатством и представлен 131 видом с учетом внутривидовых таксонов, относящихся к 7 отделам. На всех створах по богатству видов и величине биомассы преобладают диатомовые водоросли. В период массового развития синезеленых разнообразие диатомовых заметно уменьшается.

Интенсивному развитию синезеленых в водоемах может способствовать увеличение биогенных элементов, поступающих с водосбора при антропогенном воздействии.

Фитопланктон водоемов и водотоков бассейна нижнего течения реки Нгарка-Пойловояха

Сведения о водорослях в бассейне р. Нгарка-Пойловояха в литературе отсутствуют.

Старица на правом берегу р. Нгарка-Пойловояха – тундровый заболоченный мелкий водоем. В прибрежье имеются сплавины. Все эти черты заметно отразились на структуре фитоценозов. В фитопланктоне водоема выявлено 74 вида, разновидности и формы, относящиеся к 7 отделам (табл. 3).

Таблица 3

**Таксономический состав фитопланктона в старице, 2004 г.**

Отдел	У дороги	У сплавины	Итого
<i>Cyanophyta</i>	4	7	7
<i>Bacillariophyta</i>	14	12	22
<i>Chlorophyta</i>	17	22	36
<i>Chrysophyta</i>	-	3	3
<i>Dinophyta</i>	1	-	1
<i>Euglenophyta</i>	2	3	4
<i>Xanthophyta</i>	-	1	1
Всего	38	48	74

Основу флоры (78%) составляют зеленые (48,6%) и диатомовые (29,7%) водоросли. Причем, среди зеленых водорослей по видовому обилию преобладают десмидиевые, свидетельствующие о заболоченности водосбора. Наибольшим разнообразием отличаются виды родов *Cosmarium*, *Staurodesmus*, *Euastrum*, но все эти крупноклеточные виды малочисленны. Наиболее часто из десмидиевых встречается мелкоклеточная водоросль *Teilingia granulata*. Набор мелкоклеточных видов имеют также хлорококковые – *Selenastrum gracilis*, *Crucigenia quadrata*, *Dictyosphaerium tetrachotomum*. Биотопические различия проявляются на уровне видового состава, структуре доминирующих комплексов и их продукционных показателей (табл. 4).

Уровень развития водорослей в старице невысокий. Во всех биотопах по численности преобладали синезеленые водоросли, составляя от 53 до 71% общей численности (табл. 4). Из них в состав альгоценоза у сплавины вошли *Aphanizomenon flos-aquae* (24% общей численности) и *Anabaena flos-aquae* (41%),

но по биомассе они вместе уступали зеленой водоросли *Eudorina elegans* (30% общей биомассы), причем диатомовые встречались лишь единично. В то время как в биотопе близ дороги в районе трубы из синезеленых развивался только *Aphanizomenon flos-aquae* (53% общей численности и 30% общей биомассы), а по биомассе (41% от общей) преобладала диатомея *Tabellaria flocculosa* – широко распространенный в северных водоемах вид.

Таблица 4

**Распределение численности и биомассы фитопланктона в старице на правом берегу р. Нгарка-Пойловояха, 2004 г.**

Отдел	У дороги		У сплавины	
	N	B	N	B
<i>Cyanophyta</i>	71,1	37,7	53,1	30,2
<i>Bacillariophyta</i>	1,1	2,2	8,2	42,5
<i>Chlorophyta</i>	22,4	48,6	38,3	26,4
<i>Chrysophyta</i>	1,6	4,3	0,4	0,9
<i>Dinophyta</i>	3,8	7,2	-	-
Общая численность, млн. кл/л	0,77		0,51	
Общая биомасса, мг/л	0,138		0,106	

Примечание. N – численность, %; B – биомасса, %

«Тундровое озеро» – озеро без названия, расположено на левом берегу р. Нгарка-Пойловояха в районе трубопровода у ГКС-1 вахтенного поселка Ямбург и испытывает воздействие стоков с его территории. Водосбор его заболочен, в заливе в районе трубы имеются сплавины. Альгологический материал собран в заливе близ трубопровода и дороги, и в относительно более удаленном от них заливе. Расположение водоема на территории поселка заметно отразилось на структуре и развитии фитоценозов, уровне трофности водоема. Всего в альгофлоре озера выявлено 85 видов с учетом разновидностей и форм (табл. 5), в основном представителей планктона.

Наибольшим видовым разнообразием отличались зеленые водоросли, составляя 51,2% общего состава. Среди зеленых обилием видов, особенно на створе ниже трубы, выделялись роды *Euastrum*, *Closterium*, *Staurodesmus* из десмидиевых, типичные представители заболоченных местообитаний. Из хлорококковых по богатству видов на всех створах преобладал род *Scenedesmus*. По обилию видов диато-

мовые (27,4%) заметно уступают зеленым, причем биотопические различия выражены еще резче (табл. 5). Ведущими из них родами в альгофлоре были *Eunotia*, *Neidium*, *Fragilaria*, типичные для заболоченных стаций представители диатомей. Самое низкое разнообразие водорослей отмечено в заливе в районе трубы. Коэффициент сходства Серенсена флористического состава в различных биотопах не превышал 0,35. Наряду с этим существенные различия в заливах прослеживаются и по уровню развития фитопланктона. Самые низкие величины численности (2,7 млн. кл/л) и биомассы (0,26 мг/л) отмечены в районе трубы (табл. 6), где по численности преобладали зеленые хлорококковые (63,9% общей численности), а по биомассе – синезеленые (43,5%). На этом участке озера развивался альгоценоз *Anabaena flos-aquae* (39% общей биомассы), ей сопутствовали диатомея *Tabellaria flocculosa* (16,8% общей биомассы) и хлорококковая водоросль *Dictyosphaerium ehrenbergianum* (32% общей численности и 13% общей биомассы). В заливе ниже трубы уровень развития фитопланктона в несколько раз выше (табл. 7). Основу численности (64%) и биомассы (69%) составляли хлорококковые водоросли, что свидетельствует о поступлении биогенных элементов с водосбора в связи со строительством дорог, трубопровода, территории жилого поселка. Абсолютным доминантом по численности (46%) и биомассе (60%) была хлорококковая водоросль *Dictyosphaerium pulchellum*.

Таблица 5

**Таксономический состав и распределение видов в «Тундровом озере», 2004 г.**

Отдел	Район трубы	Ниже трубы	Итого
<i>Cyanophyta</i>	3	5	6
<i>Bacillariophyta</i>	6	20	23
<i>Chlorophyta</i>	20	31	43
<i>Chrysophyta</i>	5	3	7
<i>Cryptophyta</i>	1	1	1
<i>Dinophyta</i>	-	1	1
<i>Euglenophyta</i>	-	2	2
<i>Xanthophyta</i>	1	2	2
Всего	36	65	85

Несмотря на то, что в озере встречены представители заболоченных стаций, показательно развитие в планктоне мелкоклеточных хлорококковых – *Dictyosphaerium*, *Scenedesmus*,

*Selenastrum*, *Crucigenia*, используемых как индикаторы органических загрязнений.

Таблица 6

**Распределение численности и биомассы фитопланктона в оз. «Тундровое», 2004 г.**

Отдел	Район трубы		Ниже трубы	
	Н	В	Н	В
<i>Cyanophyta</i>	31,2	43,5	34,1	10,9
<i>Bacillariophyta</i>	2,1	20,2	0,1	5,2
<i>Chlorophyta</i>	63,9	27,1	63,8	69,0
<i>Chrysophyta</i>	2,5	6,9	1,3	5,7
<i>Cryptophyta</i>	0,3	2,3	-	-
<i>Dinophyta</i>	-	-	0,1	3,7
<i>Xanthophyta</i>	-	-	0,5	5,5
Общая численность, млн. кл/л	2,73		10,52	
Общая биомасса, мг/л	0,262		0,523	

Примечание. N – численность, %; В – биомасса, %

Таким образом, даже ориентировочные данные по фитопланктону позволили выявить отрицательное влияние строительных работ на водосборном бассейне озера и старицы, что привело к увеличению трофности водоемов.

**Река Нелико-Пойловояха** – правый приток р. Нгарка-Пойловояха со скоростью течения 0,3 м/сек. Фитопланктон обследованных водотоков беден. Всего выявлено 56 видов, разновидностей и форм, относящихся к 5 отделам (табл. 7).

Таблица 7

**Таксономический состав и распределение видов в бассейне р. Нелико-Пойловояха, 2004 г.**

Отдел	Район трубы		Итого
	Безымянный ручей	Река	
<i>Cyanophyta</i>	1	1	2
<i>Bacillariophyta</i>	17	14	27
<i>Chlorophyta</i>	11	9	16
<i>Chrysophyta</i>	5	4	6
<i>Euglenophyta</i>	4	2	5
Всего	38	30	56

В обоих водотоках фитопланктон представлен зелеными и наннопланктонными жгутиковыми формами из различных отделов, преимущественно золотистыми. Коэффициент сходства флористического состава не превышал 0,38. Диатомовые водоросли в период ис-

следований были представлены в планктоне единичными особями из других экологических группировок. Численность водорослей в водотоках колебалась от 200 до 300 тыс. кл/л (табл. 8). Основу фитопланктона составляли мелкоклеточные хлорококковые водоросли, 57% общей численности. На втором месте были представители наннопланктона, золотистые водоросли, обусловившие 53–77% общей биомассы. Синезеленые водоросли в этих водотоках были единичными.

Таблица 8

**Распределение численности и биомассы фитопланктона в бассейне р. Нелико-Пойловояха, 2004 г.**

Отдел	Ручей без названия		Река	
	N	B	N	B
<i>Bacillariophyta</i>	-	-	4,5	15,9
<i>Chlorophyta</i>	57,1	47,2	57,1	6,8
<i>Chrysophyta</i>	42,9	52,8	38,4	77,3
Общая численность, тыс. кл/л	205		315	
Общая биомасса, мг/л	0,036		0,044	

Примечание. N – численность, %; B – биомасса, %

**Река Нгарка-Пойловояха.** За период исследований в планктоне реки выявлено 70 видов с учетом разновидностей и форм, относящихся к 6 отделам. Наибольшим видовым обилием на всех створах отличались диатомовые водоросли, составлявшие 47,1% общего состава, им заметно уступали зеленые (25,7%) и золотистые (12,8%). Представлены они разнообразными, но немногочисленными представителями дна и обрастаний из родов *Pinnularia*, *Nitzschia*, *Synedra*, *Navicula* и других. Вниз по течению реки на створе ниже трубопровода разнообразие водорослевого населения значительно снижается (табл. 9), что может быть обусловлено влиянием антропогенных воздействий.

Уровень развития фитопланктона на обследованном участке реки невысокий (табл. 10). Максимальные величины общей численности не превышали 500 тыс. кл/л, а общей биомассы – 0,08 мг/л.

Несмотря на высокое разнообразие, в количественных сборах диатомовые встречались единично. Максимальные величины их численности отмечены на створе в районе трубопровода. Наибольшего развития на всех ство-

рах достигали наннопланктонные золотистые водоросли. Доминировала наннопланктонная водоросль *Chrysococcus biporus*. Колебания ее биомассы на отдельных створах составили 0,005 – 0,06 мг/л.

Таблица 9

**Таксономический состав и распределение видов в р. Нгарка-Пойловояха, 2004 г.**

Отдел	Выше трубы	Район трубы	Ниже трубы
<i>Cyanophyta</i>	2	1	-
<i>Bacillariophyta</i>	13	24	9
<i>Chlorophyta</i>	9	9	5
<i>Chrysophyta</i>	4	7	6
<i>Dinophyta</i>	-	-	1
<i>Euglenophyta</i>	3	5	2
Всего	31	46	23

Таблица 10

**Распределение численности и биомассы фитопланктона в р. Нгарка-Пойловояха, 2004 г.**

Отдел	Раннелетний период					
	район трубы		выше трубы		ниже трубы	
	N	B	N	B	N	B
<i>Bacillariophyta</i>	12,1	22,3	8,8	12,5	7,6	52,9
<i>Chlorophyta</i>	33,7	7,1	37,9	25,0	65,1	11,8
<i>Chrysophyta</i>	54,2	70,6	53,3	62,5	27,3	35,3
Общая численность, тыс. кл/л	507		169		132	
Общая биомасса, мг/л	0,085		0,032		0,017	

Примечание. N – численность, %; B – биомасса, %

Проведенные исследования в реках Монго-юрбей, Нгаркапойловояха и Неликопойловояха, озерах и протоках восточного склона Тазовского полуострова позволили выявить 238 видов, разновидностей и форм водорослей, относящихся к 7 отделам, что свидетельствует о богатстве видового состава исследованных водоемов (табл. 11). Обилие видов из родов *Closterium*, *Eunotia*, *Pinnularia* свидетельствует о заболоченности водосборов изучаемых водоемов. Наибольшим разнообразием и продуктивностью отличается фитопланктон стоячих водоемов (озера, старицы).

Таблица 11

Видовой состав фитопланктона водоемов  
в бассейнах рек Монгаюрбей и Пойловояха, 2004 г.

Таксон	Монгаюрбей	Протока	Нгаркапойловояха	Старица	оз. Тундровое	Нёликопойловояха
<b>Cyanophyta</b>						
<i>Anabaena</i> sp	-	-	-	-	-	+
<i>A. aequalis</i> Borge	+	-	-	+	-	-
<i>A. augstumalis</i> Schmidle	-	-	-	-	+	-
<i>A. circinalis</i> (Kuetz.) Hansg.	+	+	-	-	-	-
<i>A. contorta</i> Bachm.	+	-	-	-	-	-
<i>A. constricta</i> (Szaf.) Geitl.	-	-	-	+	-	-
<i>A. flos-aquae</i> (Lyngb.) Breb.	+	-	-	-	+	-
<i>A. lemmermanii</i> P. Richt.	+	+	-	+	+	-
<i>A. scheremetievi</i> Elenk.	+	+	-	-	-	-
<i>A. spiroides</i> f. <i>spiroides</i> Kleb.	+	+	-	-	-	-
<i>A. variabilis</i> Kütz.	-	+	+	+	-	-
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L)Ralfs	+	+	-	+	-	-
<i>Aphanothece clathrata</i> W et G.S. West	-	+	-	+	+	-
<i>G. minuta</i> (Kütz.) Hollerb.	+	+	-	+	-	-
<i>Gomphosphaeria compacta</i> (Lemm.) Strom.	+	-	-	-	+	-
<i>Lyngbya limnetica</i> Lemm.	-	-	-	-	+	-
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) em. Elenk.	+	-	-	-	-	-
<i>M. pulvereae</i> (Wood) Forti emend Elenk.	+	+	+	-	-	-
<i>M. pulvereae</i> f. <i>delicatissima</i> (W. et. G.S. West) Elenk.	+	-	-	-	-	-
<i>M. pulvereae</i> f. <i>holsatica</i> Lemm	+	+	-	-	-	-
<i>M. pulvereae</i> f. <i>incerta</i> Lemm.	+	+	-	-	-	-
<i>Oscillatoria agardhii</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Oscillatoria amphibia</i> Ag.	+	-	-	-	-	-
<i>O. tenuis</i> Ag.	+	+	-	-	-	-
<i>Phormidium</i> sp.	+	-	-	-	-	+
<i>Spirulina okensis</i> (Meyer) Geitl.	+	-	-	-	-	-
<b>Chrysophyta</b>						
<i>Chrysooccus biporus</i> Skuja	+	+	+	+	+	+
<i>Chr. rufescens</i> Klebs	-	-	-	-	+	-
<i>Dinobryon bavaricum</i> Imh.	+	+	-	-	+	-
<i>D. borgei</i> Lemm.	+	+	+	-	+	+
<i>D. cylindricum</i> Imh.	+	-	+	+	-	-
<i>D. divergens</i> Imh.	-	+	+	-	-	+
<i>D. suecicum</i> Lemm.	+	+	+	-	+	+
<i>D. suecicum</i> var. <i>longispinum</i> Lemm.	-	-	-	-	+	-
<i>Kephyrion boreale</i> Skuja	-	-	-	-	+	-
<i>Kephyrion francevi</i> Guss.	+	+	+	+	+	

Таксон	Монгаюрбей	Протока	Нгаркапойловояха	Старица	оз. Тундровое	Нёликопойловояха
<i>K. inconstans</i> (Schmidle) Bourr.	+	+	+	-	-	+
<i>Lepochromulina bursa</i> Scherff.	-	-	-	-	+	-
<i>M. tonsurata</i> Teil.	+	+	+	-	-	-
<i>Pseudokephyrion undulatissimum</i> Scherff.	-	-	-	-	-	+
<i>Synura uvella</i> Ehrb.	+	-	+	-	-	-
<b>Cryptophyta</b>						
<i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja	-	-	-	-	+	-
<b>Dinophyta</b>						
<i>Gloenodinium pygmeum</i> (Lind.)Schiller	+	-	+	+	-	-
<b>Bacillariophyta</b>						
<i>Achnanthes clevei</i> Grun.	-	+	-	-	-	-
<i>Achnanthes linearis</i> var. <i>pusilla</i> Grun.	-	+	-	-	-	-
<i>Achnanthes marginulata</i> Grun.	-	-	-	-	+	-
<i>A. minutissima</i> Kütz. var. <i>minutissima</i>	+	+	+	-	-	-
<i>A. minutissima</i> var. <i>cryptocephala</i> Grun.	-	+	+	-	-	-
<i>A. nodosa</i> A. Cl.	-	-	+	-	-	-
<i>Anomoneis serias</i> var. <i>brachysira</i> (Breb.) Hust.	-	-	+	-	-	-
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	+	+	+	-	-	+
<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grun.)Sim.	+	+	+	+	-	-
<i>A. alpigena</i> (Grun.) Kram.	+	+	+	-	-	-
<i>A. distans</i> (Ehrb.) Sim.	+	+	-	-	-	-
<i>A. granulata</i> (Ehr.) Sim.	+	+	-	-	-	-
<i>A. italica</i> var. <i>tenuissima</i> (Grun.) Sim.	-	+	-	-	-	-
<i>A. subarctica</i> (O. Mьll.)Haworth	+	+	-	-	+	-
<i>Caloneis alpestris</i> (Grun.) Cl.	-	+	-	+		-
<i>Caloneis silicula</i> var. <i>silicula</i> (Ehrb.)Cl.	+	+	-	-	+	-
<i>C. silicula</i> var. <i>truncatula</i> Grun.	-	-	-	-	+	-
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>placentula</i> Ehr.	-	-	-	-	+	-
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehrb) Grun.	-	+	-	-	+	-
<i>Cymbella cuspidata</i> Kütz.	-	-	+	-	-	+
<i>C. naviculiformis</i> (Auersw.) Cl.	+	+	+	+	+	+
<i>C. sinuata</i> Greg.	-	+	-	-	-	-
<i>C. ventricosa</i> Kütz.	-	-	-	-	+	-
<i>Diatoma tenue</i> Ag.	-	-	+	-	-	-

Таксон	Монгаальей	Протока	Нгаркапойловояха	Старица	оз. Тудровое	Нёлкопойловояха
<i>Diploneis ovalis</i> (Hilse) Cl.	+	-	-	-	-	-
<i>Epithemia adnata</i> (Кьtz.) Breb.	-	-	-	+	-	-
<i>Eunotia arcus</i> Ehr.	-	-	-	+	-	-
<i>E. fallax</i> A. Cl.	-	-	-	-	-	+
<i>Eunotia lunaris</i> (Ehr.) Grun. var. <i>lunaris</i>	-	+	+	+	+	+
<i>E. lunaris</i> var. <i>capitata</i> Grun.	+	-	-	-	-	-
<i>E. monodon</i> Ehrb.	-	-	-	-	+	-
<i>E. pectinalis</i> (Dillw.) Rabench. var. <i>pectinalis</i>	-	-	-	-	+	-
<i>E. pectinalis</i> var. <i>minor</i> (Kutz.) Rabenh.	-	-	-	-	+	-
<i>E. pectinalis</i> var. <i>ventralis</i> (Ehr.) Hust.	-	-	+	-	-	-
<i>E. praeurpta</i> Ehr. var. <i>praeurpta</i>	-	+	+	+	+	+
<i>E. praeurpta</i> var. <i>bidens</i> (W.Sm.) Grun.	-	+	-	-	-	-
<i>E. sudetica</i> O. Мьлл.	-	-	-	-	+	-
<i>E. triodon</i> Ehr.	-	-	-	-	+	-
<i>F. construens</i> (Ehr.) Grun var. <i>construens</i>	-	-	+	-	-	-
<i>F. construens</i> var. <i>subsalina</i> Hust.	-	-	-	-	+	-
<i>F. crotonensis</i> Kitt.	+	-	-	-	-	-
<i>F. inflata</i> (Heid.) Hust.	-	+	-	-	-	-
<i>F. pinnata</i> Ehrb.	-	+	+	+	-	-
<i>F. vaucheriae</i> (Кьtz.) B.-Peters.	-	+	-	+	+	+
<i>Frustulia rhomboides</i> var. <i>saxonica</i> (Rabenh)D. T.	-	-	-	+	-	+
<i>Hannaea arcus</i> (Ehrb.) Patrick	+	+	-	+	-	-
<i>Melosira varians</i> Ag.	+	+	-	-	-	-
<i>Meridion circulare</i> (Grev.) Ag.	-	+	-	-	-	+
<i>Navicula</i> sp.	+	+	-	-	-	-
<i>Navicula anglica</i> (Greg.)Ralfs.	-	-	-	-	-	+
<i>N. capitatoradiata</i> Germain	-	+	-	-	-	-
<i>N. cryptocephala</i> Кьtz.	+	+	-	-	-	+
<i>N. dicephala</i> (Ehrb.) W. Sm.	-	-	-	-	-	+
<i>N. gracilis</i> Ehrb.	-	-	+	-	-	-
<i>N. menisculus</i> Schum.	+	+	-	-	-	-
<i>N. mutica</i> var. <i>nivalis</i> (Ehr.) Hust.	+	-	-	-	-	-
<i>N. placentula</i> (Ehrb.) Grun var. <i>placentula</i>	+	-	-	-	-	-
<i>N. pupula</i> Кьtz. var. <i>pupula</i>	-	-	+	-	-	-
<i>N. radiosa</i> Кьtz. var. <i>radiosa</i>	+	+	+	+	-	-

Таксон	Монгаальей	Протока	Нгаркапойловояха	Старица	оз. Тудровое	Нёлкопойловояха
<i>N. rhynchocephala</i> Кьtz. var. <i>rhynchocephala</i>	-	+	+	-	+	+
<i>N. dilatatum</i> (Ehr.) Cl.	-	+	-	+	-	-
<i>N. dubium</i> (Ehrb.) Cl	-	+	-	-	+	-
<i>N. iridis</i> var. <i>amphygomphus</i> (Ehrb.) A. Mayer	+	-	-	-	+	-
<i>Nitzschia</i> sp.	-	-	+	-	-	-
<i>Nitzschia acicularis</i> (Кьtz.)W. Sm.	+	+	-	+	-	+
<i>N. amphibia</i> Grun	-	+	-	-	-	-
<i>N. fonticola</i> Grun.	-	-	+	-	-	-
<i>N. frustulum</i> (Kuetz.) Grun	+	-	-	-	-	-
<i>N. gracilis</i> Hantzsch.	-	-	-	-	+	-
<i>N. hantzschiana</i> Rabenh.	+	-	-	-	-	+
<i>N. heufleriana</i> Grun.	-	-	-	-	-	-
<i>N. palea</i> (Кьtz.) W. Sm.	+	-	-	-	-	+
<i>N. paleacea</i> (Grun.)Grun.	-	-	+	-	+	+
<i>N. romana</i> Grun.	-	-	-	-	-	+
<i>N. vermicularis</i> (Кьtz.) Grun.	-	+	+	+	-	+
<i>P. borealis</i> Ehrb.	-	-	+	+	-	-
<i>P. gibba</i> Ehrb. var. <i>gibba</i>	+	-	+	-	-	-
<i>P. gibba</i> var. <i>linearis</i> Hust.	+	-	-	-	-	-
<i>P. interrupta</i> W. Sm. var. <i>interrupta</i>	-	-	-	+	-	-
<i>P. major</i> (Kuetz.) Rabenh.	+	+	-	-	-	-
<i>P. mesolepta</i> (Ehr.) W. Sm.	-	-	+	-	-	-
<i>P. microstauron</i> var. <i>microstauron</i> (Ehrb.) Cl.	-	-	-	-	-	+
<i>P. molaris</i> Grun.	-	-	+	-	-	-
<i>P. molaris</i> var. <i>lapponica</i> Molder	-	-	-	-	+	-
<i>P. nodosa</i> (Ehrb.)	-	-	-	-	+	-
<i>Pinnularia</i> sp.	-	+	-	-	-	+
<i>P. subcapitata</i> Greg.	-	-	-	-	-	+
<i>P. undulata</i> Greg.	-	-	+	+	-	-
<i>P. viridis</i> (Nitzsch.) Ehrb.	-	-	-	+	-	-
<i>P. viridis</i> var. <i>intermedia</i> Cl.	-	-	-	+	-	-
<i>Stauroneis anceps</i> Ehrb. var. <i>anceps</i>	-	-	+	-	+	+
<i>S. phoenicenteron</i> (Nitzsch.) Ehrb.	+	-	-	-	+	+
<i>S. smithii</i> Grun.	-	+	-	-	-	-
<i>Stephanodiscus bideranus</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.	-	-	+	+	-	-
<i>Stephanodiscus minutulus</i> (Kutz.) Cl. et Moll.	-	+	-	-	-	-
<i>Surirella angustata</i> Кьtz.	+	-	-	-	-	-
<i>Synedra acus</i> (Kuetz.) var. <i>acus</i>	-	-	+	-	-	-

Таксон	Монгаалурий	Протока	Нгаркалойловояха	Старица	оз. Тундровое	Нёликопойловояха
<i>Synedra acus</i> var. <i>angustissima</i> Grun.	+	+	+	-	-	+
<i>S. acus</i> var. <i>radians</i> (Kütz.) Hust.	-	+	-	-	-	-
<i>S. rumpens</i> var. <i>fragilarioides</i> Grun.	-	-	+	-	-	+
<i>S. tenera</i> W.Sm.	-	+	-	-	-	-
<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. var. <i>ulna</i>	-	+	+	+	-	+
<i>S. ulna</i> var. <i>danica</i> (Kütz.) Grun.	-	+	-	-	-	-
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	+	+	-	-	-	+
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth.) Kütz.	+	+	+	+	+	+
<b>Xanthophyta</b>						
<i>T. ambiguum</i> Skuja	+	+	-	+	+	-
<i>T. viride</i> Pasch.	-	-	-	-	+	-
<b>Euglenophyta</b>						
<i>Euglena acus</i>	-	-	+	-	-	-
<i>E. hemichromata</i> Skuja	-	-	-	-	-	+
<i>Euglena proxima</i> Dang.	-	-	+	-	-	-
<i>Phacus pyrum</i> (Ehr.) Stein	-	+	-	-	-	-
<i>P. striatus</i> France	-	-	+	-	-	-
<i>Trachelomonas</i> Ehr. sp.	-	-	+	+	-	+
<i>T. acathostoma</i> var. <i>minor</i> Drez.	-	-	-	-	+	+
<i>T. ctenaria</i> Tschernov	-	-	-	-	+	-
<i>T. hispida</i> var. <i>granulata</i> Playf.	+	-	-	-	-	-
<i>T. hispida</i> var. <i>volicensis</i> Drez.	-	-	-	-	-	+
<i>T. intermedia</i> Dang. var. <i>intermedia</i>	-	-	-	+	-	-
<i>T. lacustris</i> Drez. <i>emend.</i> Balech	-	-	+	+	-	-
<i>T. oblonga</i> Lemm. var. <i>oblonga</i>	-	-	-	-	-	+
<i>T. ornata</i> (Svir.) Skv.	-	-	-	+	-	-
<i>T. volvocina</i> Ehr. var. <i>volvocina</i>	-	+	+	-	-	-
<b>Chlorophyta</b>						
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh. var. <i>hantzschii</i>	+	+	-	-	-	-
<i>Ankistrodesmus bibraianus</i> (Reinsch) Korsch.	-	+	-	-	-	-
<i>Ankyra judei</i> (G. M. Sm.) Fott	-	-	-	+	-	-
<i>Binuclearia lauterbornii</i> (Schmidle) Pr.-Lavr.	-	+	-	-	-	-
<i>Chlamydomonas angulosa</i> Dill.	-	-	+	-	-	-

Таксон	Монгаалурий	Протока	Нгаркалойловояха	Старица	оз. Тундровое	Нёликопойловояха
<i>Closteriopsis acicularis</i> (G.M.Smith) Belcher et Swale	+	-	+	-	+	+
<i>Closterium aciculare</i> (Tuffen) West	-	-	-	-	-	+
<i>C. acutum</i> (Lyngb.) Breb.	-	-	+	-	+	-
<i>C. acutum</i> f. <i>tenuis</i> Nordst.	-	-	-	-	+	-
<i>C. cynthia</i> De Not	-	-	-	-	+	-
<i>C. leibleinii</i> Kuetz.	-	-	-	-	+	-
<i>C. parvulum</i> Naeg.	-	-	+	-	-	+
<i>Closterium rostratum</i> Ehrb.	-	+	-	-	-	+
<i>Coenococcyris obtusa</i> Korsch.	-	-	-	+	+	-
<i>C. reniformis</i> Korsch.	-	-	-	+	-	-
<i>Cosmarium bioculatum</i> Breb.	+	-	-	-	-	-
<i>C. depressum</i> (Naeg.) Lund.	+	-	-	-	-	-
<i>C. granatum</i> Breb.	-	-	-	+	-	-
<i>C. meneghinii</i> Breb.	-	-	-	+	-	-
<i>C. subcostatum</i> Nordst.	-	-	-	+	-	-
<i>C. subcrenatum</i> Hantzsch.	-	-	+	-	-	-
<i>C. subprotumidum</i> Nordst.	-	-	-	+	-	-
<i>C. subtumidum</i> Nordst.	-	-	-	+	-	-
<i>Cosmarium turpinii</i> Breb.	-	-	-	-	+	-
<i>Cosmarium</i> sp.	-	-	+	+	-	-
<i>Crucigeniella apiculata</i> (Lemm.) Kom.	+	-	-	-	-	-
<i>Crucigenia fenestrata</i> Schmidle	+	+	+	-	+	-
<i>C. quadrata</i> Morren.	+	+	+	+	-	+
<i>C. tetrapedia</i> (Kirchn.) W. et. West	+	+	-	-	-	+
<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> Ndg.	-	-	-	+	-	-
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood	+	+	-	-	+	+
<i>D. tetrachotomum</i> Printz	+	+	-	+	+	+
<i>Didimocystis planctonica</i> Korsch.	-	-	-	-	+	-
<i>Elakatothrix genevensis</i> (Reverd) Hind.	+	-	-	-	-	-
<i>Eudorina elegans</i> Ehr.	-	-	-	+	-	-
<i>Euastrum bidentatum</i> Naeg.	-	-	-	+	+	-
<i>Euastrum binale</i> (Turp.) Ehr.	-	-	-	+	-	-
<i>Euastrum obesum</i> Josh.	-	-	-	+	-	-
<i>Kirchneriella contorta</i> (Schmidle) Bohl.	-	-	-	-	+	-
<i>K. obesa</i> (W. West) Schmidle	-	-	-	+	-	-
<i>Lagerheimia geneviensis</i> Chod.	-	-	-	-	+	-
<i>Micrasterias</i> sp.	-	-	+	-	-	-
<i>Monoraphidium contortum</i> Turp. (Kom.-Legn.)	+	-	-	-	-	-

Таксон	Монгаальей	Протока	Нгаркапойловояха	Старица	оз. Тудровое	Нёлкопойловояха
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berk.) Kom.	-	+	-	-	-	-
<i>M. irregulare</i> (G.M.Smith) Kom.-Legn.	+	+	+	-	-	+
<i>Oocystis lacustris</i> Chod.	+	+	-	+	-	+
<i>Palmodictyon varium</i> (Naeg.) Lemm.	-	-	-	+	-	-
<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory.	-	-	-	-	-	+
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.	+	+	+	-	+	-
<i>P. duplex</i> Meyen	+	-	-	+	-	-
<i>P. tetras</i> (Ehr.) Ralfs	+	-	+	+	+	-
<i>Penium spinospermum</i> Josh.	-	-	-	+	-	-
<i>Pleurotenium ehrenbergii</i> (Breb.) De Bary	-	+	-	-	-	-
<i>Raphidiasstrum lunatum</i> (Ralfs) Pal.-Mordv.	-	-	-	+	-	-
<i>Raphydocelis sigmoidea</i> Hind.	-	-	-	-	+	-
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lag.) Chod.	+	+	-	-	-	-
<i>Scenedesmus acutus</i> Meyen	-	-	+	-	+	-
<i>Sc. arcuatus</i> (Lemm.) Lemm.	-	+	-	-	-	-
<i>Sc. bicaudatus</i> (Hahnsg) Chod.	+	-	-	-	-	-
<i>Sc. bijugatus</i> (Turp) Кьтз.	-	+	-	-	-	-
<i>Sc. brasiliensis</i> Bohl. var. <i>brasiliensis</i>	-	-	-	-	+	-
<i>Sc. brasiliensis</i> var. <i>cinnamomeus</i> Roll	-	-	-	-	+	-
<i>Sc.denticulatus</i> Lagerh. var. <i>denticulatus</i>	-	+	+	+	+	-
<i>Sc. denticulatus</i> var. <i>linearis</i> Hansg.	-	-	-	+	+	+
<i>Sc. ecornis</i> (Ehrb.) Chod.	-	-	-	-	+	-
<i>Sc. falcatus</i> Chod.	-	-	-	+	+	-
<i>Sc. granulatus</i> W.et G. S. West	+	-	-	-	-	-
<i>Sc. opoliensis</i> var. <i>carinatus</i> Lemm.	-	-	-	-	+	-
<i>Sc. semipulcher</i> Hortob.	-	-	-	-	+	-
<i>Sc. sempervirens</i> Chod.	-	-	-	+	-	-
<i>Sc. serratus</i> (Corda) Bohl.	-	-	-	-	+	-
<i>Sc spinosus</i> Chod.	-	-	-	-	+	-
<i>Sc. quadricauda</i> (Turp.) Breb.	+	-	+	+	-	+
<i>Schroederia nitzschiioides</i> (G. S. West) Korsch.	-	-	-	-	+	-
<i>Schroederia setigera</i> (Schroed.) Lemm.	+	-	-	-	-	-

Таксон	Монгаальей	Протока	Нгаркапойловояха	Старица	оз. Тудровое	Нёлкопойловояха
<i>Selenastrum gracilis</i> Reinsch	-	+	+	+	+	+
<i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chod.	+	+	-	+	-	+
<i>Spirogyra</i> sp. ster.	+	-	+	+	-	+
<i>Spondylosium planum</i> (Wolle) W. et G. S. West	-	+	+	-	-	-
<i>Staurastrum polymorphum</i> Breb.	-	-	-	+	+	-
<i>S. vestitum</i> Ralfs	-	-	-	+	-	-
<i>Staurodesmus brevispina</i> (Breb.) Croas	-	-	-	+	-	-
<i>S. cuspidatus</i> (Breb.) Teil.	-	-	-	-	+	-
<i>S. mamillatus</i> (Nordst.) Teil.	-	-	-	+	+	-
<i>S. triangularis</i> (Lagerh.) Teil.	-	-	-	-	+	-
<i>Teilingia granulata</i> (Roy et Biss.) Bourr.	-	-	+	+	+	-
<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansg.	-	-	-	-	-	+
<i>Tetraedron minimum</i> (A. Br.) Hansg.	-	+	-	-	-	-
<i>Xanthidium trispinatum</i> (W.et G. S. West) Pal-Mordv.	-	-	-	+	-	-
<i>Willea irregularis</i> (Wille) Schmidle	+	-	-	+	-	-

Таким образом, полученные нами данные о составе фитопланктона водоемов и водотоков обследованной территории восточной части Тазовского полуострова в целом отражают свойственные ему зональные черты: основу фитопланктона составляют характерные для водоемов холодных районов планктонные виды золотистых, диатомовых и синезеленых водорослей. При прогрессирующем освоении территории Тазовского полуострова многие участки рек подвержены загрязнению, что ведет к изменению соотношения видов в зональных комплексах. Из их состава выпадают чувствительные к загрязнению виды. Упрощение структуры приводит к массовому развитию в фитопланктоне арктических водоемов отдельных представителей, особенно синезеленых, хлорококковых и диатомовых водорослей.

**ЛИТЕРАТУРА**

Водоросли: Справочник. 1989 / Под общ. ред. С.П. Вассера. Киев: Наукова думка: 1–608.

**Генкал С.И., Семенова Л.А.** 1989. Материалы к флоре водорослей (Bacillariophyta) Обского Севера // Изучение реки Оби и ее притоков в связи с хозяйственным освоением западной Сибири. Тр. ГосНИОРХ. Вып. 305. Л.: ГосНИОРХ: 43–55.

**Генкал С.И., Семенова Л.А.** 1999. Новые данные к флоре Bacillariophyta Обского Севера // Биология внутренних вод, №1–3: 7–20.

**Лёзин В.А.** 1995. Реки и озера Тюменской области. (Словарь-справочник). Тюмень: 1–300.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука: 73–90.

**Семенова Л.А., Науменко Ю.В.** 2001. Новые данные к альгофлоре Нижней Оби и ее эстуария // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Вып. 2. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН: 131–137.

**Эдельштейн Я.С.** 1936. Геоморфологический очерк Западно-Сибирской низменности // Труды Института физической географии. Вып. 20: 1–87.

**К ИЗУЧЕНИЮ ЗООПЛАНКТОНА БАССЕЙНА Р. ТАЗ  
(Р. ХУДОСЕЙ И СРЕДНЕЕ ТЕЧЕНИЕ Р. ТАЗ)**

*Е.Н. Богданова*

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН*

*8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144*

В настоящее время антропогенная нагрузка на водотоки и водоемы бассейна р. Таз значительно меньше, чем на водоемы и водотоки бассейна р. Оби и п-ова Ямал. Исключение составляет Тазовская губа, которую в 2004 г. пересек газопровод с Находкинского месторождения газа. Интенсивное освоение севера Западной Сибири, связанное с промышленной экспансией газовой отрасли, неминуемо приведет к нарушению естественного состояния водных экосистем Таза и его притоков. Перед нами была поставлена задача – изучить видовой состав и количественное развитие зоопланктона рек Таз и Худосей как наиболее важных в рыбохозяйственном отношении водотоков региона с целью комплексной оценки их современного, то есть пока еще не нарушенного, экологического состояния.

Таз – одна из самых больших рек Западной Сибири, однако в гидробиологическом отношении она изучена крайне мало. Первые исследования зоопланктона этой реки были проведены Д.Л. Венглинским (1971) в летний и осенний период 1967 г. Пробы отобраны на верхнем, среднем и нижнем течении реки. Опубликован материал в тезисной форме. Последующее обследование зоопланктонной фауны и ее количественного развития в бассейне р. Таз проведены в июне и августе 1994 г. (Синицына, 1996). Исследованием охвачены среднее течение р. Таз, ее приток р. Худосей, протоки Кедровая и Сиберто, озера Сиберто, Толога и безымянное).

**РАЙОН И МЕТОДИКА  
ИССЛЕДОВАНИЙ**

В 2005 г. лабораторией экологии рыб ИЭРиЖ начаты кадастровые исследования водоемов и водотоков бассейна р. Таз. На первом этапе этой работы были обследованы р. Худосей с притоками Поколька и Карсавинская и р. Таз вблизи пос. Красноселькуп. Краткая гидроло-

гическая и гидрохимическая характеристика бассейна р. Таз дана по литературным источникам (Москаленко, 1958; Бассейн и речная система Таза, 1968; Атлас Тюменской области..., 1971; Лезин, 2000).

Р. Таз, протяженностью 1401 км, начинается на Верхнетазовской возвышенности в зоне таежных лесов, пересекает также зону лесотундры и тундры и впадает в Тазовскую губу. У р. Таз насчитывается около 8100 притоков, 356 из них – первого порядка. Большинство водотоков (89%) имеют длину менее 10 км. Бассейн реки сильно заболочен (38% от всей территории), здесь находится огромное количество (около 35000) озер. Большинство озер (свыше 98%) имеют площадь менее 1 км<sup>2</sup>. В пойме многочисленны озера-старицы (на всей площади водосбора их около 4700), заливаемые в половодье. В среднем и нижнем течении русло р. Таз извилистое, изобилует протоками, достигающими нескольких десятков километров.

На границе верхнего и среднего течения ширина русла достигает 50–100 м, в низовьях колеблется от 200 м до 1 км. Глубина в верхнем течении реки составляет от 0,8 м до 3 м, в низовьях – до 10–15 м. Средняя скорость течения в верховьях – 0,7 м/с, в низовьях – 0,3–0,4 м/с. Температура воды постепенно снижается вниз по течению и сильно изменяется по годам. Максимальные температуры воды наблюдаются с середины до конца июля.

Питание реки преимущественно снеговое. Например, у пос. Красноселькуп доля талых снеговых вод в объеме годового стока составляет 54%, грунтовое питание – 27%, дождевое – 19%. Объем годового стока р. Таз очень большой – 47 км<sup>3</sup>. По характеру водного режима река относится к группе рек с весенним половодьем, когда регистрируется высший уровень воды, низкой летне-осенней и зимней меженьями и осенними паводками. В низовьях

р. Таз, на расстоянии до 200 км выше устья, наблюдаются ветровые сгонно-нагонные явления.

Сроки вскрытия реки ото льда и начала половодья колеблются в пределах месяца (23 апреля – 27 мая). Ледостав наступает в октябре, после осеннего ледохода, который продолжается обычно от трех до пяти дней.

Река Таз судоходна от устья на 450 км вверх по течению.

Река Худосей – самый крупный приток р. Таз, впадает справа на 412 км от устья, в 15 км выше пос. Красноселькуп, длина его 409 км, площадь бассейна – 11,2 тыс. км<sup>2</sup>. В бассейне реки насчитывают свыше 630 водотоков, почти 570 имеют длину менее 10 км, пять притоков – более 100 км. Объем годового стока реки – 3,4 км<sup>3</sup>. Питание реки – преимущественно снеговое. Вскрытие ото льда проходит в конце мая – начале июня. Ледостав происходит в начале третьей декады сентября.

Р. Таз и большинство правобережных притоков подвержены зимним заморам. Р. Худосей относится к незаморным водотокам. В летний период содержание кислорода в обследуемых нами водотоках близко к норме насыщения. Вода бассейна р. Таз относится к гидрокарбонатному классу. В нижнем и среднем течении – вода кальций-магниевого группы, выше пос. Толькалетом и осенью – натрий-калиевой группы. Минерализация воды р. Таз снижается от верховьев к низовьям. После окончания весенне-летнего паводка минерализация воды в р. Таз обычно начинает возрастать и достигает максимума в подледный период. Сезонные изменения минерализации вызывают аналогичные колебания жесткости воды в р. Таз от очень мягкой до мягкой. В р. Худосей в зимнюю межень вода средней жесткости по принятой классификации (Алекин, 1970).

Величина рН воды в 2001 и 2005 гг. (наши данные) в целом по р. Таз была близка к нейтральной, изменяясь от слабокислой (в период весеннего паводка) до слабощелочной к осени (6,18–7,84). В р. Худосей величина рН колебалась в меньших пределах (6,65–7,86).

В 2005 г. гидробиологический материал собран в весенне-летний период (июнь, июль, август) на шести створах (рис. 1):

створ 1 – русло р. Покальки, правобережно-го притока р. Худосей;

створ 2 – русло р. Карсавинская, левобережного притока р. Худосей;

створ 3 – русло р. Худосей, выше впадения р. Покальки;

створ 4 – русло р. Худосей, устье;

створ 5 – русло р. Таз, выше впадения р. Худосей;

створ 6 – русло р. Таз, ниже пос. Красноселькуп.



Рис. 1. Карта-схема района работ  
— места сбора гидробиологических проб

Зоопланктон собирали процеживанием 100 л воды через сеть Джеди (газ № 70) при помощи ведра по поперечному разрезу водотоков. Камеральную обработку проводили по общепринятым в гидробиологии современным методикам (Киселев, 1969; Кутикова, 1970; Методические рекомендации ..., 1982). При подсчете численности мелких коловраток и науплиев циклопид использовали коэффици-

ент 2, предложенный Г.А. Галковской (1965). Биомассу организмов рассчитывали при помощи уравнения зависимости массы тела гидробионтов от их длины (Методические рекомендации ..., 1982). Пользовались отечественными определителями (Рылов, 1948; Мануйлова, 1964; Кутикова, 1970; Смирнов, 1976; Боруцкий, Степанова, Кос, 1991; Определитель пресноводных беспозвоночных ..., 1995). Индекс фаунистического сходства рассчитывали по Серенсену (Одум, 1975).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Р. Покалька. Вустье реки на протяжении всего сезона наблюдений находили зоопланктонные организмы, представленные тремя основными группами. Всего отмечено 7 видов коловраток, 9 видов ветвистоусых и 1 вид веслоногих рачков (табл. 1). Наиболее бедным по составу зооплан-

ктон был в начале сезона открытой воды. В потоке обнаружено всего 2 вида коловраток, молодь дафний и цериодафний и половозрелую самку *Eucyclops macruioides* (табл. 1). В последующие даты сбора обнаружено по 10 видов зоопланктеров – в июле преобладали по разнообразию ветвистоусые рачки, в августе – коловратки. Постоянным на протяжении всего сезона был только один вид (коловратка *Euchlanis dilatata lucksiana*) и молодь Cyclopoidea. Численность зоопланктеров в июне была низкая – не достигала даже 1 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В июле она увеличилась почти в 10 раз и во столько же раз в августе (рис. 2). По структуре июньский зоопланктон можно считать копепоидным (рис. 2, табл. 2). В остальной период наибольшую численность имели коловратки, а биомассу – ветвистоусые рачки (рис. 2, табл. 2).

Таблица 1

Видовой состав зоопланктона среднего течения р. Таз и его притоков, июнь–август 2005 г.

Название организма	1			2			3			4			5			6		
	н	л	а	н	л	а	н	л	а	н	л	а	н	л	а	н	л	а
ROTATORIA	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+	+
<i>Brachionus diversicornis diversicornis</i> (Daday)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+
<i>B. quadridentatus brevispinus</i> Ehrenberg	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>B. variabilis</i> Hempel	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Collotheca calva</i> (Hudson)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epihanes macroura</i> (Barr. et Dat.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. dilatata lucksiana</i> Hauer	+	+	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+
<i>E. lyra lyra</i> Hudson	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Filinia terminalis</i> (Plate)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	+	-
<i>K. cochlearis</i> (Gosse)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-
<i>K. quadrata</i> (Müller)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Lecane (s. str.) luna</i> (Müller)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ploesoma triacanthum</i> Bergendal	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-
<i>Trichocerca (D.) tenuior</i> (Gosse)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+	-	+	+
<i>T. (s. str.) cylindrica</i> (Imh)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>T. (s. str.) capucina</i> (Wierz. et Zach.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-
<i>Trichotria pocillum</i> (Müller)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. similis</i> (Stenroos)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>T. truncata truncata</i> (Whit.)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Testudinella patina patina</i> (Hermann)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. sculpturata</i> Barlos	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
CLADOCERA	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	-	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Alona rectangula</i> Sars	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Alonella nana</i> (Baird)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Bosmina obtusirostris</i> Sars	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+	-

Название организма	1			2			3			4			5			6		
	н	л	а	н	л	а	н	л	а	н	л	а	н	л	а	н	л	а
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O. F. Müller.)	+	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Daphnia hyalina</i> (Leydig)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Eurycerus lamellatus</i> (O.F. Müller)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Macrotrix sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linne)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O. F. Müller)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Simocephalus expinosus</i> (De Geer)	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
COPEPODA	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
Nauplius Copepoda	+	-	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
Copepodit Cyclopoida	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
Copepodit Calanoida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisch.)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. macruroides</i> Liljeborg	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fisch.)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: 1 – р. Покалька; 2 – р. Карсавинская; 3 – р. Худосей, выше впадения р. Покальки; 4 – р. Худосей, устье; 5 – р. Таз, выше впадения р. Худосей; 6 – р. Таз, ниже пос. Красноселькуп; н – июнь, л – июль, а – август.

Таблица 2

Комплексы фоновых видов зоопланктона  
р. Покальки, 2005 г.

Дата	Численность		Биомасса	
	Название организма	%	Название организма	%
26 июня	Молодь Copepoda	42,0	Молодь Copepoda	33,5
			<i>E. macruroides</i>	27,9
23 июля	<i>E. d. lucksiana</i>	63,8	<i>A. priodonta</i>	31,1
			<i>Ch. sphaericus</i>	21,0
			<i>B. obtusirostris</i>	21,0
27 августа	<i>E. d. lucksiana</i>	81,3	<i>Ch. Sphaericus</i>	29,7
			<i>S. expinosus</i>	26,2

**Р. Карсавинская.** В этой реке мы также обнаружили рачков и коловраток – всего 15 видов (табл. 1). Наибольшим количеством видов отличались ветвистоусые (73% от общего числа), половина из них относятся к сем. Chydoridae и ведут придонный образ жизни, как и единственный встреченный вид циклопид – *Eucyclops serrulatus*. В течение всего сезона встречались *Asplanchna priodonta* и *Bosmina obtusirostris*. Наибольшего разнообразия и наибольшей плотности (численности и биомассы) зоопланктон достигал в июне (табл. 1, рис. 3). Коловратки в это время практически отсутствовали, сравнительно высокой численности достигала молодь циклопид (5,60 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и ветвистоусый рачок *Chydorus sphaericus* (4,20 тыс. экз./м<sup>3</sup>). По

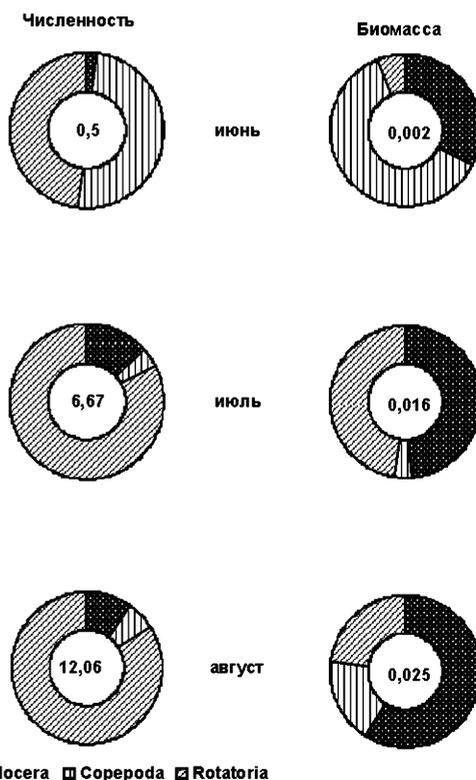


Рис. 2. Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона р. Покальки, 2005 г., %

составу и разнообразию зоопланктон в июле и августе мало различался (табл. 1). Кроме молоди циклопид (доминировали по численности), *A. priodonta* (преобладала наряду с моло-

дью циклопид по биомассе) и *Biapertura affinis* зоопланктеры в июльских пробах встречались единично, поэтому общая численность рачков и коловраток и их биомасса в это время были низкие (табл. 3, рис. 3). В августе численность и биомасса зоопланктона возросли на порядок, изменилась его структура – из состава выпали веслоногие рачки, не встречена даже молодь циклопид (рис. 3).

Таблица 3

**Комплексы фоновых видов зоопланктона р. Карсавинской, 2005 г.**

Дата	Численность		Биомасса	
	Название организма	%	Название организма	%
26 июня	Молодь Соперода	44,7	Молодь Соперода	
	<i>Ch. sphaericus</i>	33,5	<i>Ch. sphaericus</i>	
24 июля	Молодь Соперода	63,4	<i>A. priodonta</i>	
	<i>E. d. lucksiana</i>		Молодь Соперода	
25 августа	<i>B. affinis</i>	31,1	<i>B. affinis</i>	
	<i>E. d. lucksiana</i>	20,7	<i>P. uncinatus</i>	
	<i>E. I. Iyra</i>	20,7		

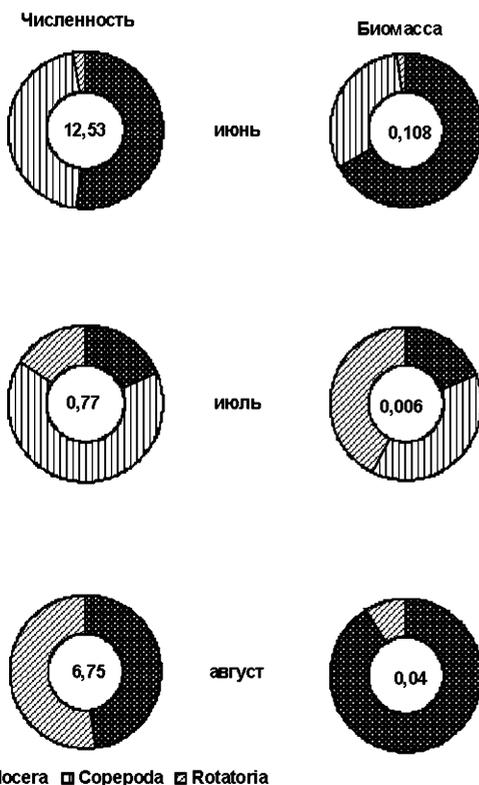


Рис. 3. Численность (тыс. экз./м³) и биомасса (г/м³) зоопланктона р. Карсавинской, 2005 г., %

На верхнем разрезе р. Худосей, расположенного выше впадения р. Покальки, встречен не только самый бедный по составу (по пять ви-

дов коловраток и ветвистоусых рачков и 2 вида веслоногих рачков), но и самый малочисленный зоопланктон (средняя численность за сезон наблюдений была равна 4,55 тыс. экз./м³ (табл. 5). Особенной бедностью отличался июньский зоопланктон – в пробе обнаружены были только несколько экземпляров молоди циклопид. Затем численность зоопланктонных организмов в русле постепенно нарастала и достигла максимума (8,85 тыс. экз./м³) в августе (рис. 4). В июле зоопланктон был коловраточный (табл. 4, 7) при доминировании по численности и биомассе *E. d. lucksiana*, в августе – рачковый с преобладанием по численности *Ch. sphaericus* и молоди циклопид, по биомассе – *Ch. sphaericus* и *E. macruroides* (табл. 4). Биомасса зоопланктеров в июне и июле была крайне низкой, но в августе возросла в 20 раз, поскольку преобладали в это время рачки – наиболее крупные зоопланктеры, что отразилось и на величине среднесезонной биомассы – она не самая низкая (табл. 6). Следует отметить, что обнаруженных на этом участке реки коловраток *Trichotria truncata truncata*, *Lecane luna* и веслоногого рачка *Paracyclops fimbriatus* мы больше не встретили ни в р. Худосей, ни в других обследованных водотоках.

Таблица 4

**Комплексы фоновых видов зоопланктона р. Худосей, выше впадения р. Покальки, 2005 г.**

Дата	Численность		Биомасса	
	Название организма	%	Название организма	%
26 июня	Молодь Соперода	100	Молодь Соперода	100
27 июля	<i>E. d. lucksiana</i>	89,3	<i>E. d. lucksiana</i>	69,2
27 августа	<i>Ch. sphaericus</i>	39,5	<i>Ch. Sphaericus</i>	41,5
	Молодь Соперода	27,7	<i>E. macruroides</i>	31,4

Таблица 5

**Средняя за сезон наблюдений численность зоопланктона среднего течения р. Таз и его притоков, 2005 г., %**

Группа планктеров	1	2	3	4	5	6
Cladocera	10,7	49,4	26,6	9,5	22,7	28,7
Copepoda	6,4	31,0	28,6	4,3	20,3	17,1
Rotatoria	82,9	19,6	45,2	86,2	57,0	54,2
Всего	6,418*	6,68*	4,55*	5,57*	17,09*	11,49*

Примечание: 1–6 – название водотоков см. рис. 2; \* – тыс. экз./м³

Таблица 6  
Средняя за сезон наблюдений биомасса зоопланктона среднего течения р. Таз и его притоков, 2005 г., %

Группа планктеров	1	2	3	4	5	6
Cladocera	53,7	71,4	50,2	43,6	39,2	48,8
Copepoda	15,0	23,3	44,6	7,9	12,6	6,7
Rotatoria	31,3	5,3	5,2	48,5	48,2	44,5
Всего	0,014*	0,052*	0,024*	0,011*	0,087*	0,097*

Примечание: 1 – 6 – названия водотоков см. рис. 2; \* - г/м<sup>3</sup>

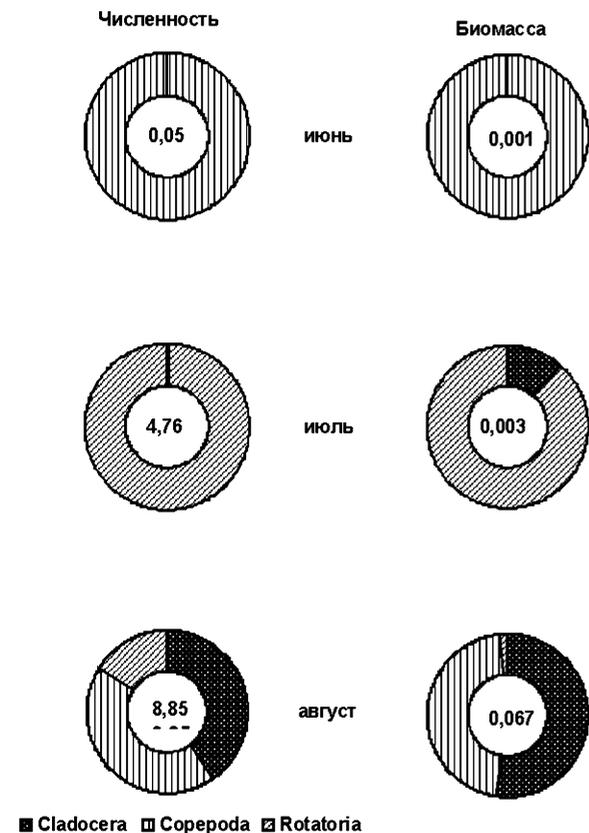


Рис. 4. Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона р. Худосей, выше впадения р. Покальки, 2005 г., %

В устье р. Худосей зоопланктон качественно богаче, чем выше по течению. За сезон отмечено 20 видов (со значительным преобладанием коловраток). Разнообразию зоопланктеров возрастало от июня (4 вида) к августу (13 видов) (табл. 1). Постоянным компонентом зоопланктона на протяжении всего периода наблюдений были только *E. d. lucksiana* и *B. obtusirostris*. Динамика численности имела несколько иную картину. В июне встретили крайне малочисленный зоопланктон, но через месяц численность возросла в 30 раз, хотя в августе отмечено

ее небольшое снижение (рис. 5). В первую дату сбора материала, как и на верхнем участке реки по численности преобладает молодь *Copepoda*, в остальной период наблюдений значительно преобладали по этому показателю коловратки (табл. 7). Значения средних за сезон численности и биомассы зоопланктона на этом участке р. Худосей низкие и в основном ниже, чем для зоопланктона остальных обследованных водотоков (табл. 5, 6).

Таким образом, в 2005 г. в р. Худосей обнаружено 26 видов зоопланктеров трех основных групп. Наибольшим разнообразием отличались коловратки (15 видов), наименьшим – веслоногие рачки (2 вида). Индекс фаунистического сходства зоопланктона на разных разрезах р. Худосей низкий – 0,31.

Таблица 7  
Комплексы фоновых видов зоопланктона р. Худосей, устье, 2005 г.

Дата	Численность		Биомасса	
	Название организма	%	Название организма	%
28 июня	Молодь <i>Copepoda</i>	39,4	<i>A. priodonta</i>	49,1
	<i>A. priodonta</i>	21,2	Молодь <i>Copepoda</i>	21,1
25 июля	<i>E. d. lucksiana</i>	70,9	<i>A. priodonta</i>	27,6
			<i>B. obtusirostris</i>	24,8
			<i>E. d. lucksiana</i>	20,3
25 августа	<i>L. luna</i>	75,3	<i>Ch. Sphaericus</i>	51,3
			<i>L. luna</i>	35,8

По данным О.Г. Синициной (1996), в июне и августе 1994 г. в р. Худосей был найден 31 вид зоопланктеров трех основных групп. По разнообразию ветвистоусые рачки (13 видов) и коловратки (12 видов) были близки. Наименьшим количеством видов были представлены веслоногие рачки – 6 видов. Списки зоопланктонных организмов, представленные нами и автором, значительно различаются, но по разнообразию групп зоопланктон имел в разные годы значительное сходство. Данных о количественном развитии зоопланктеров в р. Худосей автор не приводит.

Таким образом, в русле р. Худосей в течение периода открытой воды постоянно встречаются зоопланктонные организмы, относящиеся к трем основным группам. Состав их может быть разнообразным (обнаружено разными исследователями 49 видов), но наибольшим

количеством видов представлены, как правило, коловратки и ветвистоусые рачки. Видовой состав зоопланктона в р. Худосей подвержен сезонным, межгодовым изменениям и значительно различается на разных участках реки. Численность зоопланктона в потоке невелика и не превышает 10 тыс. экз./м<sup>3</sup>, особенно разрежен зоопланктон в весенний период. Преобладают по численности в русле реки мелкие формы зоопланктона – весной молодь циклопов, в остальной период – коловратки. При такой структуре зоопланктон может иметь только низкую биомассу – не более 0,100 г/м<sup>3</sup>.

и Calanoida. Видовое богатство зоопланктона в потоке реки увеличивалось от июня к августу – соответственно 7, 14 и 16 видов. Постоянно встречались только рачки – *Ch. sphaericus*, *Bosmina longirostris* и молодь циклопид разных стадий развития. На данном учетном створе, как и в большинстве водотоков обследованного района, в июне, как по численности, так и по биомассе преобладал рачковый планктон, а в июле и августе коловраточный (рис. 6). Средняя за сезон численность зоопланктона достигала 17,09 тыс. экз./м<sup>3</sup>, что выше, чем в других водотоках и в р. Таз ниже по течению (ниже пос. Красноселькуп) (табл. 5). Однако высокой численности зоопланктон достигал только в июне (42,50 тыс. экз./м<sup>3</sup>), за счет развития коловраток, в первую очередь мелкой коловратки *Ploesoma triacanthum* (табл. 8). Преобладание в зоопланктоне по численности мелких форм обеспечило невысокие биомассы как в течение всего сезона (максимум в июле 0,192 г/м<sup>3</sup>), так и, естественно, в среднем за сезон (0,087 тыс. экз./м<sup>3</sup>).

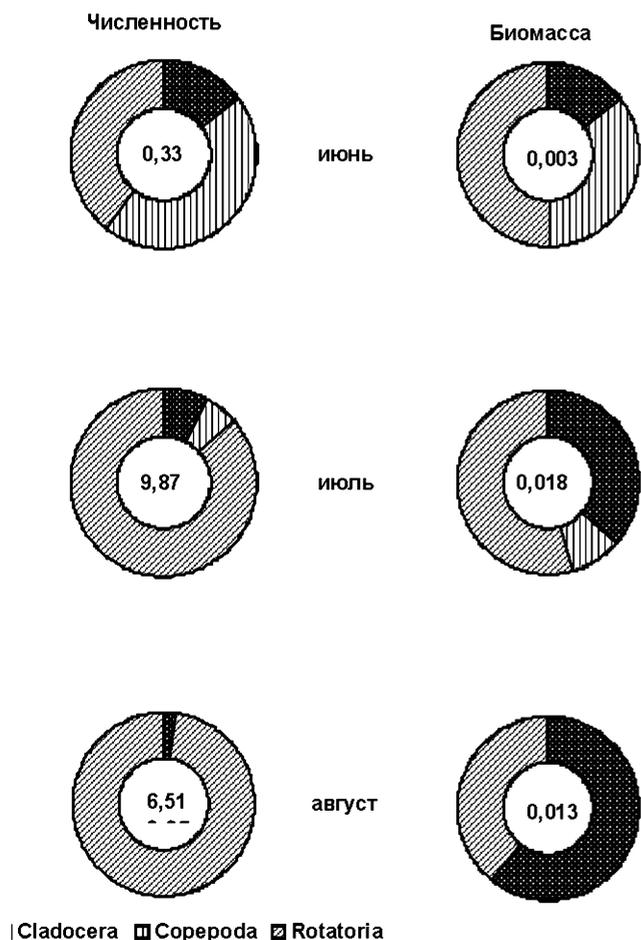


Рис. 5. Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона р. Худосей, устье, 2005 г., %

На верхнем разрезе р. Таз за сезон наблюдений встречено 12 видов коловраток и столько же ветвистоусых рачков (табл. 1). Среди последних довольно разнообразными были представители сем. Chydoridae. Веслоногие рачки в пробах были представлены только молодью Cyclopoidea

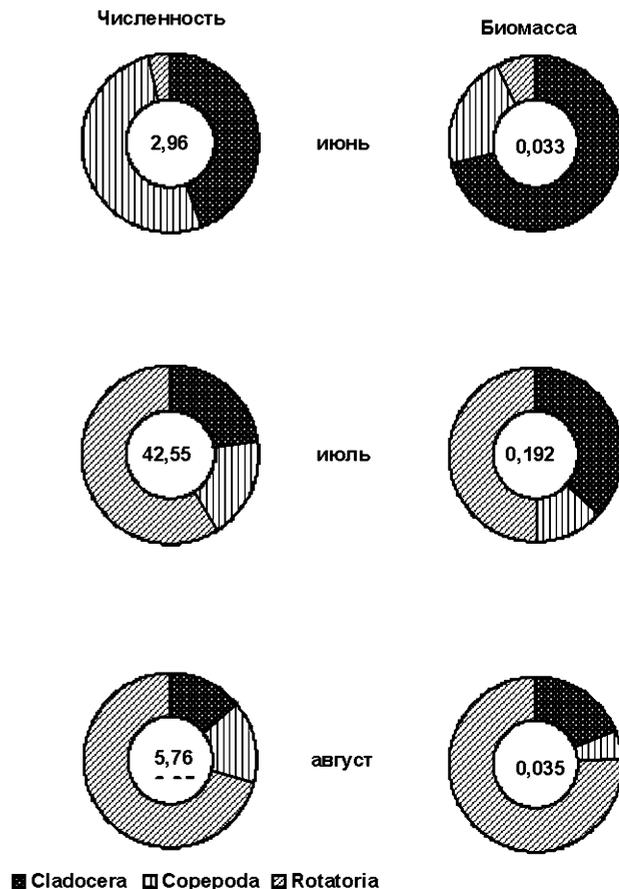


Рис. 6. Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона р. Таз, выше впадения р. Худосей, 2005 г., %

Таблица 8

Комплексы фоновых видов зоопланктона р. Таз, выше впадения р. Худосей, 2005 г.

Дата	Численность		Биомасса	
	Название организма	%	Название организма	%
28 июня	Молодь Copepoda	50,8	<i>P. pediculus</i>	30,3
24 июля	<i>P. triacanthum</i>	28,2	<i>A. priodonta</i>	45,6
			<i>B. iongirostris</i>	23,7
26 августа	<i>A. priodonta</i>	21,3	<i>A. priodonta</i>	70,5

По количеству обнаруженных видов зоопланктеров (14) на разрезе ниже пос. Красноселькуп зоопланктон был беднее, чем на верхнем разрезе (табл. 1). Прежде всего, это произошло за счет выпадения из состава зоопланктонного комплекса ветвистоусых рачков в летних (июльских и августовских) пробах. Тем не менее, индекс видового сходства зоопланктона между обследованными разрезами реки высок – 0,61. На обоих разрезах наиболее бедный состав зоопланктонных организмов отмечен весной, а самое большое количество видов обнаружено в июле. Постоянным компонентом зоопланктона на данном участке реки в течение всего периода сбора материала были только *A. priodonta* и молодь циклопид. По количеству весной преобладала молодь циклопид (табл. 9), но численность всего зоопланктона была низкой (4,25 тыс. экз./м<sup>3</sup>) (рис. 7), поэтому попавший в пробы экземпляр *Daphnia hyalina* обеспечил этому виду доминантность по биомассе. Максимум численности зоопланктона, как и на верхнем разрезе реки, наступил в июле (рис. 7). В это время наибольшей плотности достигали *P. triacanthum* (4,2 тыс. экз./м<sup>3</sup>), *A. priodonta* (4,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>), *Bipalpus hudsoni* (3,2 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и молодь циклопид (3,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Ни один из этих видов не составлял долю от общей численности зоопланктона более 20%. Как «июньский», так и «июльский», зоопланктон на разных разрезах р. Таз по структуре был сходен. Напомним, что первый имел рачковый характер с преобладанием по численности веслоногих рачков, по биомассе ветвистоусых, второй – по всем показателям был коловраточным. В августе зоопланктон на разных разрезах по структуре различался. На нижнем разрезе превалировали рачки, особенно ветвистоусые, над коловрат-

ками. Из представленного на рис. 6 и 7 материала видно, что численность в разгар лета (июль) и в среднем за сезон на нижнем разрезе была ниже, чем на верхнем. Биомасса зоопланктона на участке реки ниже пос. Красноселькуп в течение всего сезона была невысокой (рис. 9). Максимум ее, как и численности, отмечен в июле (рис. 7). Средняя за сезон биомасса зоопланктона здесь немного выше, чем на верхнем разрезе (табл. 6).

Таблица 9

Комплексы фоновых видов зоопланктона р. Таз, ниже пос. Красноселькуп, 2005 г.

Дата	Численность		Биомасса	
	Название организма	%	Название организма	%
28 июня	Молодь Copepoda	58,8	<i>D. hyalina</i>	46,7
	<i>H. gibberum</i>	23,5		
24 июля	Нет таковых		<i>A. priodonta</i>	59,1
26 августа	<i>B. iongirostris</i>	56,6	<i>B. iongirostris</i>	57,3
			<i>A. priodonta</i>	38,7

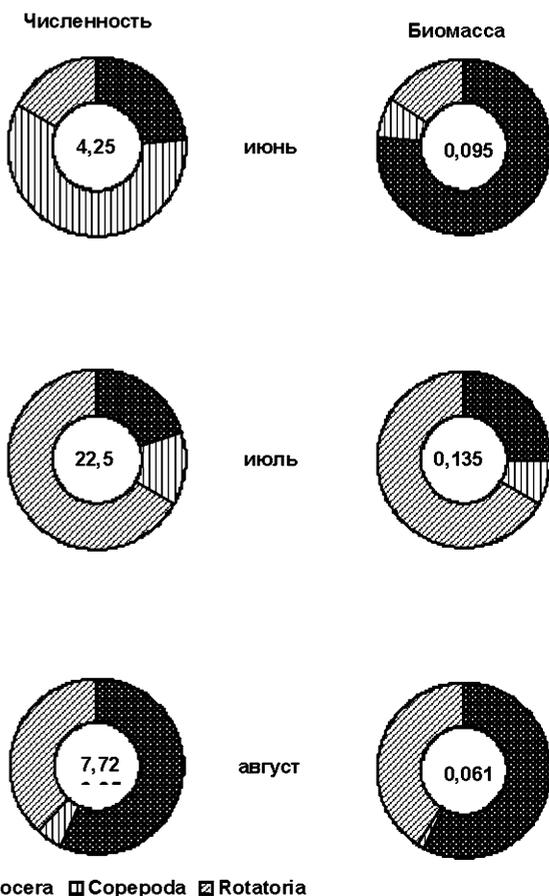


Рис. 7. Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона р. Таз, ниже пос. Красноселькуп, 2005 г., %

В целом для обследованного в 2005 г. участка среднего течения р. Таз можно сделать следующее заключение. В русле реки обнаружено 26 видов зоопланктеров. По богатству видов коловратки и ветвистоусые рачки близки и наиболее разнообразны. Из веслоногих рачков встречены половозрелые особи только одного вида. Постоянным компонентом зоопланктона реки можно считать только молодь циклопид. Часто встречаемыми зоопланктерами в потоке были *A. priodontaa*, *B. hudsoni*, *B. d. diversicornis*, *E. d. lucksiana*, *Trichocerca tenuior*, *B. obtusirostris*, *B. longirostris*, *Ch. sphaericus*. Два последних вида преобладали по этому показателю. Большинство из перечисленных видов являются фоновыми в зоопланктоне реки. Наиболее бедный по всем показателям зоопланктон на обоих разрезах обследованного участка реки был в июне, носил типичный весенний характер — преобладала по численности молодь веслоногих рачков, по биомассе — молодь ветвистоусых рачков, встречались половозрелые особи циклопид. Постепенно его разнообразие, численность и биомасса увеличивались. Максимальное количество видов (15) отмечено нами в августе, максимальная численность (42,55 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и максимальная биомасса (0,192 г/м<sup>3</sup>) в июле. В это время преобладают по всем показателям коловратки, им несколько уступают ветвистоусые рачки. В целом за сезон, зоопланктон среднего течения р. Таз можно назвать коловраточным. По составу, численности, биомассе, структуре (соотношению численности и биомассы основных групп), характеру сезонной динамики качественного и количественного развития зоопланктон разных разрезов р. Таз имеет больше сходства, чем различий. Показатели средней численности зоопланктона обследованного участка р. Таз за весенне-летний период (14,29 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и средней биомассы (0,092 г/м<sup>3</sup>) выше, чем в обследованных притоках этой реки, но их нельзя считать высокими.

#### Обзор литературных данных

Пионерные исследования р. Таз были проведены Д.Л. Венглинским (Венглинский, 1971) в летний и осенний период 1967 г. Пробы были собраны в верхнем, среднем и нижнем течении реки. Опубликован материал в тезисной форме. По данным автора, общая численность зоопланктонных организмов на отдельных участках реки

достигала в среднем 16,99—17,56 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Реозоопланктон слагался преимущественно из коловраток, плотность которых достигала на отдельных станциях 12,840 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — 0,073 г/м<sup>3</sup>, рачки занимали второстепенно место. Численность и биомасса ветвистоусых рачков достигала иногда 7,12 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 0,707 мг/м<sup>3</sup>, веслоногих — 0,13 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 0,004 г/м<sup>3</sup>. По данным автора, плотность организмов в низовьях р. Таз выше, чем в среднем и нижнем течении.

О развитии зоопланктона в среднем течении р. Таз в 1994 г. имеются довольно подробные данные, представленные О.Г. Сенициной (Сеницина, 1996). Автором было зарегистрировано 16 видов коловраток, 12 видов ветвистоусых и 8 видов веслоногих рачков. Как и во время наших исследований в тот год видовой состав претерпевал значительные изменения в течение сезона открытой воды. Наибольшее разнообразие зоопланктон достиг в августе. Весной на данном участке реки преобладали веслоногие рачки (59% от общей численности зоопланктеров). Летом наибольшие показатели количественного развития, как и качественного, в зоопланктоне реки характерны для коловраток, среди которых наиболее многочисленными были *E. dilatata*, *Trichocerca cylindrica*, *T. porcellus*, *Brachionus diversicornis*, *B. angularis*. Крупная коловратка *Asplanchna sp.* была доминантным видом в этой группе. Среди ветвистоусых рачков в течение всего сезона преобладал рачок *B. obtusirostris*, высокой частотой встречаемости отличались *Daphnia cucullata* и *Ch. sphaericus*. Кроме этих видов весной часто встречалась молодь *Polyphemus pediculus*, летом — *Alona rectangula*. Среди веслоногих рачков, как весной, так и летом основу численности и биомассы составляла молодь науплиальных и копеподитных стадий развития. Кроме них весной часто встречались половозрелые *Cyclops kolensis* и *Mesocyclops leuckarti*. Весной 1994 г. численность зоопланктона в среднем течении р. Таз была равна 2,60 тыс. экз./м<sup>3</sup> (59,1% составляли веслоногие рачки), биомасса — 0,019 г/м<sup>3</sup> (44,9% приходилось на долю коловраток), летом — соответственно, 33,48 тыс. экз./м<sup>3</sup> (75% составляли коловратки) и 0,239 г/м<sup>3</sup> (89,7% — доля коловраток). Списки зоопланктеров, обнаруженных в русле среднего течения р. Таз в 1994 и

2005 г., различались в основном по редко и единично встречаемым видам. Общими видами в эти годы исследований были наиболее часто встречаемые и наиболее многочисленными видами. Индекс фаунистического сходства за разные годы равен 0,51.

Сравнивая представленный авторами материал с нашими данными, можно констатировать, что почти за сорок последних лет зоопланктон р. Таз не претерпел значительной перестройки.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В среднем течении р. Таз и его притоках Худосее, Покальке, Карсавинской в разные годы исследований обнаружен богатый в видовом отношении зоопланктон — 63 вида (по 45 видов в разные годы). Наименьшим количеством видов (11) представлены веслоногие рачки, особенно в наших сборах (4 вида). Из всего списка к часто встречаемым видам в обследованных водотоках можно отнести небольшое количество видов. Из ветвистых рачков к ним относятся *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *B. obtusirostris*, из коловраток — *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Asplanchna*, *E. dilatata*. Из веслоногих рачков практически постоянно встречается только молодь копепод, прежде всего, циклопид. Половозрелые особи этой группы крайне редки, особенно представители каланид. Обычно часто встречаемые виды бывают и наиболее многочисленными. Видовой состав зоопланктона обследованных водотоков с 1994 г. по настоящее время не претерпел значительных изменений — индекс видового сходства обнаруженных ранее и в 2005 г. зоопланктонных организмов довольно высок — 0,65. При значительном богатстве фауны зоопланктеров региона в отдельно взятом водотоке при разовом сборе материала можно обнаружить небольшое количество видов. Обычно в более мощном водотоке состав зоопланктеров богаче.

Зоопланктон распределен в потоке обследованных водотоков крайне неравномерно, что

определено большим количеством факторов биотического и абиотического характера, в том числе характером формирования зоопланктона. Численность зоопланктонных организмов в обследованных водотоках не достигает больших величин (зафиксированная максимальная величина в р. Таз — 33,47 тыс. экз./м<sup>3</sup>). В р. Таз зоопланктон многочисленнее (средняя за сезон открытой воды численность в 2005 г. — 14,29 тыс. экз./м<sup>3</sup>), чем в его притоках (во всех ниже 6,67 тыс. экз./м<sup>3</sup>), поскольку в формировании зоопланктона р. Таз автохтонный элемент имеет большее значение, чем в формировании зоопланктона более мелких притоков.

Наиболее многочисленными в обследованных реках бывают, как правило, «некрупные» виды и формы зоопланктона (молодь циклопид, коловратки, «мелкие» ветвистоусые рачки — хидорусы, босмины), поэтому зоопланктон больших биомасс не образует (не более 0,250 г/м<sup>3</sup>).

Зоопланктон среднего течения р. Таз и его притоков имеет много общего с зоопланктоном р. Пур и его притоков (Алексюк, Семенова, Степанова, 2001). Прежде всего, следует отметить, что зоопланктонные фауны водотоков обследуемых территорий богаты, но в отдельно взятом водотоке при разовой съемке обнаруживается небольшое количество видов, причем, чем крупнее водоток, тем, как правило, богаче по составу зоопланктон. Самой бедной по составу группой зоопланктеров в водотоках обоих бассейнов бывают веслоногие рачки. Часто встречаемые виды составляют небольшую долю от общих списков зоопланктеров обоих бассейнов, но фаунистическое сходство их значительное. Зоопланктон во всех обследованных водотоках рек Таз и Пур не достигает высокой численности и биомассы. Основным отличием можно считать более высокую значимость ветвистоусых рачков, в общей численности и биомассе зоопланктона р. Пур и его притоков, чем в обследованных нами водотоках.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексин О.А. 1970. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат: 1—444.  
 Алексюк В.А., Семенова Л.А., Степанова В.Б. 2001. Гидробиологические исследования водоемов бассейна реки Пур // Тез. докл. VIII съезда гидробиологического общества РАН. Т. I. Калининград 16—23 сентября 2001 г. Калининград: 215—216.  
 Атлас Тюменской области. 1971. Вып. 1. М.-Тюмень: 1—28.

Бассейн и речная система Таза. 1968. Обзор физико-географических условий и анализ гидрологического режима // Фонды ИЭРиЖ УрО РАН (рукопись). Свердловск: 1–166.

**Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С.** 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб.: Наука: 1–503.

**Венглинский Д.Л.** 1971. О планктоне и бентосе реки Таз // Материалы отчетной сессии лаборатории экологии позвоночных животных. Вып. 4. Свердловск: 33–34.

**Галковская Г.А.** 1965. Планктонные коловратки и их роль в продуктивности водоемов: Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. Минск: 1–28.

**Киселев И.А.** 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Л.: Наука: 1–411.

**Кутикова Л.А.** 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука: 1–744.

**Лезин В.А.** 2000. Реки Ямало-Ненецкого автономного округа. Тюмень: Вектор Бук: 1–142.

**Мануйлова Е.Ф.** 1964. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л.: Наука: 1–327.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. 1982. Л.: Ленуприздат: 1–33.

**Москаленко Б.К.** 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень: Тюменское книжное изд-во: 1–251.

**Одум Ю.** 1975. Основы экологии. М.: Наука: 1–740.

Определить пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1995. Т. 2. С.-Пб.: Наука: 1–628.

**Рылов В.М.** 1948. Фауна СССР. Ракообразные. Т. III, вып. 3. Cuscloroida пресных вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР: 1–319.

**Синицина О.Г.** 1996. Материалы по зоопланктону бассейна р. Таз // Биоразнообразие Западной Сибири – результаты исследований. Тюмень: 27–34.

**Смирнов Н.Н.** 1971. Фауна СССР. Ракообразные. Т. I, вып. 2. Chydoridae фауны мира. Л.: Наука: 1–330.

**Смирнов Н.Н.** 1976. Фауна СССР. Ракообразные. Т. I, вып. 3. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Л.: Наука: 1–237.

## ВЛИЯНИЕ СТРОИТЕЛЬСТВА ГАЗОПРОВОДА НА ДОННУЮ ФАУНУ ВОДОТОКОВ БАСЕЙНА Р. МЕССОЯХИ

*Л.Н. Степанов*

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук,  
ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: [stepanov@ipae.uran.ru](mailto:stepanov@ipae.uran.ru)*

В результате интенсивного промышленного освоения северных регионов (Обь-Тазовский бассейн) многократно увеличиваются нагрузки на водные экосистемы. Биологические показатели их состояния (видовое разнообразие, структура, динамика численности и биомассы и т.д.) имеют очевидные преимущества, так как являются «интегрирующими показателями» всех изменений за продолжительный промежуток времени (Ramm, 1988).

Работы в русле рек при прокладке газопроводов сопровождаются повышением содержания взвешенных веществ в воде, поступающих в водотоки как в результате их смыва с эродированных участков прибрежных территорий, так и непосредственно при механическом воздействии на ложе водоемов (Алабастер, Ллойд, 1984; Влияние разработки ..., 1994).

В итоге изменяются исторически сложившиеся гидрологические и гидрохимические параметры водотоков, что приводит к глубоким изменениям в структуре донных биоценозов, вплоть до их полного уничтожения (Влияние разработки ..., 1994; Шубина, Лоскутова, 1994).

Изучение закономерностей структурной организации сообществ зообентоса и характера ее динамики в условиях проявления природных и антропогенных факторов является важной составляющей мониторинговых наблюдений за состоянием водных объектов, поскольку видовой состав и количественные характеристики сообществ донных беспозвоночных служат хорошими, а в ряде случаев единственными гидробиологическими показателями загрязнения грунта и придонного слоя воды и широко применяются в различных системах биоиндикации и гидробиологического мониторинга за состоянием водных экосистем (Баканов, 2000).

В связи с этим цель нашей работы заключалась в изучении состояния сообществ донных

беспозвоночных животных при прокладке газопровода через русла проток в нижнем течении реки Мессояха.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по зообентосу собран в июне – августе 2004 г. на территории Находкинского газового месторождения, расположенного на юго-западе Гыданского полуострова. Впервые изучена донная фауна 5 проток нижнего течения р. Мессояха, через которые проходит трасса газопровода.

Для отбора количественных проб зообентоса применяли дночерпатель Петерсена с площадью захвата 0,025 м<sup>2</sup>, штанговый дночерпатель с площадью захвата 0,01 м<sup>2</sup> и модифицированный циркулярный скребок с площадью захвата 0,1 м<sup>2</sup> (Павлюк, 1998). Все пробы фиксировались 4%-ым раствором формальдегида. Дальнейшая обработка материала проводилась в лабораторных условиях согласно общепринятым методикам (Методика изучения..., 1975; Руководство по методам..., 1983). При определении пользовались отечественными определителями (Лепнева, 1964, 1966; Определитель..., 1994, 1995, 1999, 2001, 2004; Панкратова, 1970, 1977, 1983; Чекановская, 1962). Доминанты определены по показателям биомассы согласно критериям, принятым в гидробиологии (Баканов, 1987).

### ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Река Мессояха впадает в южную часть Тазовской губы (бассейн Карского моря). Ее истоки находятся в северной части Нижнеенисейской возвышенности. По комплексу гидрологических, биологических и ландшафтных параметров территория приустьевой части реки, представленная системой проток, относится к 3-й очереди Рамсарского списка охраняемых угодий и характеризуется средней для тундр севера Западной Сибири заболоченностью (Водноболотные угодья ..., 2000).

Основную роль в питании реки играют талые снеговые воды (Лезин, 2000). Гидрохимический режим водоемов и водотоков бассейна р. Мессояха практически не изучен (Московченко, 2003). Поверхностные воды на трассе газопровода характеризуются низкой жесткостью (0,1–0,34 ммоль/дм<sup>3</sup>), активная реакция среды слабокислая (5,38–5,98). По ионному составу протоки р. Мессояха являются типичными тундровыми реками с минерализацией менее 100 мг/дм<sup>3</sup>.

В низовьях р. Мессояха отмечено повышенное содержание меди, что связано с активным выщелачиванием и высокой миграционной активностью этого элемента в кислых водах и является одной из ландшафтно-геохимических особенностей тундр севера Западной Сибири (Московченко, 2003).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### Протока Нижняя Мессояха

Выше газопровода на заиленных песчаных биотопах в донных сообществах по численности доминировали олигохеты, нематоды и моллюски, составляющие 85,8% суммарной плотности бентоса (табл. 1). Основную роль в создании биомассы играли моллюски и олигохеты. Из 6 таксонов гидробионтов, отмеченных на данном створе протоки, в состав доминирующего (по биомассе) комплекса организмов входили *Pisidium amnicum*, *Euglesa* sp. (моллюски) и *Limnodrilus hoffmeisteri* (олигохеты) – 66,0%, 11,0% и 20,2% от общей биомассы зообентоса соответственно.

Таблица 1

Количественные показатели зообентоса пр. Нижняя Мессояха, август 2004 г.

Группа	Выше газопровода		Ниже газопровода			
	1 км		30 м		300 м	
	N	B	N	B	N	B
Nematoda	20,0	1,4	33,3	50,0	6,6	1,5
Oligochaeta	56,0	36,6	-	-	-	-
Mollusca	12,0	60,5	-	-	13,4	29,4
Heleidae	4,0	0,5	33,3	25,0	6,6	2,9
Chironomidae	8,0	1,1	33,4	25,0	73,4	66,2
Средняя численность, экз./м <sup>2</sup>	834		150		500	
Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>	2,392		0,020		0,453	
Число видов	6		3		7	

Примечание. N – численность, %; B – биомасса, %

В прибрежье, среди зарослей высшей водной растительности, количественные показатели развития зообентоса были выше, чем на заиленных песчаных биотопах. Биомасса донных животных достигала 4,1 г/м<sup>2</sup>, на долю двустворчатых моллюсков приходилось 96,6% (3,96 г/м<sup>2</sup>).

В районе газопровода (30 м ниже) на промытых песках качественные и количественные характеристики зообентоса были очень низкими (табл. 1). На центральных участках русла донные животные в пробах не встречались. В прибрежной зоне обнаружены нематоды, личинки мокрецов (*Palpomyia* gr. *rufipes*) и хирономид (*Paracladopelma camptolabis*).

Ниже по течению, в 300 м от трассы газопровода, в донных сообществах преобладали личинки хирономид (табл. 1). Организмы доминантного комплекса создавали 86,6% суммарной биомассы зообентоса и были представлены двустворчатыми моллюсками (*Euglesa* sp.) и личинками хирономид (*Chironomus* sp., *Orthocladius* sp., *Cryptochironomus* gr. *defectus*). Среди 4 таксонов хирономид, встреченных в данном районе, ведущую роль играли пелофильные личинки *Chironomus* sp., доля которых на сильно заиленных биотопах центральных участков русла протоки достигала 96,0% от суммарной биомассы гидробионтов. Среди макрофитов прибрежной зоны большое значение в бентосе имели хищные формы семейства Chironomidae – *C. gr. defectus*, *Dicrotendipes nervosus*. Величина средней биомассы (0,453 г/м<sup>2</sup>) гидробионтов свидетельствует о низком уровне развития зообентоса на данном створе протоки.

В целом зообентос пр. Нижняя Мессояха во время исследований был представлен 16 таксонами беспозвоночных животных, относящимися к 8 систематическим группам (табл. 2). Личинки поденок (Ephemeroptera) *Heptagenia fuscogrisea*, ручейников (Trichoptera) *Glyptotaelius pellucidus* и водные жуки (Coleoptera) *Gyrinus marinus* отмечены только в качественных пробах. Наиболее разнообразны личинки хирономид – 8 видов и форм или 50,0% от общего числа таксонов. Группа константных или постоянно встречающихся организмов (частота встречаемости (50,0–62,5%) включала 3 вида: *Chrysohema holsaticum* (нематоды), *Euglesa* sp. (моллюски), *C. gr. defectus*

(хируномиды). Численность гидробионтов изменялась от 100 до 1200 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – от 0,02 до 4,1 г/м<sup>2</sup>.

Таблица 2

**Таксономический состав донных беспозвоночных животных бассейна р. Мессояха**

Таксон	2	3	4	5	6
<b>Тип NEMATHELMINTHES</b>					
Класс NEMATODA					
Отряд DORYLAIMIDA					
сем. Crateronematidae					
Chrysonema holsaticum (Schneider, 1926)	+	+	+	+	+
<b>Тип ANNELIDES</b>					
Класс OLIGOCHAETA					
Отряд NAIDOMORPHA					
сем. Naididae					
Stylaria lacustris (Linnaeus, 1767)	-	-	-	+	-
сем. Tubificidae					
Limnodrilus hoffmeisteri Claparede, 1862	+	+	-	+	+
Peloscoclex ferox (Eisen, 1879)	-	-	-	-	+
Tubifex tubifex (O.F. Mueller, 1774)	-	+	-	+	+
Отряд LUMBRICOMORPHA					
сем. Lumbriculidae					
Lumbriculus variegatus O.F. Mueller, 1773)	-	-	-	-	+
Styloclrilus heringianus Claparide, 1862	-	-	-	-	+
<b>Тип MOLLUSCA</b>					
Класс BIVALVIA					
Отряд ASTARTIDA					
сем. Sphaeriidae					
Amesoda sp.	-	-	-	-	+
сем. Pisidiidae					
Pisidium amnicum (Mueller, 1774)	+	+	+	+	-
сем. Euglesidae					
Euglesa sp.	+	+	-	+	+
Класс GASTROPODA					
Отряд ECTOBANCHIA					
сем. Valvatidae					
Cincinna (Sibirovalvata) sp.	-	-	-	-	+
<b>Тип ARTHROPODA</b>					
Класс ARANEINA (ARACHNOIDEA)					
Отряд ACARIFORMES					
сем. Lebertiidae					
Lebertia sp.	-	+	-	-	+
Класс INSECTA					
Отряд EPHEMEROPTERA					
сем. Heptageniidae					
Heptagenia fuscogrisea (Retzius, 1783)	+	-	-	-	-
Отряд HETEROPTERA					
сем. Corixidae					
Callicorixa producta (Reuter, 1880)	-	-	-	-	+
Отряд MEGALOPTERA					
сем. Sialidae					
Sialis sp.	-	+	-	-	-

Таксон	2	3	4	5	6
Отряд COLEOPTERA					
сем. Gyridae					
Gyrinus marinus Gyllenhal, 1808	+	-	-	-	-
сем. Dytiscidae					
Plybius aenescens C.G. Thomson, 1870	-	-	-	+	-
сем. Elmidae					
Limnius sp.	-	-	-	+	-
Отряд TRICHOPTERA					
сем. Limnephilidae					
Glyptotaelius pellucidus (Retzius, 1783)	+	-	-	-	-
Отряд DIPTERA					
сем. Limoniidae					
Dicranota sp.	-	+	-	-	-
сем. Heleidae					
Palpomyia gr. rufipes (Meigen, 1818)	+	-	+	+	+
сем. Chironomidae					
п./сем. Tanypodinae					
Procladius ferrugineus Kieffer, 1919	-	-	-	-	+
п./сем. Diamesinae					
Potthastia longimana Kieffer, 1922	-	-	-	-	+
п./сем. Orthoclaadiinae					
Cricotopus bicinctus (Meigen, 1818)	-	-	-	-	+
C. tibialis (Meigen, 1804)	-	+	-	-	-
Nanocladius bicolor (Zetterstedt, 1843)	-	-	-	+	+
Orthoclaadius sp.	+	+	-	+	+
P. zetterstedti Brundin, 1949	-	-	-	-	+
Thienemanniella gr. acuticornis (Kieffer, 1925)	-	-	-	+	-
п./сем. Chironominae					
Cladotanytarsus gr. mancus (Walker, 1856)	+	-	-	-	-
Tanytarsus excavatus Edwards, 1929	-	+	+	-	+
Chironomus sp.	+	-	-	-	-
Cryptochironomus gr. defectus Kieffer, 1921	+	+	-	+	+
Dicrotendipes nervosus Staeger, 1839	+	-	-	-	-
Endochironomus albipennis Meigen, 1830	+	-	-	-	-
Glyptotendipes glaucus (Meigen, 1818)	-	-	-	+	+
Microchironomus tener (1913)	-	-	-	+	-
Parachironomus arcuatus (Goetghebuer, 1921)	+	-	-	-	-
Paracladopelma camptolabis (Kieffer, 1913)	+	-	-	-	-
P. gr. nubeculosum (Meigen, 1818)	-	-	-	-	+
P. pedestre (Meigen, 1830)	-	+	-	-	+
P. scalaenum (Schränk, 1803)	-	-	-	+	+

Примечание. 2 – Нижняя Мессояха, 3 – Ерпарод, 4 – Пурпарод, 5 – Параванга, 6 – Няхатапарод.

Состав доминирующих групп и комплексов руководящих видов зообентоса на обследованных станциях существенно различался. На верхнем створе реки ведущую роль в донных зооценозах играли двустворчатые моллюс-

ки фильтраторы и пелофильные олигохеты семейства Tubificidae. На участках протоки, расположенных ниже газопровода, олигохеты *L. hoffmeisteri* и моллюски *P. amnicum* в пробах отсутствовали. В составе донных животных преобладали личинки хирономид. 64,7% суммарной биомассы бентоса приходилось на долю пелофильного детритофага *Chironomus sp.* и двустворчатого моллюска *Euglesa sp.* В конце июня численность донных животных выше газопровода составила 1100 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 1,54 г/м<sup>2</sup>, а в зоне трассы – 100 экз./м<sup>2</sup> и 0,02 г/м<sup>2</sup>.

Проведенные исследования показали, что в районе газопровода биомасса гидробионтов в 77–120 раз ниже, по сравнению с участками протоки, расположенными выше. В конце июня численность донных животных выше газопровода составила 1100 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 1,54 г/м<sup>2</sup>, а в районе трассы – 100 экз./м<sup>2</sup> и 0,02 г/м<sup>2</sup>. (табл. 1). Значительное снижение количественных показателей развития зообентоса и изменение его структурных характеристик, на наш взгляд, свидетельствуют о негативном влиянии газопровода на донное население ниже расположенных участков протоки.

#### Протока Пурпарод

Для данного водотока характерен низкий уровень качественного и количественного развития зообентоса (табл. 2, 3). В пробах встречены 3 таксона гидробионтов: *C. holsaticum* (нематоды), *P. gr. rufipes* (мокрецы) *Tanytarsus excavatus*. (хирономиды). Выше газопровода 66,7% численности и 80,0% биомассы приходилось на долю хирономид. В прибрежной зоне донные организмы отсутствовали.

Таблица 3

Количественные характеристики зообентоса протоки Пурпарод

Таксон	Выше газопровода		Ниже газопровода			
	1 км		40 м		1 км	
	N, экз./м <sup>2</sup>	B, г/м <sup>2</sup>	N, экз./м <sup>2</sup>	B, г/м <sup>2</sup>	N, экз./м <sup>2</sup>	B, г/м <sup>2</sup>
<i>C. holsaticum</i>	50	0,01	-	-	-	-
<i>P. gr. rufipes</i>	-	-	-	-	50	0,02
<i>Tanytarsus sp.</i>	100	0,04	-	-	-	-
Всего	150	0,05	-	-	50	0,02

Примечание. N – численность; B – биомасса

В районе газопровода (40 м ниже) беспозвоночные животные в пробах не отмечены.

Ниже по течению на расстоянии 1 км от трассы газопровода встречались только личинки мокрецов. В прибрежных участках донные беспозвоночные животные в пробах не обнаружены.

#### Протока Ерпарод

Выше газопровода зообентос был представлен 8 видами и формами беспозвоночных животных. Личинки хирономид составляли 50,0% от общего числа таксонов. В донных зооценозах по численности доминировали моллюски и личинки хирономид – 84,6% суммарной плотности бентоса (табл. 4). Основную роль в создании биомассы играли хищные личинки вислокрылок (Megaloptera) и двустворчатые моллюски. Комплекс доминирующих организмов был представлен 2 таксонами: *Sialis sp.* и *Euglesa sp.* – 51,3% и 38,5% общей биомассы гидробионтов.

Таблица 4

Количественные характеристики зообентоса пр. Ерпарод

Группа	Выше газопровода		Ниже газопровода			
	1 км		30 м		1 км	
	N, %	B, %	N, %	B, %	N, %	B, %
<i>Nematoda</i>	7,7	0,5	30,1	19,0	20,0	2,6
<i>Oligochaeta</i>	-	-	30,2	47,7	6,7	11,2
<i>Mollusca</i>	53,8	41,5	-	-	33,3	69,8
<i>Megaloptera</i>	7,7	51,3	-	-	-	-
<i>Chironomidae</i>	30,8	6,7	39,7	33,3	33,3	12,1
Прочие	-	-	-	-	4,3	6,7
Численность, экз./м <sup>2</sup>	650		126		750	
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	1,950		0,042		1,160	
Число видов	8		4		9	

Примечание. N – численность; B – биомасса

На заиленных биотопах центральной части русла протоки численность моллюсков достигала 700 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 1,82 г/м<sup>2</sup> (63,6% и 89,0% суммарной плотности и биомассы всего бентоса).

В районе газопровода (30 м ниже) видовое обилие и количественные характеристики зообентоса низкие (табл. 4). Средняя биомасса гидробионтов в прибрежье составила 0,07 г/м<sup>2</sup>, на центральных участках русла – 0,025 г/м<sup>2</sup>. В сообществах донных беспозвоночных домини-

руют пелофильные детритофаги-глутатели – олигохеты сем. Tubificidae (*L. hoffmeisteri*) и личинки хирономид, представленные 2 таксонами. Их доля в общей численности и биомассе донных организмов составила 69,9% и 81,0%.

Ниже по течению, на расстоянии 1 км от газопровода, зообентос был представлен 9 таксонами. Группа хирономид включала 5 видов и форм. Основной вклад в создание численности гидробионтов вносили моллюски, личинки хирономид и нематоды – 93,3% от суммарной плотности (табл. 4). По биомассе доминировали моллюски, биомасса которых на центральных участках протоки достигала 1,62 г/м<sup>2</sup>. Виды доминанты *Euglesa sp.* (64,7%) и *Tubifex tubifex* (11,2%) составляли 75,9% биомассы донных животных.

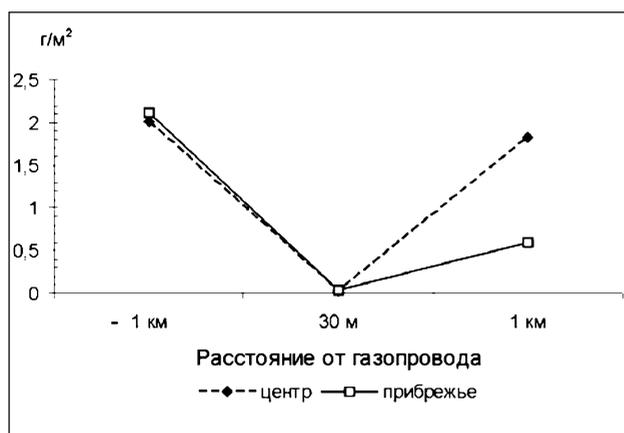


Рис. 1. Изменение биомассы бентоса на различных участках пр. Ерпарод

По данным проведенных исследований в составе донной фауны пр. Ерпарод отмечено 14 таксонов беспозвоночных животных (табл. 2). Наиболее часто в пробах встречались нематоды *C. holsaticum* и личинки хирономид *Orthocladus sp.* (частота встречаемости 66,7%). Численность зообентоса изменялась от 100 до 1350 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – от 0,025 до 2,12 г/м<sup>2</sup>. Выше газопровода в донных сообществах по биомассе доминировали личинки вислокрылок и моллюски. Ниже трассы 11,2–47,7% биомассы бентоса приходилось на долю олигохет. По сравнению с выше расположенными участками протоки в районе газопровода происходит значительное снижение количественных показателей развития донной фауны. Биомасса гидробионтов в прибрежной зоне ниже в 53 раза, на центральных участках русла – в 80 раз.

Ниже по течению на расстоянии 1 км от газопровода видовое обилие и уровень количественного развития гидробионтов возрастают и сопоставимы с характеристиками зообентоценозов на участках протоки, расположенных выше трассы газопровода (рис. 1, табл. 4).

По данным проведенных ранее исследований, в составе зообентоса пр. Ерпарод как по численности (41,1% от общей), так и по биомассе (67,7%) доминировали моллюски. Большую роль играли хищные личинки вислокрылок (*Megaloptera*). Средние значения численности и биомассы гидробионтов были выше, чем в 2004 г. (Шарапова, Абдуллина, 2004) и составили 983 экз./м<sup>2</sup> и 7,14 г/м<sup>2</sup>.

### Протока Параванга

Выше трассы газопровода на заиленных песчаных грунтах протоки формируется моллюсковый зообентоценоз с высокой степенью доминирования, биомасса которого на центральных участках водотока достигает 7,56 г/м<sup>2</sup>, составляя в среднем 6,099 г/м<sup>2</sup> (табл. 5). В его составе отмечены 11 таксонов гидробионтов. Плотность бентоса определяют моллюски, хирономиды и олигохеты – 55,7%, 18,0% и 16,4%, соответственно. По биомассе доминируют двустворчатые моллюски – 5,411 г/м<sup>2</sup> или 88,7% суммарной биомассы всех донных организмов. На долю руководящего вида *P. amnicum* приходилось 79,0–83,9% общей биомассы. В прибрежных участках в составе донной фауны возрастает роль личинок хирономид и олигохет – 24,1% и 20,7% общей плотности и 6,8% и 7,3% всей биомассы, соответственно.

Таблица 5

### Средняя численность и биомасса зообентоса пр. Параванга

Группа	Выше газопровода		Ниже газопровода			
	1 км		30 м		1 км	
	N	B	N	B	N	B
<i>Oligochaeta</i>	250	0,250	-	-	200	0,260
<i>Mollusca</i>	850	5,411	250	0,540	400	1,300
<i>Coleoptera</i>	75	0,190	-	-	-	-
<i>Chironomidae</i>	275	0,208	200	0,070	400	0,160
Прочие	75	0,040	-	-	50	0,020
Всего	1525	6,099	450	0,610	1050	1,740
Число видов	11		4		9	

Примечание. N – численность, экз./м<sup>2</sup>; B – биомасса, г/м<sup>2</sup>

В районе газопровода (30 м ниже трассы) зообентос был представлен 4 видами. Количественное развитие гидробионтов определяли моллюски, на долю которых приходилось 55,6% плотности и 88,5% общей биомассы. Численность беспозвоночных животных в среднем составила 450 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 0,61 г/м<sup>2</sup> (табл. 5). В прибрежных участках в пробах встречались только личинки хирономид *N. bicolor* и *C. gr. defectus*. На биотопах центральной зоны протоки доминировали двустворчатые моллюски *Euglesa sp.*, создающие 71,4% численности и 93,1% биомассы всего бентоса. Уровень количественного развития гидробионтов был низким: плотность донных организмов составила 200 экз./м<sup>2</sup>, биомасса — 0,06 г/м<sup>2</sup>.

Ниже по течению, на расстоянии 1 км от трассы газопровода, в составе донной фауны протоки отмечены 9 таксонов беспозвоночных. Численность зообентоса в среднем составила 1050 экз./м<sup>2</sup>, биомасса — 1,74 г/м<sup>2</sup> (табл. 5). Как и на выше расположенных участках, ведущую роль в создании количественных показателей развития гидробионтов играли моллюски (*Euglesa sp.*), доля которых достигала 62,5% от суммарной численности и 93,3% биомассы всего бентоса на центральных участках протоки. В прибрежной зоне по численности доминировали личинки хирономид (38,5%) и олигохеты (30,8%), по биомассе — моллюски (60,6%). В комплекс доминирующих по биомассе видов, помимо *Euglesa sp.*, входили олигохеты сем. Tubificidae — *L. hoffmeisteri* и *T. tubifex*.

В целом зообентос протоки Параванга во время исследований был представлен 16 таксонами беспозвоночных животных (табл. 2). Наиболее разнообразны были личинки амфибиотических насекомых — 50,0% от общего числа видов. Группа хирономид включала 7 видов и форм (43,7%). Постоянными представителями сообществ зообентоса обследованных участков протоки являлись моллюски *Euglesa sp.*, личинки хирономид *C. gr. defectus*, *Orthocladius sp.* и олигохеты *T. tubifex*. Численность зообентоса изменялась от 200 до 1600 экз./м<sup>2</sup>, биомасса — от 0,06 до 7,56 г/м<sup>2</sup>. На всех обследованных створах протоки сообщества зообентоса характеризуются высокой степенью доминирования. Ведущую роль

в создании биомассы гидробионтов играли двустворчатые моллюски-фильтраторы (60,6–92,4% общей биомассы): выше газопровода — *P. amnicum*, ниже — *Euglesa sp.* По сравнению с выше расположенными участками, в районе газопровода снижается видовое разнообразие зообентоса, сокращаются общая численность и биомасса гидробионтов, главным образом, за счет уменьшения количественных показателей развития моллюсков и выпадением из состава донной фауны малощетинковых червей и водных жуков (табл. 5). В прибрежной части биомасса зообентоса снижается более, чем в 70 раз (рис. 2). По мере удаления от трассы газопровода вниз по течению протоки донное население становится разнообразнее, увеличиваются его количественные показатели.

Значительное снижение количественных характеристик зообентоса и изменение его структурных показателей в районе трассы, на наш взгляд, свидетельствуют о негативном влиянии газопровода на донное население ниже расположенных участков протоки.

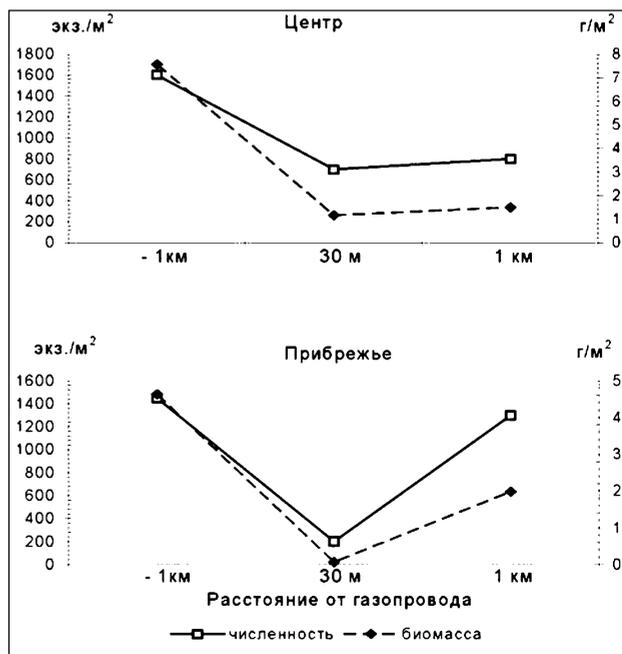


Рис. 2. Изменение численности и биомассы зообентоса на различных участках пр. Параванга

### Протока Няхатапарод

1 створ (выше газопровода 1 км). Зообентос был представлен 16 таксонами донных беспозвоночных животных. Видовое обилие гидробионтов определяли хирономиды, олигохеты и моллюски — 43,7%, 18,8% и 18,8% от общего

списка видов соответственно. Представители этих групп доминировали по численности – 80,0% от суммарной плотности зообентоса (табл. 6). Ведущую роль в создании биомассы донных зооценозов играли двустворчатые моллюски *Amesoda sp.* и *Euglesa sp.*, их доля в общей биомассе зообентоса составила 35,8% и 25,0% соответственно. Субдоминантами являлись олигохеты *S. heringianus* (13,3%) и *L. hoffmeisteri* (12,4%). В донных сообществах прибрежной зоны доминировали олигохеты – 57,5% от общей биомассы, на центральных участках русла – моллюски (до 96,3% суммарной биомассы гидробионтов).

2 створ (30 м ниже газопровода). Качественные и количественные характеристики зообентоса низкие (табл. 6). В его составе отмечено 2 вида личинок хирономид (*P. longimana*, *C. gr. defectus*), создающих 60,0% общей численности гидробионтов. Абсолютный доминант – *L. hoffmeisteri*, доля которого в суммарной биомассе бентоса прибрежной зоны достигала 90,0%.

Таблица 6

Средняя численность и биомасса зообентоса и соотношение ведущих групп гидробионтов пр. Няхатапарод

Группа	Выше газопровода		Ниже газопровода									
	1 км		30 м		500 м		1 км		2 км			
	N, %	B, %	N, %	B, %	N, %	B, %	N, %	B, %	N, %	B, %		
<i>Oligochaeta</i>	24,4	27,0	40,0	76,9	5,3	7,5	15,8	20,6	15,2	22,0		
<i>Mollusca</i>	26,7	63,9	-	-	15,8	35,8	57,9	72,3	47,5	68,2		
<i>Chironomidae</i>	28,9	6,2	60,0	23,1	73,7	54,7	21,0	5,7	27,8	8,0		
Прочие	20,0	2,9	-	-	5,3	2,0	5,3	1,4	9,5	1,8		
Численность, экз./м <sup>2</sup>	1125		125		950		950		1052			
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	2,260		0,130		0,530		1,410		1,429			
Число видов	16		3		8		8		16			

Примечание. N – численность; B – биомасса

3 створ (500 м ниже газопровода). Зообентос был представлен 8 таксонами беспозвоночных животных. Группа хирономид включала 5 видов и форм. Ведущую роль в донных зооценозах играли моллюски и хирономиды – 89,5% численности и 91,5% биомассы всего бентоса (табл. 6). В комплекс руководящих видов, помимо *Euglesa sp.*, входили личинки хирономид *Orthocladus sp.*, *T. excavatus*, *N. bicolor*, создающие 80,0% численности и 76,5% биомассы сем. Chironomidae. В прибрежной зоне в зоо-

бентосе преобладали личинки хирономид доля которых в суммарной плотности и биомассе гидробионтов составляла 90,0% и 81,8%, соответственно. На центральных участках русла наряду с хирономидами в донных сообществах доминировали моллюски, формирующие до 33,3% численности и 61,3% всей биомассы бентоса.

4 створ (1 км ниже газопровода). Из 8 таксонов беспозвоночных животных, встреченных на данном створе протоки, в состав доминирующего комплекса организмов входили моллюски *Amesoda sp.*, *Euglesa sp.* и пелофильные олигохеты *Spirosperma ferox*. Их доля в общей численности и суммарной биомассе бентоса составляла 73,7% и 92,9%, соответственно (табл. 6). На биотопах центральных участков русла преобладали моллюски, в прибрежной полосе – олигохеты.

5 створ (2 км ниже газопровода). Зообентос был представлен 16 видами и формами донных организмов. Основу численности бентоса создавали моллюски и личинки хирономид. Основной вклад в формирование биомассы гидробионтов вносили моллюски (68,2%). В группу субдоминантов входили олигохеты – 22,0% общей биомассы бентоса (табл. 6). Доминирующий комплекс организмов был представлен видами, указанными для 4 створа протоки: *Amesoda sp.*, *Euglesa sp.* и *S. ferox*.

В целом зообентос пр. Няхатапарод во время проведения исследований был представлен 22 таксонами беспозвоночных животных (табл. 2). Наибольшего разнообразия достигала группа хирономид – 54,5% от общего числа видов. В пробах наиболее часто встречались *C. holsaticum* (нематоды), *L. hoffmeisteri* (малошетинковые черви), *Euglesa sp.* (моллюски) и личинки хирономид *T. excavatus*, *Procladius sp.*, *C. gr. defectus*. Численность гидробионтов изменялась от 100 до 1700 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – от 0,08 до 2,40 г/м<sup>2</sup>. Более 80,0% (80,0–94,7) суммарной численности зообентоса создают хирономиды, олигохеты и моллюски. На биотопах центральных участков русла реки в составе донных зооценозов по биомассе доминировали двустворчатые моллюски фильтраторы *Euglesa sp.*, *Amesoda sp.* В прибрежных частях протоки большую роль

в создании общей биомассы гидробионтов играли олигохеты сем. Tubificidae *L. hoffmeisteri*, *S. ferox* и *T. tubifex* (рис. 3). Указанные выше представители моллюсков и олигохет, как правило, составляли ядро доминирующего комплекса донных беспозвоночных животных.

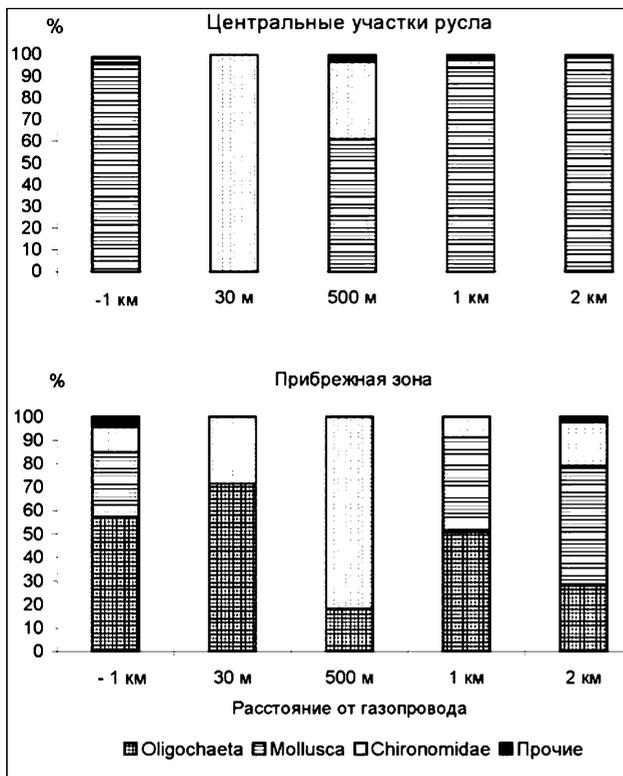


Рис. 3. Соотношение биомассы ведущих групп зообентоса на различных участках пр. Няхатапарод

Материалы проведенных исследований показали, что в районе газопровода видовое обилие и количественные показатели развития зообентоса как в среднем по створу, так и на различных участках русла значительно ниже, чем в районе протоки, расположенной выше трассы. Ниже по течению, на расстоянии 1–2 км, возрастает видовое разнообразие донной

фауны, увеличиваются количественные характеристики зообентоценозов (табл. 6, рис. 4).

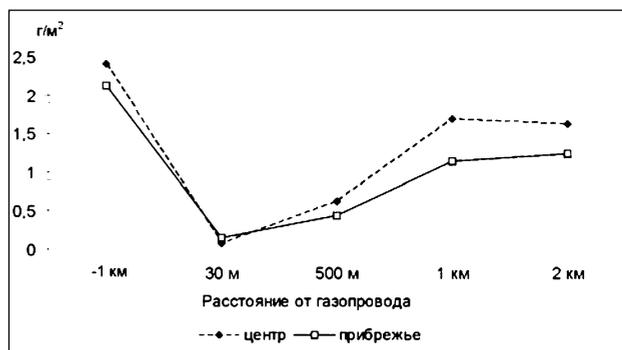


Рис. 4. Изменение биомассы зообентоса на различных участках пр. Няхатапарод

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По данным проведенных исследований в составе донной фауны водотоков бассейна р. Мессояха обнаружены представители 42 таксонов, относящихся к 12 систематическим группам (табл. 2). Отмечены виды 4 типов и 6 классов донных беспозвоночных животных. Наибольшего разнообразия достигали личинки амфибиотических насекомых, составляющие 71,4% от общего числа таксонов. Среди отряда двукрылых высокий уровень видового обилия характерен для хирономид: 50,0% (21 вид и форма) от общего списка видов. Низкий уровень видового разнообразия и количественного развития зообентоса отмечен в пр. Пурпарод, где средняя численность гидробионтов не превышала 150 экз./м², а биомасса – 0,05 г/м². Отсутствие гидробионтов в районе проведения работ и значительное снижение численности и биомассы зообентоса, а также уменьшение числа видов на участках проток, расположенных ниже по течению, свидетельствует о негативном влиянии прокладки газопровода на донную фауну. Этот процесс наиболее ярко проявляется в центральной зоне русла водотоков.

### ЛИТЕРАТУРА

- Алабастр Дж., Ллойд Р. 1984. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность: 1–344.
- Баканов А.И. 2000. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор) // Биология внутренних вод, №1: 68–82.
- Баканов А.И. 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Рук. деп. в ВИНТИ, № 8593 – В87. Борок: 1–63.
- Влияние разработки россыпных месторождений Приполярного Урала на природную среду. 1994. Сыктывкар: 1–167.
- Водно-болотные угодья России. 2000. Т. 3. М.: Wetlands International: 1–490.

- Лепнева С.Г.** 1964. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Annulipalpia) // Фауна СССР. Ручейники. Т. II, вып. 1. М.-Л.: Наука: 1–562.
- Лепнева С.Г.** 1966. Личинки и куколки подотряда цельнощупиковых (Integripalpia) // Фауна СССР. Ручейники. Т. II, вып. 2. М.-Л.: Наука: 1–560.
- Лезин В.А.** 2000. Реки Ямало-Ненецкого автономного округа. Справочное пособие. Тюмень: Изд-во «Вектор Бук»: 1–142.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука: 1–240.
- Московченко Д.В.** 2003. Гидрохимические особенности низовий рек Мессояха и Монгаюрибей (Ямало-Ненецкий автономный округ) // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Вып. 4. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН: 137–144.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1994. Низшие беспозвоночные. Т. 1. С-Пб.: Наука: 1–394.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1995. Ракообразные. Т. 2. С-Пб.: Наука: 1–628.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1999. Высшие насекомые. Т. 4. С-Пб.: Наука: 1–998.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2001. Высшие насекомые. Т. 5. С-Пб.: Наука: 1–836.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2004. Моллюски. Полихеты. Немертины. Т. 6. С-Пб.: Наука: 1–526.
- Павлюк Т.Е.** 1998. Использование трофической структуры сообществ донных беспозвоночных для оценки экологического состояния водотоков // Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск: 1–24.
- Панкратова В.В.** 1970. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) // Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР. Вып. 102. Л.: Наука: 1–344.
- Панкратова В.В.** 1977. Личинки и куколки комаров подсемейств Tanypodinae и Podonominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) // Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР. Вып. 112. Л.: Наука: 1–154.
- Панкратова В.В.** 1983. Личинки и куколки комаров подсемейства фауны СССР Chironominae (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) // Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР. Вып. 134. Л.: Наука: 1–296.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1983. Л.: Гидрометеиздат: 1–239.
- Шарапова Т.А., Абдуллина Г.Х.** 2004. К изучению водных беспозвоночных южных тундр Западной Сибири // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения, № 5. Тюмень, изд-во ИПОС СО РАН: 97–115.
- Чекановская О.В.** 1962. Водные малощетинковые черви фауны СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР. Вып. 78. М.-Л.: Наука: 1–412.
- Шубина В.Н., Лоскутова О.А.** 1994. Влияние горных разработок на бентос // Влияние разработки россыпных месторождений Приполярного Урала на природную среду. Сыктывкар: 11–120.
- Ратт А.Е.** 1988. The community degradation index: a new method for assessing the deterioration of aquatic habitats // Water Res. Vol. 22, №3: 293–301.

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	3
<i>Н.И. Андряшкина, Н.В. Пешкова</i> Состав и структурно-функциональные особенности растительных сообществ на верхней границе леса (гора Чёрная, Полярный Урал).....	4
<i>Н.В. Пешкова, Н.И. Андряшкина</i> Экогеографическая структура травяно-кустарничкового яруса горных сообществ Полярного Урала .....	10
<i>Л.М. Морозова, С.Н. Эктова, Н.Ю. Рябцева</i> Восстановление растительного покрова на гарях в зоне лесотундры.....	17
<i>Н.Ю. Рябцева</i> Различие состава и структуры сообществ лишайников лиственницы в горных лесах и редколесьях Полярного Урала .....	33
<i>М.И. Ярушина</i> К изучению водорослей фитопланктона водоемов Тазовской Субарктики .....	53
<i>Е.Н. Богданова</i> К изучению зоопланктона бассейна р. Таз (р. Худосей и среднее течение р. Таз) .....	63
<i>Л.Н. Степанов</i> Влияние строительства газопровода на донную фауну водотоков бассейна р. Мессояхи.....	74

**НАУЧНЫЙ ВЕСТНИК**

**Издание Ямало-Ненецкого автономного округа**

**ВЫПУСК 6 (50)**

**ЧАСТЬ 1**

**2007 г.**

**Департамент информации и общественных связей Ямало-Ненецкого автономного округа**

**Подписано в печать .2007 г.**

**Формат 60x84 1/8. Печать офсетная. Усл. печ. л. 9,77. Дизайн обложки – Единина Н.  
Гарнитура «Newton». Заказ 338. Тираж 500 экз. Сверстано и отпечатано в ГУП ЯНАО «Издательство «Красный Север».  
г. Салехард, ул. Республики, 98.**