

СТАТЬЯ

УДК 574.2: 582.29 (571.63)

**СТРУКТУРА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В СООБЩЕСТВАХ ЛИШАЙНИКОВ
НА ДРЕВЕСНОМ И КАМЕНИСТОМ СУБСТРАТАХ****Родникова И.М.***ФГБУН «Тихоокеанский институт географии ДВО РАН», Владивосток,
e-mail: rodnikova_ilona@mail.ru*

Состав жизненных форм лишайников напрямую зависит от влияния факторов среды. В настоящем исследовании проведён сравнительный анализ структуры жизненных форм лишайников, обитающих на скальном и древесном субстратах, для выявления влияния параметров среды и субстратных особенностей на морфологические характеристики лишайников. Исследования были выполнены в 2015–2018 гг. на островах и побережье Приморского края. Район расположен в зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов и характеризуется муссонным климатом. Сообщества лишайников были изучены на коре деревьев и на скалах в лесных сообществах, а также на приморских скалах. Определено 198 видов лишайников, относящихся к 17 группам жизненных форм. Наибольшее количество видов было выявлено на приморских скалах, наименьшее на скалах в лесу. Максимальное количество жизненных форм обнаружено на приморских скалах – 15, на коре и скалах в лесу по 12. Высокое разнообразие жизненных форм отражает разнообразие экологических условий. На скалах в лесу лишайники развиваются в разнообразных микроусловиях: обнажённые скалы, мхи и почва поверх скал. Различия между субстратами проявляются в присутствии ареолированных, умбиликатно-листных и шило-сцифовидных жизненных форм на каменистом субстрате и в отсутствие их на коре деревьев, но в то же время структура морфотипов на коре и скалах в лесу имеет и сходные черты: около 60% составляют узколопастные и зернисто-бородавчатые жизненные формы, а на приморских скалах эти группы составляют около 40%. Структура жизненных форм лишайников формируется одновременно в результате действия как климатических факторов местообитания (влажность, доступность света), так и особенностей субстрата, на котором развиваются виды. В структуре морфотипов лишайников на скалах в лесу прослеживается сходство с лишайниками приморских скал и в то же время с сообществами на коре деревьев в лесу.

Ключевые слова: лишайники, хвойно-широколиственные леса, морфологическая адаптация, юг Дальнего Востока России

**GROWTH FORM STRUCTURE IN LICHEN COMMUNITIES
ON BARK AND ROCK OUTCROPS****Rodnikova I.M.***Pacific geographical institute FEB RAS, Vladivostok, e-mail: rodnikova_ilona@mail.ru*

Variation in growth forms of lichens directly depends on environmental conditions. In order to identify interactions of environment parameters and substrate patterns on morphological traits of lichen assemblages the comparative analysis of the growth form structure of lichens growing on tree bark and rock outcrops was performed. The study was carried out in 2015–2018 on islands of Primorsky Krai. The study area is located in a mixed coniferous broad-leaved forest zone and characterized by a monsoon climate. Lichen communities were studied on the tree bark and rock outcrops in forests and on coastal rocks. We found 198 lichen species, they were classified into 17 growth forms. The highest taxonomic diversity was revealed in coastal rock communities, the lowest taxonomic diversity – in forest rock communities. The highest number of growth forms was recorded on coastal rocks – 15, tree bark and rocks in forests included 12 groups of growth forms each. A high variety of growth forms reflects high environmental variety. Rock outcrops in forests provide different environmental conditions for lichens: they can grow on bare rock, on moss, and primary soil above the rock. The differences between the substrates are shown in the presence of areolated, umbilicate-foliose and awl-scyphoid growth forms on both rock types, and their absence on tree bark, but both tree bark and rock communities in forests have some common traits: narrow-lobed, and crustose granular verrucose make up about 60% in bark and rock communities in forests, and about 40% in coastal rock communities. The structure of lichen growth forms are shaped, on the one hand, by climatic parameters of the habitat (humidity, light availability), and, on the other hand, by substrate characteristics. The structure of growth forms of forest rocks has patterns of coastal rock communities and of forest tree bark communities.

Keywords: lichens, coniferous broad-leaved forests, morphological adaptation, the south of the Russian Far East

Морфологические особенности организмов обусловлены адаптацией к определённым условиям среды. В сообществах лишайников морфотипы играют важную роль, так как эти организмы очень чувствительны к факторам среды и их изменениям. Поскольку морфологические особенности

напрямую определяются факторами среды, они имеют большой потенциал для сравнительных исследований разных экосистем и даже регионов [1; 2]. К настоящему времени проведены исследования, касающиеся взаимосвязи жизненных форм эпифитных лишайников и изменения параметров сре-

ды, таких как условия влажности и доступность света, структура лесных сообществ, влияние деятельности человека [3–5], а также жизненных форм других субстратных групп и некоторых параметров среды [6; 7]. В то же время многие вопросы взаимодействия морфологических особенностей лишайников и среды их обитания остаются мало изученными. В литературе имеется очень мало сравнительных данных о структуре жизненных форм лишайников на разных субстратах. Цель настоящего исследования – провести сравнительный анализ структуры жизненных форм лишайников, обитающих на скальном и древесном субстратах для выявления влияния параметров среды и субстратных особенностей.

Материалы и методы исследования

Исследования были проведены в 2015–2018 гг. на островах и побережье Приморского края, который находится на юге Российского Дальнего Востока. Для этой территории характерен муссонный климат. Среднегодовое количество осадков составляет 800 мм, большая часть выпадает в летний период. Частые туманы способствуют повышенной влажности воздуха. Среднегодовая температура составляет 4 °С [8]. На островах распространены хвойно-широколиственные и широколиственные леса.

В основе классификации жизненных форм была использована система, разработанная Н.С. Голубковой на основе морфоло-

гического строения слоевища [9], при этом был внесен ряд дополнений, учитывающих современные методы классификации жизненных форм [2; 4]. Крупная группа узколопастных видов была разделена на группы в зависимости от окраски (связана с адаптацией к воздействию солнечного света) и способности к водопоглощению. В настоящем исследовании выделено 17 жизненных форм (таблица).

Для выявления закономерностей распределения жизненных форм на скальном и древесном субстратах были исследованы сообщества лишайников на коре деревьев и на скалах в лесных сообществах, а также сообщества лишайников на приморских скалах. Сообщества в лесу находятся в условиях повышенной влажности и средней степени затенения. Лишайники на выходах скал развиваются на обнажённом скальном субстрате, мхах и слабо развитой почве поверх скал. На приморских скалах создаются более разнообразные условия: открытые скальные поверхности подвергаются сильному иссушению в солнечную погоду, у подножья скал и в расщелинах условия довольно влажные, с наносами почвы и мхами. Было заложено 132 временных пробных участка размером 20×20 м. Видовой состав лишайников учитывался на площадках 20×20 см на коре деревьев и скалах. Образцы лишайников хранятся в гербарии Тихоокеанского института географии ДВО РАН (VGEO).

Список жизненных форм изученных лишайников (с примерами)

Жизненная форма	Пример вида
Накипные зернисто-бородавчатые	<i>Ochrolechia trochophora</i> (Vain.) Oshio
Накипные плотнокорковые	<i>Caloplaca cerina</i> (Ehrh. ex Hedw.) Th.Fr.
Накипные лепрозные	<i>Chrisothrix candelaris</i> (L.) J.R. Laundon
Ареолированные	<i>Aspicilia caesiocinerea</i> (Nyl. ex Malbr.) Arnold
Диморфные радиальные	<i>Varicellaria velata</i> (Turner) Schmitt et Lumbsch
Диморфные розеточные	<i>Dimelaena oreina</i> (Ach.) Norman
Чешуйчатые	<i>Rinodina xanthophaea</i> (Nyl.) Zahlbr.
Умбиликатно-листовые	<i>Dermatocarpon miniatum</i> (L.) W. Mann
Вздутолопастные неризоидальные	<i>Menegazzia terebrata</i> (Hoffm.) A.Massal.
Узколопастные ризоидальные	<i>Myelochroa aurulenta</i> (Tuck.) Elix et Hale
Узколопастные ризоидальные желтоокрашенные	<i>Candelaria concolor</i> (Dicks.) Stein
Узколопастные ризоидальные желатинозные	<i>Leptogium saturninum</i> (Dicks.) Nyl.
Узколопастные ризоидальные тёмноокрашенные	<i>Melanelixia huei</i> (Asahina) O.Blanco et al.
Широколопастные	<i>Lobaria spathulata</i> Yoshim.
Кустистые плосколопастные	<i>Ramalina roesleri</i> (Hochst. ex Schaer.) Hue
Кустистые радиальнолопастные	<i>Usnea rubicunda</i> Stirt.
Шило-сцифовидные	<i>Cladonia cariosa</i> (Ach.) Spreng.

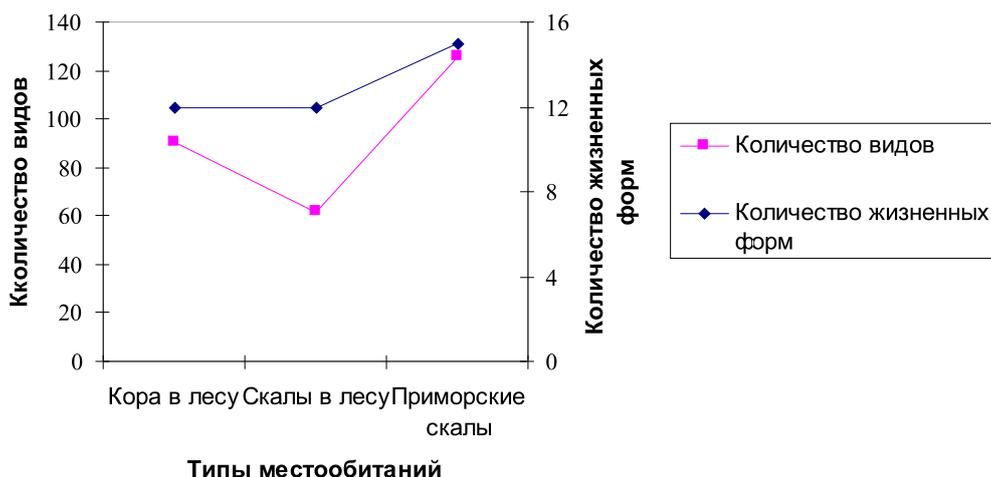


Рис. 1. Соотношение количества видов и количества жизненных форм лишайников в разных типах местообитаний

Результаты исследования и их обсуждение

В результате исследования было выявлено 198 видов лишайников, которые относятся к 17 группам жизненных форм. По количеству видов рассматриваемые типы местообитаний распределяются следующим образом: приморские скалы насчитывают 126 видов, кора деревьев в лесу – 90 видов, скалы в лесу – 62 вида. Наибольшее разнообразие жизненных форм зафиксировано на приморских скалах – 15, на коре и скалах в лесах отмечено по 12 групп жизненных форм. Высокое разнообразие жизненных форм отражает разнообразие экологических условий в изученных местообитаниях (рис. 1).

Снижение таксономического разнообразия на скальном субстрате в лесу, скорее всего, связано с меньшей площадью скал по сравнению с корой деревьев в лесу. В то же время меньшее видовое разнообразие компенсируется большим относительным разнообразием морфотипов. Скальные выходы в лесу предоставляют разнообразные микроэкоотопы для заселения лишайников: от обнаженной скальной поверхности, на которой развиваются типичные эпилитные виды, такие как *Porpidia albocaerulescens* (Wulfen) Hertel & Knoph, *Xanthoparmelia conspersa* (Ehrh. ex Ach.) Hale, мхи поверх скал, заселённые эпибриофитами *Pertusaria muscicola* Gorbach, мелкозём в трещинах скал с эпигейными видами *Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Sprengel, *Cladonia ramulosa* (With.) J.R. Laundon. Кроме того, на скалах под кронами деревьев встречаются виды, характерные для сообществ на коре деревьев *Coccocarpia*

palmicola (Sprengel) Arv. & D.J. Galloway, *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *Heterodermia hypoleuca* (Muhl.) Trevisan. Разнообразие микроусловий способствует поддержанию разнообразия жизненных форм.

Среди жизненных форм лишайников во всех местообитаниях преобладают узколистовые (рис. 2). Это эвритопные виды с широкой экологической амплитудой, которые могут выдерживать даже высокую степень антропогенной нагрузки [2; 3; 9]. На коре и скалах в лесу эти виды составляют почти 50% от всех жизненных форм, в то время как на приморских скалах их доля составляет только 31%. Второй по размеру группой на скалах и коре в лесу является группа зернисто-бородавчатых видов – эти виды также являются эвритопными, приспособленными к широкому диапазону влажности [9]. На приморских скалах второе место занимает ареолированная жизненная форма, которая является исключительно ксеротической [9]. Эти виды поселяются на обнаженной поверхности скал на открытых участках, которые сильно высыхают в солнечную погоду. Третьей по величине группой на коре в лесу являются плотнокорковые, которые также можно отнести к эвритопным видам [9]. На скалах в лесу это место принадлежит ксерофитной ареолированной жизненной форме. На приморских скалах на третьем месте находятся накипные зернисто-бородавчатые и плотнокорковые эвритопные жизненные формы. На четвертом месте на коре деревьев в лесу находятся кустистые плоскостовые, являющиеся обитателями влажных местообитаний [2; 9]. На скалах в лесу на этом месте располагаются мезофитные морфотипы: желатинозные,

широколопастные и шило-сцифовидные, а на приморских скалах – мезофитные кустистые плосколопастные и две ксерофитные группы: чешуйчатые и диморфные розеточные. Остальные группы жизненных форм составляют менее 5% каждая, но среди них также наблюдается разница в отношении к факторам среды. На коре деревьев это мезоморфные группы: кустистые радиальнолопастные, широколопастные, вздутолопастные, лепрозные, а также предпочитающие ксероморфные местообитания – чешуйчатые и диморфные радиальные. Кроме них, здесь развиваются лопастные тёмноокрашенные и лопастные жёлтоокрашенные, приспособленные выдерживать высокую инсоляцию. На скалах в лесу это мезоморфные – лепрозные и вздуто-лопастные, эвритопные плотнокорковые, ксероморфные умбиликатно-лиственные и желтоокрашенные. На приморских скалах меньшинство составляют мезоморфные шило-сцифовидные, желатинозные, вздуто-лопастные и лепрозные, ксероморфные умбиликатно-лиственные и диморфные радиальные, а также виды открытых инсолированных местообитаний – жёлтоокрашенные и тёмноокрашенные.

Различия между субстратами проявляются в присутствии ареолированных, умбиликатно-лиственных и шило-сцифовидных жизненных форм на каменистом субстрате и в отсутствие их на коре деревьев, но в то же время структура жизненных форм на коре и скалах в лесу имеет и сходные черты: около 60% составляют узколопастные и зернисто-бородавчатые жизненные формы, тогда как на приморских скалах эти группы составляют около 40%.

Анализ распределения жизненных форм по отношению к фактору увлажнения в рассматриваемых типах местообитаний выявил снижение доли эвритопных видов, наиболее устойчивых к колебанию влажности местообитания, в ряду: кора деревьев в лесу → скалы в лесу → приморские скалы, и в то же время увеличение доли видов, предпочитающих сухие экотопы в этом же ряду (рис. 3). Доля мезофитных видов, наиболее требовательных к условиям увлажнения, немного снижается на приморских скалах (рис. 3). Условия влажности на скалах под кронами деревьев более стабильны, чем на приморских скалах, что и создаёт благоприятные условия для развития морфотипов, которые не приспособлены к засушливым условиям.

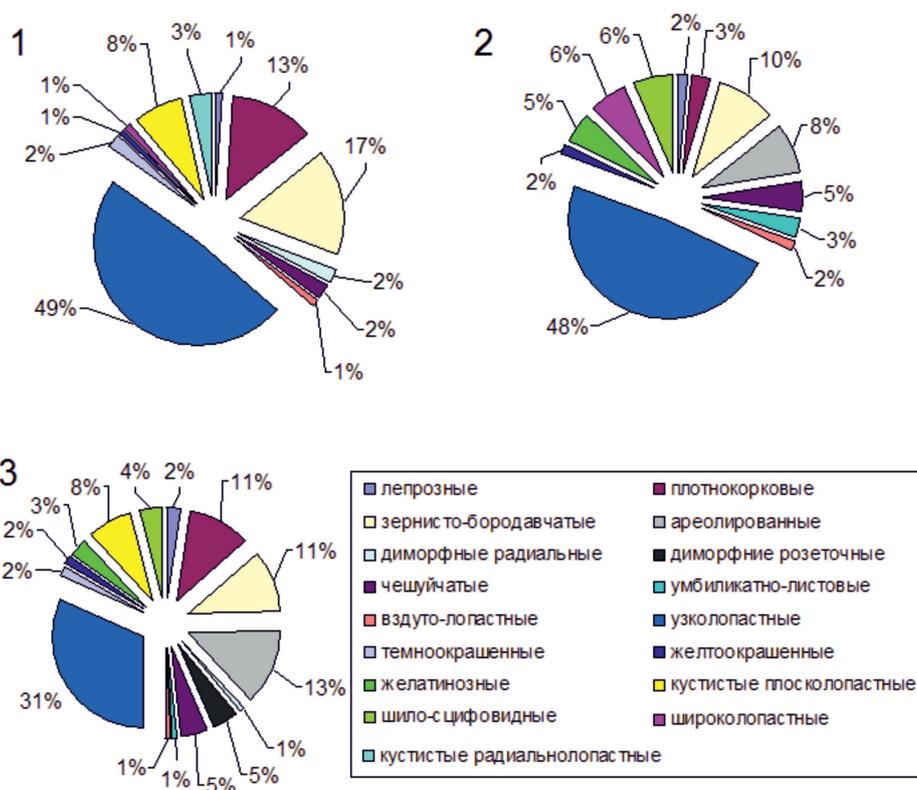


Рис. 2. Соотношение жизненных форм лишайников на коре деревьев в лесных сообществах (1), на скалах в лесных сообществах (2) и на приморских скалах (3)

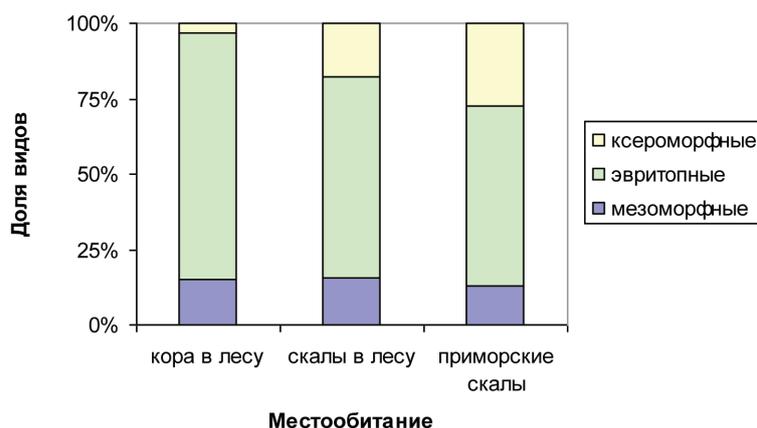


Рис. 3. Распределение жизненных форм с разными требованиями по отношению к фактору увлажнения в разных типах местообитаний

Приморские скалы находятся в условиях большого диапазона колебания влажности: открытые участки в солнечную погоду подвергаются сильному высушиванию. Более благоприятные условия для видов, предпочитающих влажные условия, складываются в расщелинах и у подножья скал. В результате этого структура жизненных форм лишайников на скалах в лесу представляет собой промежуточный вариант между структурой на коре деревьев и на приморских скалах.

Закключение

Результаты настоящего исследования показывают, что структура и спектр жизненных форм лишайников формируется одновременно в результате действия как климатических факторов местообитания (влажность, доступность света), так и особенностей субстрата, на котором развиваются виды. В структуре морфотипов лишайников на скалах в лесу прослеживается сходство с лишайниками приморских скал и в то же время сообществ на коре деревьев в лесу. Более разнообразные условия среды способствуют большому разнообразию жизненных форм. Высокое разнообразие жизненных форм может в некоторой степени компенсировать снижение таксономического разнообразия и способствовать устойчивому функционированию сообщества.

Список литературы

1. Giordani P., Brunialti G., Bacaro G., Nascimbene J. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological indicators*. 2012. vol. 18. P. 413–420. DOI: 10.1016/j.ecolind.2011.12.006.
2. Koch N.M., Matos P., Branquinho C., Pinho P., Lucheta F., de Azevedo Martins S.M., Vargas V.M.F. Selecting lichen functional traits as ecological indicators of the effects of urban environment. *Science of total environment*. 2019. vol. 654. P. 705–713. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.11.107.
3. Ellis C.J., Coppins B.J. Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession. *Journal of biogeography*. 2006. vol. 33. P. 1643–1656. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2006.01522.x.
4. Aragón G., Martínez I., Hurtado P., Benítez Á., Rodríguez C., Prieto M. Using growth forms to predict epiphytic lichen abundance in a wide variety of forest types. *Diversity*. 2019. vol. 11. no. 4. P. 51. DOI: 10.3390/d11040051.
5. Криворотов С.Б., Манилова О.Ю. Жизненные формы и географическое распространение лишайников урбоэкосистемы г. Тимашевска Краснодарского края // *Вестник НВГУ*. 2020. № 1. С. 10–14.
6. Giordani P., Rizzi G., Caselli A., Modenesi P., Malaspina P., Mariotti M.G. Fire affects the functional diversity of epilithic lichen communities. *Fungal Ecology*. 2016. vol. 20. P. 49–55. DOI: 10.1016/j.funeco.2015.11.005.
7. Родникова И.М. Влияние природных условий на морфологические, экологические и географические особенности лишайников в приморских местообитаниях // *Экология*. 2012. № 2. С. 92–95.
8. Физическая география Приморского края: учебное пособие / Отв. ред. Г.В. Свиных. Владивосток: Изд-во Дальневосточного университета, 1990. 208 с.
9. Голубкова Н.С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 247 с.