

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ПОСЛЕ СНИЖЕНИЯ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2020 г. И. Н. Михайлова*

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

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

Поступила в редакцию 26.04.2019 г.

После доработки 20.05.2019 г.

Принята к публикации 30.05.2019 г.

На основе ежегодных регистраций проанализированы изменения состава и структуры сообществ эпифитных лишайников в течение 5 лет (2014–2018 гг.) на 22 постоянных пробных площадях в елово-пихтовых лесах Среднего Урала после значительного снижения выбросов Среднеуральского медеплавильного завода. Несмотря на почти полное прекращение атмосферного поступления токсикантов, в коре пихты в окрестностях завода сохраняются повышенные концентрации Си и кислотность коры. На сильно загрязненной территории отмечен стремительный рост числа видов лишайников (на 1–2 вида ежегодно). Заселяются прежде всего виды с высоким колонизирующим потенциалом, обильные в прилегающих биотопах или на других субстратах в пределах сильно загрязненных участков. При этом степень толерантности не имеет решающего значения: стволы заселяются как устойчивыми, так и средне- и высокочувствительными видами. Структура сообществ на загрязненной территории в настоящее время принципиально отличается от фоновой: доминирует вид-эксплерент *Hypocenomyce caradocensis*, отсутствуют или редки типичные для фоновых елово-пихтовых лесов виды.

Ключевые слова: динамика, реколонизация, восстановление, устойчивость, эластичность, тяжелые металлы, медь, диоксид серы, промышленное загрязнение, структура сообществ, Средний Урал, pH коры

DOI: 10.31857/S0367059720010072

Способность лишайников реагировать на изменения химического состава окружающей среды хорошо известна. Последствия увеличения содержания токсикантов в среде подробно исследованы на всех уровнях организации – от субталломного (элементный состав, биохимические и физиологические параметры) до ценотического (состав и структура сообществ) [1, 2]. Закономерности реакции на улучшение качества местообитаний изучены менее подробно, причем главным образом для условий городов [3–9]. Однако полученные динамические ряды сложно однозначно интерпретировать из-за специфичности городской среды. Так, уменьшение напряженности одного фактора (содержание соединений серы) может сопровождаться увеличением другого (содержание соединений азота), а снижение выбросов промышленных предприятий “компенсироваться” повышением выбросов автотранспорта и т.д. [5, 10].

Точечные источники эмиссии поллютантов позволяют анализировать градиент стрессового фактора “в чистом виде”. Однако восстановлению

лишайников после снижения или прекращения выбросов крупных промышленных предприятий посвящены лишь единичные исследования [11, 12], причем состояние сообществ оценено через относительно длительные промежутки времени после прекращения выбросов (10, 15 или 20 лет). Исследования в меньшем временном масштабе, например ежегодно в течение нескольких лет, не проводились, хотя они позволяют получить более точные оценки скорости изменений и определить последовательность реколонизации видами с различными жизненными стратегиями и разной чувствительностью к нарушениям среды.

Цель настоящей работы – проанализировать на основе ежегодных регистраций изменения видового состава и структуры эпифитных лишайниковых сообществ в елово-пихтовых лесах в начальный период после снижения выбросов крупного медеплавильного завода. Район наших исследований удобен для изучения восстановительной динамики, поскольку для него имеются данные о состоянии лишайниковых сообществ в 1990–1995 гг., т.е. в период высоких вы-

бросов [13–15]. Уже через 10 лет после начала снижения выбросов нами была отмечена реколонизация бывшей “лишайниковой пустыни” (1–2 км от завода), а также документированы первые изменения видового состава сообществ на остальной загрязненной территории [16].

Мы тестировали две гипотезы. Первая заключается в предположении, что реколонизация загрязненной территории осуществляется преимущественно обильными в окружающих биотопах (и соответственно производящими много диаспор) видами. Это предположение базируется на аналогии с постпирогенными сукцессиями [17, 18]. Вторая предполагает, что степень токситолерантности вида не имеет решающего значения для успеха колонизации. Об этом свидетельствуют полученные нами ранее результаты о заселении бывшей “лишайниковой пустыни” не только устойчивыми видами, но и видами средней чувствительности [16], а также данные из района крупного медеплавильного комбината г. Садбери (Канада) [11].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в районе Среднеуральского медеплавильного завода, расположенного около г. Ревды Свердловской области, который функционирует с 1940 г. Основные ингредиенты выбросов – оксиды серы и пылевые частицы с сорбированными тяжелыми металлами (Cu, Fe, Cd, Zn, Pb и др.) и металлоидами (As). В 1980 г. выбросы завода составляли 225 тыс. т поллютантов в год, в конце 1980-х – 140 тыс., в 1995–1998 гг. – 71–96 тыс., в 2003–2008 гг. – 24–34 тыс., а после кардинальной реконструкции предприятия в 2010 г. – около 3–5 тыс. [19]. Описания района исследований, степени деградации и восстановительной динамики ряда объектов опубликованы ранее [16, 19–21]. Для анализа долговременной динамики состояния лишайниковых сообществ использовали данные, полученные в ходе исследования сукцессий лишайников на стволах пихты в 1990–1992 гг. в трех зонах нагрузки: 4, 7 и 30 км от завода [14]. В анализ включены деревья старше 40 лет (всего 190 стволов). Территория в непосредственной близости от завода (1–2 км), представлявшая собой в 1990–1992 гг. “лишайниковую пустыню”, была обследована маршрутным методом.

Описания лишайниковых сообществ. Постоянные пробные площади (ПП) были заложены в 2014 г. в елово-пихтовых лесах на расстоянии 1, 2, 4, 7 и 30 км к западу от источника выбросов, т.е. в противоположном господствующим ветрам направлении (две ПП на удалении 1 км и по 5 ПП на остальных удалениях). На каждой ПП были выбраны 5 стволов пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), на каждом из которых разместили 4 посто-

янные микроплощадки размером 20 × 20 см (на основании ствола и высоте 1.3 м с северной и южной сторон). Состояние лишайниковых сообществ описывали ежегодно в 2014–2018 гг. (кроме удаления 7 км, где был пропущен 2016 г.). Для каждого ствола регистрировали все присутствующие виды лишайников, а также с помощью палетки оценивали обилие каждого вида на микроплощадках (как количество клеток 2 × 2 см, в которых встречен вид). Обилие видов на стволе вычисляли как долю занятых клеток на всех четырех микроплощадках (в %). Видам, встреченным за пределами микроплощадок, присваивали обилие 0.1. Суммарное обилие лишайников на стволе вычисляли как сумму обилий отдельных видов. Ранее [22] была показана информативность этого показателя для оценки состояния сообществ эпифитных лишайников в градиенте токсической нагрузки.

За период наблюдений из-за ветровалов были утрачены три модельных дерева на фоновых ПП и одно дерево на удалении 2 км. Материал по выпавшим деревьям учитывали при оценке числа видов лишайников, но не включили в анализ динамики обилия видов.

Анализ химического состава коры. В 2015 г. на каждой ПП были отобраны образцы верхнего (1–3 мм) слоя коры с 5 стволов пихты на высоте 1–1.3 м (равномерно по всей окружности ствола). В лаборатории кора была очищена от лишайников и других примесей и измельчена на лабораторной мельнице. Для определения кислотности образцы заливали деионизированной водой (соотношение кора: вода равно 1 : 25) и помещали на 30 мин на встряхиватель. Показатель pH измеряли с помощью ионометра inoLab740 (WTW, Германия) через 1.5 ч отстаивания в закрытых стаканах. Валовое содержание меди определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре AAS 6 Vario (Analytik Jena AG, Германия) с пламенным вариантом атомизации. Подготовку проб к анализу осуществляли методом микроволнового разложения в 65%-ной HNO₃ в печи MWS-2 (Berghof, Германия).

Статистический анализ данных реализован в пакетах STATISTICA v. 8.0 и PAST 3.12. Для оценки влияния загрязнения на химические характеристики коры использовали иерархический ANOVA со смешанными эффектами (учетная единица – дерево, случайный фактор – пробная площадь, ПП вложена в зону загрязнения). Множественные сравнения выполнены по критерию Тьюки. Значимость различий обилия видов между началом и концом периода наблюдений оценена с помощью парного критерия Вилкоксона. Для сравнения видового состава сообществ использовали коэффициент Брея-Кертиса для количественных данных.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Химический состав коры. В окрестностях завода рН коры понижен на 0.3 ед. по сравнению с фоновой территорией (рис. 1, $F_{4;86} = 25.5$, $p < 0.001$). Значимы и различия между ПП внутри зоны ($F_{17;86} = 2.1$, $p < 0.05$). Множественные сравнения не выявили значимых различий между удалениями 7 и 30 км ($p = 0.12$), но все остальные удаления значимо отличаются от них ($p \ll 0.001$).

Уровень содержания Cu в коре в окрестностях завода в 7.5 раза превышает фоновый (рис. 1, $F_{4;85} = 35.2$, $p < 0.001$). Как и в случае с рН, случайный фактор – ПП внутри зоны – также оказывает значимое влияние на содержание Cu ($F_{17;85} = 1.92$, $p < 0.05$). Множественные сравнения показывают значимость попарных отличий всех удалений друг от друга, кроме пары 2–4 км.

Видовой состав. Всего на модельных стволах пихты в районе исследования идентифицировано 23 вида лишайников (табл. 1). В группу накипных соредиозных объединены *Fuscidea arboricola*, *F. pusilla*, *Lecidea nylanderi* и *Ropalospora viridis*, молодые талломы которых не всегда можно идентифицировать в поле. За период с 2014 г. по 2018 г. сообщества модельных стволов пополнились новыми видами (рис. 2). Следует учитывать, что для 1990–1992 гг. приведено общее число видов, обнаруженных на стволах пихты на указанных удалениях [16], а для 2014–2018 гг. – число видов только на модельных деревьях.

На фоновой территории появились *Bryoria nadvornikiana* и *Hypogymnia tubulosa*: первый из них входил в список видов фоновой территории, составленный в 1990–1992 гг. [14, 16], но на модельных деревьях в 2014 г. не был отмечен.

К 2018 г. на загрязненную территорию “продвинулись” 4 вида, которые в 2014 г. были отмечены только на фоновых ПП: *Evernia mesomorpha*, *Fuscidea pusilla*, *Lecidea nylanderi* и *Parmeliopsis ambigua*. На удалениях 4 и 7 км число видов увеличилось на 2 с 2014 г. по 2018 г. и на 5 по сравнению с периодом высоких выбросов (см. рис. 2). Максимальный прирост видового богатства отмечен на удалении 2 км: за период с 2014 г. по 2018 г. появилось 5 видов, а разница с периодом высоких выбросов составила 11 видов. Заселившиеся виды представляют весь спектр токситолерантности: *Micarea denigrata* – один из наиболее токситолерантных эпилитов в районе исследования на стволах березы [15], *Cladonia fimbriata* – среднечувствительный вид [14] и, наконец, *E. mesomorpha*, *F. pusilla* и *L. nylanderi* – виды, которые в 2014 г. были отмечены только на фоновых ПП.

Структура сообществ. На фоновой территории в сообществах доминируют *Hypogymnia physodes* и *Chaenotheca ferruginea*, субдоминант – *Hypocentomyce caradocensis* (табл. 1, рис. 3, 4). За период ис-

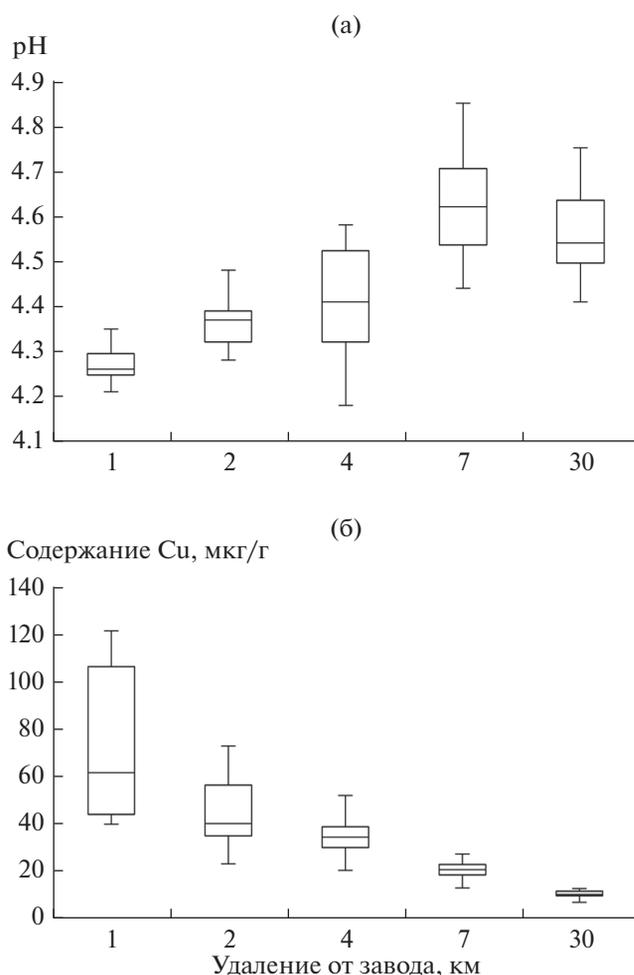


Рис. 1. Кислотность коры пихты (а) и содержание меди в коре пихты (б) в градиенте загрязнения. Показаны медиана, межквартильный размах и 95%-ный интервал.

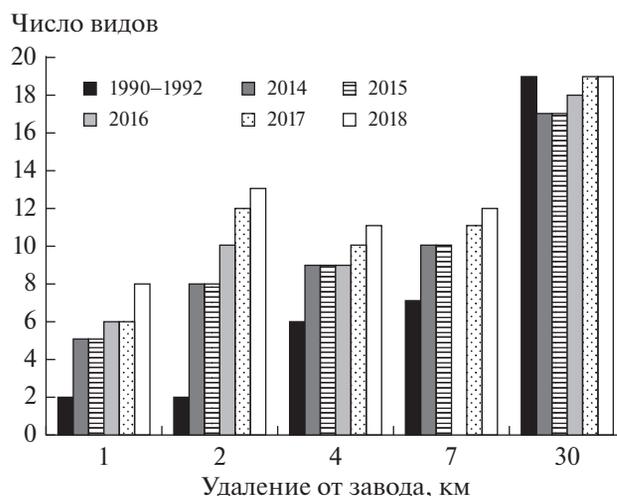


Рис. 2. Динамика числа видов эпилитных лишайников на стволах пихты на разном удалении от СУМЗа за исследованный период.

Таблица 1. Обилие эпифитных лишайников на модельных стволах пихты в разных зонах нагрузки

Виды	Удаление от завода и год учета									
	30 км		7 км		4 км		2 км		1 км	
	2014	2018	2014	2018	2014	2018	2014	2018	2014	2018
<i>Bryoria nadvornikiana</i>	0	0.011	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cetraria sepincola</i>	0	0	0	0	0	0	0.010	0.013	0	0
<i>Chaenotheca ferruginea</i>	43.330	46.117	0.360	0.730	0.110	0.230	0	0	0	0
<i>Cladonia cenotea</i>	0.010	0.089	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. coniocraea</i>	6.693	12.211**	7.975	13.381**	3.310	12.424***	0.076	0.384*	0.010	0.025*
<i>C. fimbriata</i>	0.023	0.640*	0	0.001	0.011	0.042	0	0.010	0	0.010
<i>Evernia mesomorpha</i>	+	0.047	0	0	0	0.010	0	0.017	0	0
<i>Hypocenomyce caradocensis</i>	16.227	17.104	60.280	58.200	31.120	32.840	12.600	17.390*	3.853	10.700**
<i>H. scalaris</i>	0.010	0.020	0.003	0.002	0	0	0	0	0	0
<i>Hypogymnia physodes</i>	59.227	50.913**	0.511	4.480***	0.922	1.310	1.157	3.413***	0.010	0.035*
<i>H. tubulosa</i>	0	0.013	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepraria elobata</i>	5.068	9.340**	0.030	0.003	0	0	0	0	0	0
<i>Micarea denigrata</i>	0	0	0.001	0.020	0.001	0.001	0	0.018	0	0
<i>M. prasina</i> + <i>M. micrococca</i>	0.011	0.011	0	0	0	0	0.001	0.011**	0	0
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	+	0.047	0	0.001	0	0.010	0	0	0	0
<i>Placynthiella uliginosa</i>	0	0	0	0	0	0.00	0.001	0.002	0.003	0.140*
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i>	0.002	0.002	0.002	0.001	0.001	0.002	0.010	0.010	0.030	0.030
<i>Vulpicida pinastri</i>	0.019	0.021	0.020	0.013	0.001	0.001	0.012	0.025	0	0
Накипные соредиозные	0.966	1.122*	0.025	0.450*	0.001	0.074**	0	0.045	0	0.025
Неопределенные накипные	2.561	0.230	0.020	0	0	0	0	0.002	0	0
Сумма встречаемостей	134.147	137.938	69.227	77.282**	35.477	47.322**	13.867	21.340**	3.996	10.965**

Примечание. Полу жирным выделены значимые различия (парный критерий Вилкоксона; *, **, *** — различия значимы при $p < 0.05$, 0.01 и 0.001). Знаком + обозначены виды, отмеченные в 2014 г. на выпавших впоследствии модельных стволах.

следования значимо возросло обилие типичных для оснований стволов видов — *Cladonia coniocraea* и *Lepraria elobata* (см. табл. 1), значимо снизилось обилие *H. physodes*, а суммарное обилие всех видов осталось неизменным.

На загрязненной территории (с 1-го по 7-й км) структура сообществ принципиально отличается от фоновой: повсеместно доминирует *H. caradocensis* (см. рис. 4), причем его обилие на удалении 4 и 7 км с 2014 г. по 2018 г. осталось неизменным, а на удалении 1–2 км значимо возросло. Вторую позицию на удалении 4 и 7 км занимает *C. coniocraea*, на удалении 2 км — *H. physodes*. Рост обилия *C. coniocraea* отмечен на всех ПП (см. табл. 1), причем на удалении 4 км показатель вырос почти в 4 раза. Доля участия остальных видов ничтожно мала.

Отличительной чертой сообществ сильно загрязненной (1–2 км) территории можно считать участие в них видов, не характерных для стволов пихты в фоновых местообитаниях: *Placynthiella uliginosa* — токситолерантный эпиксильный вид, который в условиях промышленных пустошей

часто переходит на обнаженную поверхность почвы и основания стволов деревьев [15]; *Cetraria sepincola* — вид, встречающийся лишь на ветвях пихты и только на осветленных участках или опушках леса, и уже упоминавшийся токситолерантный вид *M. denigrata*. Кроме того, в сообществах увеличено по сравнению с фоновой территорией обилие *Scoliciosporum chlorococcum*, также одного из наиболее токситолерантных видов.

Суммарное обилие лишайников увеличилось с 2014 г. по 2018 г. на всех загрязненных участках, причем наибольший прирост отмечен на удалении 1 км. Вновь заселившиеся виды не вносят весомого вклада: увеличение суммарного обилия обеспечено ранее присутствовавшими видами. Крайне низкое обилие на удалении 1–2 км обусловлено еще и тем, что заселение практически всех видов происходит в нижней части ствола, у поверхности почвы, между выступающих корней, т.е. вне учетных микроплощадок.

Описанные изменения наглядно иллюстрирует дендрограмма сходства (см. рис. 3). Сообще-

ства фоновой территории за период наблюдений остались практически неизменными; сообщества на удалении 4 и 7 км также объединяются в отдельные кластеры. Наибольшие изменения произошли в сообществах на удалении 1 км: если в 2014–2015 гг. они образовывали отдельный кластер, то за два последующих года вплотную “приблизились” к сообществам 2 км.

Показательна также динамика сходства сообществ загрязненных участков с фоновой территорией (табл. 2). Для сообществ 1 км коэффициент сходства к 2018 г. увеличился в 3 раза по сравнению с 2014 г. и сравнялся с показателем для сообществ 2 км в 2014 г. В свою очередь сходство с фоновой территорией сообществ 2 км в 2018 г. сравнялось с таковым сообществ 4 и 7 км в 2014 г.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сообщества эпифитных лишайников фоновой территории находятся в стабильном состоянии, их динамика заключается во внедрении относительно редких видов, не играющих существенной роли в структуре сообществ. Не ясны причины снижения обилия доминанта лишайниковых сообществ – *H. physodes*; это явление требует дополнительных исследований.

На загрязненной территории продолжается активный процесс восстановления лишайниковых сообществ, заключающийся как в увеличении числа видов, так и в росте суммарного обилия, которое растет преимущественно за счет вида-эксплерента *H. caradocensis*, захватывающего свободные участки стволов в отсутствие межвидовой конкуренции. Нарушенные сообщества в настоящее время принципиально отличаются от фоновых по составу: в них отсутствуют или редки типичные для ненарушенных елово-пихтовых лесов виды, прежде всего *C. ferruginea* и *L. elobata*. Интересно формирование своеобразного “техногенного экотона” в 2 км от завода: здесь присутствуют как виды, характерные для загрязненных участков, так и виды ненарушенных и слабонарушенных территорий. Вполне вероятно, что это временное явление – виды загрязненных участков в дальнейшем будут вытеснены из сообществ в результате межвидовой конкуренции с видами-виолентами ненарушенных и слабонарушенных территорий.

Стремительное увеличение числа видов лишайников в наиболее загрязненной части градиента (на 1–2 вида ежегодно) контрастирует со стабильностью разнообразия для травяно-кустарничкового яруса на тех же участках, число видов которого практически не изменилось со времени высоких выбросов [19]. Крайне медленное восстановление растительных сообществ после прекращения выбросов промышленных предприя-

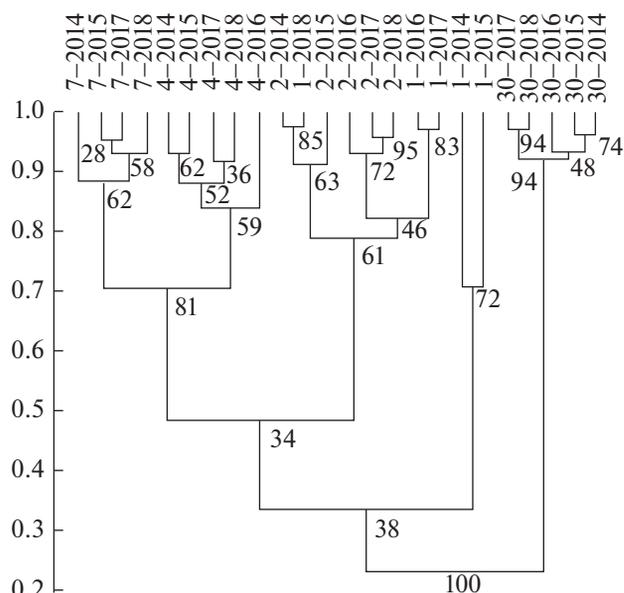


Рис. 3. Дендрограмма сходства видового состава сообществ лишайников на разном удалении от завода (1, 2, 4, 7 и 30 км) и в разные периоды наблюдений (2014–2018 гг.). Использован коэффициент Брея-Кертиса и метод UPGMA. В основаниях кластеров показаны цифры бутстреп-поддержки (% от 1000 повторностей).

тий показано и в ряде других исследований [23–25]. Основным фактором, тормозящим восстановление, считают сохранение токсичности среды из-за низкой скорости очищения почвы от тяжелых металлов [21].

Эпифитные лишайники напрямую не связаны с пулом токсикантов в почве, что позволяет предположить более высокие темпы их восстановления по сравнению другими компонентами экосистем, в том числе с лишайниками на других субстратах. Действительно, исследования в окрестностях медеплавильного комбината в г. Садбери (Канада) показали более быстрые темпы восстановления эпифитных лишайниковых сообществ по сравнению с эпигейными и эпи-

Таблица 2. Динамика коэффициентов сходства с контролем сообществ эпифитных лишайников (коэффициенты Брея-Кертиса для количественных данных, %)

Год наблюдений	Удаление от завода, км			
	1	2	4	7
2014	5.6	18.7	24.4	25.7
2015	9.9	17.7	25.0	24.4
2016	19.2	27.8	33.7	–
2017	21.2	25.8	30.4	28.0
2018	18.6	26.5	33.7	32.4

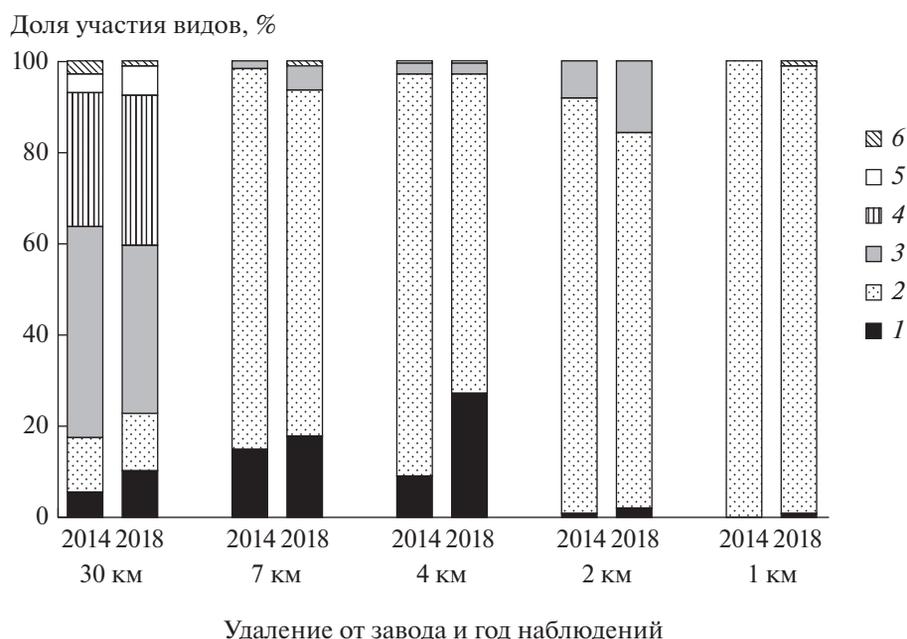


Рис. 4. Структура эпифитных лишайниковых сообществ на разном удалении от завода в начале и конце периода исследования: 1 – *Cladonia* spp.; 2 – *Hypocenomyce caradocensis*; 3 – *Hypogymnia physodes*; 4 – *Chaenotheca ferruginea*; 5 – *Leparia elobata*; 6 – прочие виды.

литными [11, 23]. Тем не менее на эпифитные лишайники также оказывает существенное влияние химический состав их субстрата, т.е. коры форофитов. Значимость кислотности субстрата для роста и развития лишайников общеизвестна [26, 27]. Сохраняющуюся повышенную кислотность коры дуба считают одной из причин медленного восстановления лишайниковых сообществ в Лондоне [5]. В лабораторных условиях показано отрицательное влияние содержания металлов и серы в культуральной среде на прорастание соредий [28–30]. Сравнение наших результатов с данными 2004 г. [31] показало, что концентрации Си в коре существенно снизились: на расстоянии 1 и 2 км содержание в 2004 г. составляло 331.2 и 162.6 мкг/г, что соответствует снижению в 3.7 и 4.5 раза к 2015 г., на расстоянии 7 км – 128.1 мкг/г (снижение в 6 раз). На удалении 30 км в 2004 г. оно составляло 24.3 мкг/г, т.е. даже для фоновых участков зафиксировано двукратное снижение. Тем не менее содержание токсикантов в коре форофитов в окрестностях завода на настоящий момент значимо отличается от фонового уровня (см. рис. 1). Хотя валовому содержанию меди в коре нельзя придавать прямой токсикологический смысл, в сочетании с повышенной кислотностью коры они свидетельствуют о частичном сохранении токсической нагрузки на эпифитные лишайниковые сообщества, несмотря на почти полное прекращение атмосферного поступления токсикантов в экосистемы.

Для развития сообществ до фонового состояния необходимы заселение и успешное развитие

видов, которые чувствительны не только к загрязнению среды, но и к микроклимату местообитаний. К таким видам относятся, например, представители калициевых лишайников [32] (в районе исследования – *C. ferruginea*). В настоящее время микроклимат елово-пихтовых лесов в окрестностях завода существенно изменен вследствие изреженности древостоя и слабого развития травяно-кустарничкового яруса. Индикатором таких изменений служит присутствие видов лишайников, не характерных для стволов пихты: *C. sepincola* и *M. denigrata* предпочитают режим повышенной инсоляции [33, 34] и в районе наших исследований чаще встречаются в березовых лесах [14, 35]. Косвенно указывает на ксерофитизацию местообитания низкое обилие на стволах пихты видов рода *Cladonia*, несмотря на высокое их обилие на почве и гниющей древесине.

Таким образом, как минимум два фактора могут тормозить процесс дальнейшего восстановления эпифитных лишайниковых сообществ: сохранение токсикантов в коре форофитов и измененный микроклимат местообитаний. Вполне вероятно, что отмеченные высокие темпы реколонизации лишайниками характерны только для начальных этапов восстановления, а дальнейшие события будут развиваться по сценарию, описанному для окрестностей г. Садбери. Начало заселения в этом районе “лишайниковой пустыни” было отмечено в течение первого десятилетия после прекращения выбросов [11], но полное восстановление разнообразия лишайников констатиру-

вали лишь спустя 40 лет [12]. Впрочем, некоторые чувствительные виды (*Usnea hirta* и *E. mesomorpha*) заселяли территорию раньше, чем это можно было предположить исходя из их высокой чувствительности к загрязнению [11].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Снятие токсической нагрузки на природные сообщества, обусловленное снижением промышленных выбросов, предоставляет исследователям уникальную возможность исследовать феномен эластичности экосистем, т.е. их способности возвращаться в исходное состояние после прекращения воздействия нарушающего фактора.

Результаты наших исследований показали, что успешность реколонизации загрязненных территорий зависит от многих как внутренних (биологические и экологические особенности видов), так и внешних (состояние местообитаний, остаточное загрязнение субстратов) факторов. Обе наши исходные гипотезы подтвердились. Основу пионерных сообществ действительно составляют виды-эксплеренты с высоким колонизирующим потенциалом, обильные в прилегающих биотопах или на других субстратах в пределах сильнозагрязненных участков. Также подтвердилось и предположение о слабой связи скорости заселения со степенью токситолерантности видов: в течение первого десятилетия после существенного снижения выбросов на территории бывшей “лишайниковой пустыни” уже зарегистрированы высокочувствительные виды.

Продолжение исследований с привлечением данных о восстановлении других компонентов экосистем, в первую очередь древесного и травяно-кустарничкового ярусов, а также о динамике содержания токсикантов в субстратах даст возможность соотнести значимость разных факторов для судьбы видов в меняющихся условиях среды.

Выражаю признательность к.б.н. М.Р. Трубиной за всестороннюю помощь на всех этапах работы – от сбора материала до обработки данных и обсуждения результатов, а также д.б.н. Е.Л. Воробейчику за ценные советы при обсуждении рукописи. Сбор материала в 2015–2017 гг. и химический анализ коры были выполнены при поддержке РФФИ (проект № 15-04-06828), сбор материала в 2014 и 2018 г., анализ данных и подготовка рукописи выполнены в рамках Государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2002. 336 с.

2. Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens / Eds. Nimis P.L., Scheidegger C., Wolseley P.A. Dordrecht–Boston–London: Kluwer Acad. Publishers, 2002. 408 p.
3. Rose C.I., Hawksworth D.L. Lichen recolonization in London’s cleaner air // Nature. 1981. V. 289. P. 289–292.
4. Kandler O. Lichen and conifer recolonisation in Munich’s cleaner air // Air Pollution and Ecosystems. Ed. Mathy P. Dordrecht: D. Reidel, 1987. P. 784–790.
5. Bates J.W., Bell J.N.B., Farmer A.M. Epiphyte recolonization of oaks along a gradient of air pollution in South-East England, 1979–1990 // Env. Pollut. 1990. V. 68. P. 81–99.
6. Seaward M.R.D., Letrouit-Galinou M.A. Lichen recolonization of trees in the Jardin du Luxembourg, Paris // Lichenologist. 1991. V. 23. № 2. P. 181–186.
7. Gilbert O.L. Lichen reinvasion with declining air pollution // Bryophytes and lichens in a changing environment / Eds. Bates J.W., Farmer A.M. Oxford: Clarendon Press, 1992. P. 159–177.
8. Loppi S., Ivanov D., Boccardi R. Biodiversity of epiphytic lichens and air pollution in the town of Siena (Central Italy) // Environ. Pollut. 2002. V. 116. P. 123–128.
9. Adamska E. Lichen recolonization in the city of Toruń // Ecological Questions. 2011. V. 15. P. 119–125.
10. Isocrano D., Matteucci E., Ferrarese A. et al. Lichen colonization in the city of Turin (N Italy) based on current and historical data // Environ. Pollut. 2007. V. 145. P. 258–265.
11. Beckett P.J. Lichens: sensitive indicators of improving air quality // Restoration and recovery of an industrial region / Ed. Gunn J.M. N.Y., 1995. P. 81–92.
12. Schram L.J., Wagner C., McMullin R. T., Anand M. Lichen communities along a pollution gradient 40 years after decommissioning of a Cu-Ni smelter // Environ. Sci. Pollut. Res. 2015. V. 22. № 12. P. 9323–9331.
13. Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. Эпифитные лишайносинузии в условиях химического загрязнения: зависимость доза–эффект // Экология. 1995. № 6. С. 455–460. [Mikhailova I.N., Vorobeichik E.L. Epiphytic lichenosynusia under conditions of chemical pollution: dose–effect dependencies // Rus. J. Ecol. 1995. V. 26. № 6. P. 425–431.]
14. Михайлова И.Н. Эпифитные лишайносинузии лесов Среднего Урала в условиях аэротехногенного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 24 с.
15. Scheidegger C., Mikhailova I. Umweltforschung – Flechten als Bioindikatoren für die Luftverschmutzung im Ural: Eindrücke von einem gemeinsamen Forschungsprojekt // Naturwerte in Ost und West. Forschen für eine nachhaltige Entwicklung vom Alpenbogen bis zum Ural / Ed. Landolt R. Birmensdorf: Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, 2000. S. 55–59.
16. Михайлова И.Н. Начальные этапы восстановления сообществ эпифитных лишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2017. № 4. С. 277–281. [Mikhailova I.N. Initial stages of recovery of epiphytic lichen communities after reduction of emissions from a copper smelter // Rus. J. Ecol. 2017. V. 48. № 4. P.277–281.]

17. *Eversman S., Horton D.* Recolonization of burned substrates by lichens and mosses in Yellowstone National Park // *Northwest Sci.* 2004. V. 78. P. 85–92.
18. *Kutorga E., Adamonytė G., Iršėnaitė R.* et al. Wild fire and post-fire management effects on early fungal succession in *Pinus mugo* plantations, located in Curonian Spit (Lithuania) // *Geoderma.* 2012. V. 191. P. 70–79.
19. *Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е.* Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2014. № 6. С. 448–458. [*Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khan-teirova E.V., Bergman I.E.* Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // *Rus. J. Ecol.* 2014. V. 45. № 6. P. 498–507.]
20. *Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
21. *Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю.* Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // *Почвоведение.* 2017. № 8. С. 1009–1024. [*Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.Yu.* Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission // *Eurasian Soil Science.* 2017. V. 50. № 8. P. 977–990.]
22. *Михайлова И.Н., Микрюков В.С., Фролов И.В.* Состояние сообществ эпифитных лишайников в условиях антропогенных нагрузок: влияние методов учета обилия на информативность показателей // *Экология.* 2015. № 6. С. 427–433. [*Mikhailova I.N., Mikryukov V.S., Frolov I.V.* State of epiphytic lichen communities under anthropogenic impact: Effect of abundance assessment methods on the informativity of indices // *Rus. J. Ecol.* V. 46. № 6. P. 531–536.]
23. *Gunn J., Keller W., Negusanti J.* et al. Ecosystem recovery after emission reductions: Sudbury, Canada // *Water, Air, Soil Pollut.* 1995. V. 85. № 3. P. 1783–1788.
24. *Черненко Т.В., Кабиров Р.Р., Басова Е.В.* Восстановительные сукцессии северотаежных ельников при снижении аэротехногенной нагрузки // *Лесоведение.* 2011. № 6. С. 49–66.
25. *Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Лянгузова И.В., Баккал И.Ю.* Экологический мониторинг лесных экосистем Кольского полуострова в условиях аэротехногенного загрязнения // *Региональная экология.* 2011. Т. 31. № 1–2. С. 21–29.
26. *Skye E.* Lichens and air pollution // *Acta Phytogeographica Suecica.* 1968. V. 52. P. 1–138.
27. *Brodo I.* Substrate ecology // *The Lichens* / Ed. Ahmadjan V. N.Y.—London: Acad. Press, 1973. P. 401–441.
28. *Marti J.* Die Toxizität von Zink, Schwefel- und Stickstoffverbindungen auf Flechten Symbionten // *Bibliotheca Lichenologica.* 1985. V. 21. P. 1–129.
29. *Hauck M., Zöller T.* Copper sensitivity of soredia of the epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* // *The Lichenologist.* 2003. V. 35. № 3. P. 271–274.
30. *Михайлова И.Н., Булдаков М.С.* Влияние условий произрастания лишайников на токситолерантность вегетативных диаспор и успешность их ювенильного развития // *Особь и популяция – стратегия жизни: Мат-лы 9-го Всеросс. популяционного семинара. Ч. 1.* Уфа: Изд. дом ООО “Вилли Окслер”, 2006. С. 385–390.
31. *Шарунова И.П.* Межвидовая и внутривидовая изменчивость накопления тяжелых металлов эпифитными лишайниками в градиенте токсической нагрузки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2008. 24 с.
32. *Selva S.B.* Indicator species –restricted taxa approach in coniferous and hardwood forests of Northeastern America // *Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens* / Eds. Nimis P.L., Scheidegger C., Wolseley P.A. Dordrecht–Boston–London: Kluwer Acad. Publishers, 2002. P. 349–352.
33. *The Lichen Flora of Great Britain and Ireland* / Eds. Purvis O.W., Coppins B.J., Hawksworth D.L. et al. Natural History Museum Publications & The British Lichen Society. London, 1992. 710 p.
34. *Coppins B.J.* A taxonomic study of the lichen genus *Micarea* in Europe // *Bulletin of the British Museum of Natural History, Botany.* 1983. V. 11. P. 17–214.
35. *Mikhailova I.* Populations of epiphytic lichens under stress conditions: survival strategies // *Lichenologist.* 2007. V. 39. № 1. V. P. 83–89.