

В. Н. АНДРЕЕВ

## О ПРИРОСТЕ КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 26 V 1952)

Первые достоверные сведения о приросте кустистых лишайников, основанные на народном опыте, были сообщены Г. И. Танфильевым (4, 5). К сожалению, данные Г. И. Танфильева остались забытыми, и в литературе до последнего времени ссылались на иностранных авторов (6, 7). Однако старые сведения Краббе не заслуживают доверия, а очень небольшие опыты, проведенные по неправильной методике в Северной Швеции (9) и на Аляске (8), не дали сколько-нибудь удовлетворительных материалов.

Экспериментальные работы по приросту лишайников в широких масштабах были организованы только в СССР. Их начало относится к 1926 г. В 1934 г. Б. Н. Городковым, взамен порочных методов зарубежных исследователей (7, 9), был предложен новый метод изучения прироста лишайников (1). Этот метод основывается на закладке многолетних опытов в природе и заключается в нанесении отметок на различной высоте кустистого слоевища лишайника и в периодическом измерении длины отдельных размеченных частей растущего слоевища. Метод отметок обеспечивает достаточную достоверность данных по быстроте прироста лишайников. В силу значительной трудоемкости и необходимости в течение длительного ряда лет вести наблюдения для получения надежных средних величин, метод доступен лишь для опытных станций, где с его помощью может быть изучено небольшое число объектов. Для изучения прироста наиболее важных в кормовом отношении лишайников из рода кладония (*Cladonia*) может быть применена более простая методика, основанная на исследованиях А. С. Салазкина (3), установившего, что кустистый подеций кладоний ветвится один раз в году. Этот факт был подтвержден в последние годы рядом исследователей: К. Н. Игошиной (2), Д. М. Глинка, М. Н. Аврамчиком и др. Открытая закономерность в ходе ветвления подеция дает возможность по количеству боковых ответвлений определить возраст подеция, а по его длине — быстроту прироста. Нами предложено размер среднего годового прироста определять путем деления величины длины живой части подеция, находящегося в предельно-влажном состоянии, на число содержащихся в ней «колен», т. е. расстояний между боковыми ответвлениями подеция. Этот метод позволил за короткое время собрать массовый материал по приросту кустистых лишайников из различных районов Крайнего Севера. Всего нами с помощью ряда специалистов изучено методом отметок более 2000 экз. различных видов и методом морфологического анализа более 25000 экз. трех главнейших видов кладоний: *Cl. alpestris*, *Cl. silvatica* и *Cl. rangiferina*.

В результате этой работы установлено, что в жизни пододея кладоний наблюдается три периода, в каждом из которых прирост различен. Первый период начинается с момента возникновения пододея на первичном слоевище. Пододей, возникнув в виде небольшого рожка, в первый год достигает длины около 0,5 мм. На следующий год он растягивается и дихотомически разветвляется. Одно из разветвлений развивается сильнее и образует главный стволик пододея, другое образует боковую ветвь. Ежегодно ветвление и растяжение пододея повторяется в том же порядке.

Растяжение каждого вновь возникшего колена в первые годы его существования происходит в нарастающем темпе, затем величина растяжения уменьшается, и колено в среднем на 10-й год существования (с колебаниями от 6 до 22 лет) прекращает растягиваться. К этому времени в нем сильно утолщается грибная ткань и почти не остается живых клеток водорослей. Начинается отмирание колена. Прирост пододея в целом является результатом растяжения всех составляющих его колен.

Первый период жизни пододея характеризуется отсутствием отмершего основания пододея, ежегодным удлинением размеров его живой части и увеличением в ней количества колен. Прирост пододея в этот период, в связи с непрерывным увеличением ассимилирующей массы, ежегодно возрастает. Величина линейного прироста пододея на 5-й год существования превышает прирост в первый год его существования в 5—6 раз, на 10-й год — в 10—12 раз. На протяжении первого периода происходит накопление живой массы лишайника, образование кормового запаса. Этот период назван нами периодом накопления прироста или удлинения пододея.

Второй период (период обновления пододея) характеризуется приблизительной стабилизацией размера живой части пододея. В это время величина ежегодного прироста остается на наивысшем уровне, достигнутом к концу первого периода, и составляет около 170% от среднего прироста на протяжении первого периода. Однако живая часть пододея и количество колен в ней не увеличиваются, так как ежегодно снизу отмирает одно колено. В начале второго периода продолжается некоторое увеличение запаса живой массы за счет роста боковых веточек, особенно у более разветвленных видов, но через 2—5 лет и оно прекращается. При отсутствии механических повреждений пододея второй период продолжается многие десятилетия. Некоторые изменения прироста могут происходить в результате образования органов полового размножения. Однако последнее в условиях Крайнего Севера наблюдается очень редко. Вследствие отмирания нижних колен происходит накопление лишайникового торфа и ухудшение условий существования лишайников, в результате чего второй период сменяется третьим — периодом отмирания пододея.

Улучшение условий существования вызывает ускорение прироста. В отдельные годы у пододецев, находящихся во втором периоде жизни, происходит удлинение живой части в результате сохранения в живом состоянии нижних колен, обычно отмирающих в порядке очередности. При ухудшении условий существования живая часть пододея сокращается за счет внеочередного отмирания добавочных колен. Так как размер живой части пододея определяет величину ассимиляции и темп дальнейшего прироста, само регулирование длины живой части является важным приемом приспособления лишайников к режиму питания и определяет возможность успешного их развития в крайних условиях существования растительности.

В результате механических повреждений (чаще всего скусывания оленями) на оставшейся части пододея начинается развитие как бы нового пододея. Скорость его прироста зависит от размеров оставшегося основания. Если в основании сохранилось 1—2 живых колена, то срок восстановления в этом случае бывает равен продолжительности первого

периода жизни, свойственной данному виду в данных условиях существования. При этом отрастание начинается с такой же скоростью, с какой происходит прирост молодого подеция в первый год его существования. Если удаляется лишь верхушка подеция, то отрастание его происходит в более быстром темпе и начинается сразу с величины прироста, свойственной молодому подецию во второй половине периода удлинения подеция. Если удаляется почти полностью вся живая часть подеция, то значительное число растений погибает, а оставшиеся начинают отрастать лишь спустя 2—3 года. Срок восстановления в этом случае превосходит продолжительность первого периода жизни подеция.

Для практических целей важно знать продолжительность первого периода жизни и запас живой массы, создаваемый в результате многолетнего накопления прироста. В среднем продолжительность периода

удлинения подеция составляет у *Cl. alpestris* 12—14 лет, у *Cl. silvatica* 9—11 лет, у *Cl. rangiferina* 8—9 лет. К видам с наименьшей скоростью линейного прироста относятся *Cl. alpestris* и *Cetraria islandica*, с наибольшей скоростью *Cl. rangiferina*, *Cetraria cucullata* и *C. nivalis*. Промежуточное положение занимают *Cl. silvatica*, *Cl. gracilis* и *Stereocaulon paschale*. Если скорость прироста последней группы принять за 100, то у первой она составляет 75—85% и у второй 115—130%.

Наибольший кормовой запас образуют медленно растущие виды, характеризующиеся более длительным периодом накопления прироста. В растительном покрове в силу этого «позднеспелые» виды вытесняют другие виды лишайников и господствуют в старых ягельниках.

Изменения в скорости прироста характеризуют степень благоприятствования условий существования развитию кустистых лишайников. При продвижения на север одновременно с сокращением высоты живой части подеция падает величина ежегодного прироста. Так например, на Печорском севере высота живой части зрелого подеция и средняя скорость ежегодного прироста в первом периоде жизни характеризуются следующими величинами (в предельно-влажном состоянии) (табл. 1).

У вертикального предела распространения растений в Анадырском хребте нами отмечена у *Cl. silvatica* высота живой части подеция 1,2 см, продолжительность периода накопления прироста 7 лет, а ежегодный прирост 1,6 мм. В северной части таежной зоны на Кольском полуострове у *Cl. alpestris* высота часто достигает 8—9 см, продолжительность первого периода жизни 15—20 лет, размер прироста 5 мм в год. В местностях с более теплым и сухим летом величина прироста сокращается ввиду того, что в сухом состоянии лишайник не растет.

Наивысшая кормовая продуктивность лишайниковых пастбищ достигается при использовании лишайников, закончивших первый и вступивших во второй период жизни. Использование «недозревших» лишайников значительно снижает темпы прироста. Использование «перезревших» лишайников связано с потерей части кормового запаса в результате отмирания основания подециев, происходящего во втором периоде.

Регулирование скорости прироста кустистых лишайников является

Таблица 1

Зональная растительность	<i>Cl. alpestris</i>		<i>Cl. silvatica</i>		<i>Cl. rangiferina</i>	
	высота, см	прирост, мм	высота, см	прирост, мм	высота, см	прирост, мм
Арктические тундры . . .	4,1	2,7	3,4	2,5	—	—
Субарктические тундры	4,2	3,3	3,4	3,4	3,1	3,9
Тундровые редколесья	4,2	3,4	4,3	4,1	3,8	3,8
Северные разреженные леса . . . .	6,3	5,0	5,2	4,4	5,4	5,5

необходимым условием преобразования природы Крайнего Севера. Практически оно может быть достигнуто на оленьих пастбищах обширных пространств тундры и северной тайги в результате установления определенных сроков их использования, а также путем соблюдения поверхностного скусывания лишайников в результате создания благоприятных условий выпаса. Свободно пасущиеся олени скусывают только верхушку подеция. Однако в результате слишком скученного выпаса, длительной задержки стада на одном месте или использования слишком заснеженных пастбищ, обычно наблюдается более низкое скусывание ягеля — чаще всего удаляется  $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$  подеция. В силу отмеченных особенностей роста ягеля масса ежегодного прироста при удалении только верхушки составляет 200—220% от прироста, наблюдаемого при отрастании более низко скусанного ягеля.

Ускорение прироста лишайников может быть достигнуто в результате применения определенной системы пастбищного содержания оленей. Эта система должна основываться, во-первых, на правильном подборе сезонных пастбищ с выделением для использования в снежные периоды года пастбищ наиболее доступных, с учетом возрастания трудностей добывания подножных кормов по мере накопления и уплотнения снега; во-вторых, на установлении пастбищеоборота (в зависимости от местных условий с двух-, трех- или четырехлетней ротацией). Кроме этого, для различных пастбищных условий должны быть установлены определенный размер стада и определенная кучность его содержания во время выпаса. Необходимо соблюдать также своевременные сроки перегона оленей с использованных пастбищ на свежие. Все перечисленные условия могут быть осуществлены в настоящее время в укрупненных оленеводческих колхозах и в совхозах. Передовые оленеводческие хозяйства уже переходят на системное использование пастбищ.

Научно-исследовательский институт  
полярного земледелия, животноводства и  
промыслового хозяйства

Поступило  
1 IV 1952

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Б. Н. Городков, Сов. оленеводство, 8 (1936). <sup>2</sup> К. Н. Игошина, Тр. Ин-та полярного земледелия, серия оленеводство, 4 (1939). <sup>3</sup> А. С. Салазкин, Сов. оленеводство, 11 (1937). <sup>4</sup> Г. И. Танфильев, Изв. РГО, 30 (1894). <sup>5</sup> Г. И. Танфильев, Хозяин (1901). <sup>6</sup> G. Krabbe, Entw.-gesch. u. Morphologie Cladonia, 1891. <sup>7</sup> L. I. Palmer, U. S. Depart. of Agriculture, Bull., 1423 (1926). <sup>8</sup> L. I. Palmer and C. H. Rouse, Study of the Alaska Tundra, 1945. <sup>9</sup> T. Tengwall, Svensk Bot. Tidskrift, 22 (1928).