

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВОЗРАСТНО-ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ЛИШАЙНИКА *PSEUDEVERNIA FURFURACEA* (L.) ZOPF В УСЛОВИЯХ ВЕРХОВОГО БОЛОТА

А.А.Теплых

Проводилось изучение распределения по стволу и возрастно-виталитетного состава слоевищ *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в условиях верхового болота. Распределения слоевищ во всех типах леса различаются по высотам и экспозициям ствола. В сосняке черничном максимум частоты слоевищ наблюдается на высоте 1-1,5 м, в сосняке кустарничково-сфагновом на высоте – 2,5-3 м, для березняка характерно увеличение числа слоевищ с возрастанием высоты до 3,5 м. В сосняке черничном наибольшая частота слоевищ на всех высотах ствола приходится на западную сторону ствола, в сосняке кустарничково-сфагновом – на северную, в березняке – на восточную. Особенности распределения слоевищ по высоте ствола и по экспозициям в разных местообитаниях определяются, по-видимому, разными локальными уровнями освещенности и особенностями строения коры.

Возрастная структура *P. furfuracea* в разных типах леса различается, для виталитетного спектра данная зависимость не выявлена. На всех участках максимум приходится на  $v_2$  возрастную группу. В виталитетном распределении максимум приходится на нормальную жизненность во всех онтогенетических состояниях на всех участках, кроме  $g_1$  возрастной группы в сосняке черничном и березняке, где несколько преобладает низкая жизненность. Размеры слоевищ во всех типах леса различаются: выше в березняке ( $7 \text{ см}^2$ ) по сравнению с сосняком сфагновым ( $5,1 \text{ см}^2$ ) и сосняком черничным ( $4,6 \text{ см}^2$ ).

Целью работы является изучение особенностей распространения слоевищ *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf по стволу сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) в разных типах леса и характеристика их возрастно-виталитетного спектра.

*Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf – листовато-кустистый лишайник. Слоевище 10-15 см длиной, в виде восходящих или повисающих кустиков, прикрепляется к субстрату псевдогомфом и редкими ризоидами, образующимися на нижней стороне молодых лопастей. Лопасты шириной 3-5 мм, дихотомически разветвленные, дорзовентральные. Верхняя сторона пепельно-серая, серая или темно-серая, покрыта такого же цвета изидиями. Нижняя сторона складчатая, темная, на концах розовая, ближе к основанию серо-фиолетовая, у самого основания черная [7]. *P. furfuracea* – бореальный вид, мезофит [13], редкий для европейского севера России, но широко распространенный в западных регионах, в

таежной зоне и горных лесах. Общее распространение *P. furfuracea* – Европа, Кавказ, Азия, северная часть Африки, Северная Америка. Встречается чаще на хвойных, реже на лиственных видах деревьев, иногда на обработанной древесине, на пнях [7].

### Материал и методы исследования



Рис. 1. Схема верхового болота.

Исследования проводились в 2005-2006 гг. на верховом болоте площадью 6,9 га в кв. 17 Старожильского лесничества Республики Марий Эл. Через болото был заложен профиль длиной 236 м, проходящий с востока на запад через сосняк черничный (возраст деревьев 70-80 лет, высота 26 м, полнота 0,7), сосняк кустарничково-сфагновый (возраст деревьев 130 лет, высота 15 м, полнота 0,5) и березняк осоково-белокрыльниково-сфагновый (высота деревьев 15-21 м, полнота древостоя 0,7) (рис. 1.). В разновозрастном березняке возраст деревьев изменяется в диапазоне 28-107 лет,

наибольшее число деревьев (25%) имеет возраст 50-60 лет.

В сосняке черничном и березняке на учетных площадках (20×20 м) обследованы все деревья сосны обыкновенной и березы пушистой, в сосняке кустарничково-сфагновом – деревья сосны на пробных площадках 10×20 м, заложенных через каждые 20 м. С учетом экспозиции, на разных высотах ствола: 0-0,5 м, 0,5-1 м, ..., 3,5-4 м подсчитывали число особей *P. furfuracea* в разных онтогенетических состояниях [11]: виргинильном ( $v_1$ ,  $v_2$ ), молодом генеративном ( $g_1$ ), средневозрастном генеративном ( $g_2$ ), старом генеративном ( $g_3$ ), субсенильном (ss), сенильном (s), учитывая жизненность особей. Для онтогенетических состояний  $v_1$  –  $g_2$  разработана 3-х бальная, для  $g_3$  состояния – 2-х бальная шкалы жизненности. Получены данные для 20 деревьев сосны в сосняке черничном (702 слоевищ), для 62 деревьев сосны в сосняке кустарничково-сфагновом (906 слоевищ), для 20 деревьев березы в березняке (399 слоевищ).

Для измерения освещенности стволов деревьев на каждом участке было выбрано по 10 деревьев сосны или березы, соответственно. На высоте 1,3 м в маркированных точках ствола на 4 экспозициях 4 раза в течение суток (в 9, 12, 15 и 18 часов) проводили измерение освещенности с помощью люксметра Ю-116. В каждой точке ствола в каждый момент времени измерения проводили троекратно. 14-го июня облачность в течение дня увеличивалась от 1-2 до 4 баллов, 15-го июня от 1 до 7-8 баллов, 23 сентября 8-10 баллов, 14 октября 9-10 баллов. Балловые оценки облачности использованы по работе В.А. Алексеева [1].

Статистические методы – однофакторный и трехфакторный дисперсионный анализ [14]. Использовалась компьютерная программа «Statistica».

### Результаты и обсуждение

Уровень освещенности 14 и 15 июня не различается ( $P=0,99$ ), в то время как 23 сентября и 14 октября различается между собой ( $P<10^{-15}$ ) и с уровнем освещенности 14 и 15 июня ( $P<10^{-15}$ ) (рис. 2). Во все дни наблюдений уровень освещенности деревьев значительно выше в сосняке кустарничково-сфагновом.

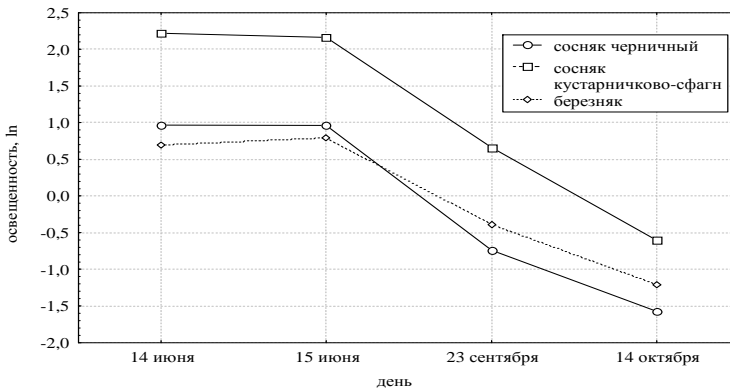


Рис. 2. Освещенность в разные дни на разных участках верхового болота.

Различия в уровне освещенности в сосняке черничном и березняке статистически не значимы ( $P=0,38$ ), но отличаются от освещенности в сосняке кустарничково-сфагновом ( $P<10^{-15}$ ). Некоторое увеличение освещенности в березняке относительно сосняка черничного 23 сентября

и 14 октября, очевидно, связано с листопадом, в результате которого освещенность стволов березы увеличилась.

Уровень освещенность в березняке и сосняке черничном низкий при очень узких 95% доверительных интервалах медиан. В сосняке кустарничково-сфагновом уровень освещенности заметно выше при очень широких доверительных интервалах медианы; здесь явно выражена и суточная динамика освещенности; статистически значимыми оказываются факторы дерево (т.е. его положение в древостое), день, время суток и экспозиция, значимы все взаимодействия [3] (рис. 3-5).

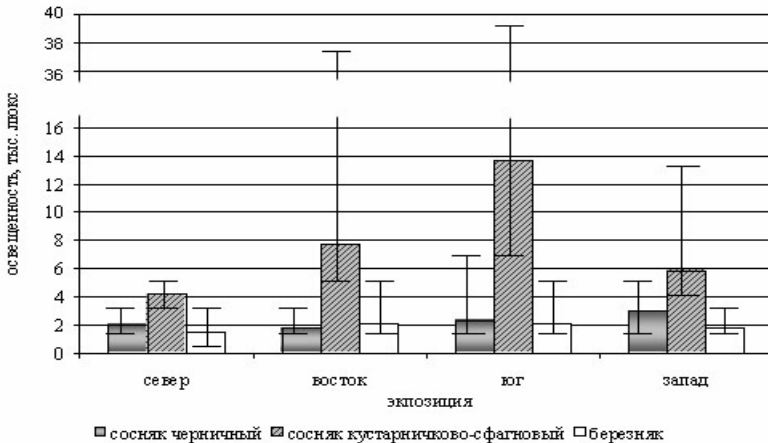


Рис. 3. Уровень освещенность деревьев 14-15 июня на разных участках верхового болота. Показаны значения медиан и их 95% доверительные интервалы.

Число слоевищ на дереве в разных типах леса различается ( $P=0,02$ ). Число слоевищ заметно выше в сосняке черничном (медиана 28,5 слоевищ) по сравнению с сосняком кустарничково-сфагновым (6,5 слоевищ) и березняком (4 слоевища) (рис. 6).

На всех участках на большинстве деревьев было обнаружено не более 5 слоевищ (табл. 1), в сосняке кустарничково-сфагновом у 24% деревьев не было обнаружено слоевищ *P. furfuracea*, в березняке – 40%, в сосняке черничном – 5%.

**Распределение слоевищ по стволу.** Как показал трехфакторный дисперсионный анализ, распределения слоевищ во всех типах леса различаются по высотам ( $P=0,1 \times 10^{-3}$ – $3,2 \times 10^{-6}$ ) и экспозициям ствола ( $P=0,02$ – $0,03$ ), также высоко статистически значимым оказывается фактор дерева и все взаимодействия.

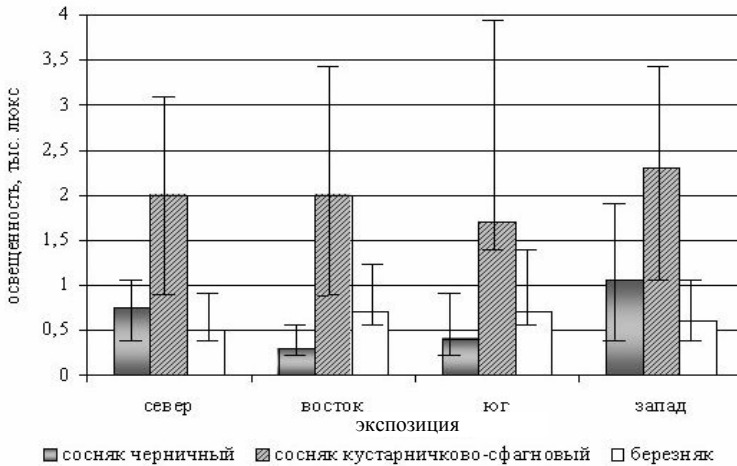


Рис. 4. Уровень освещенность деревьев 23 сентября на разных участках верхового болота. Показаны значения медиан и их 95% доверительные интервалы.

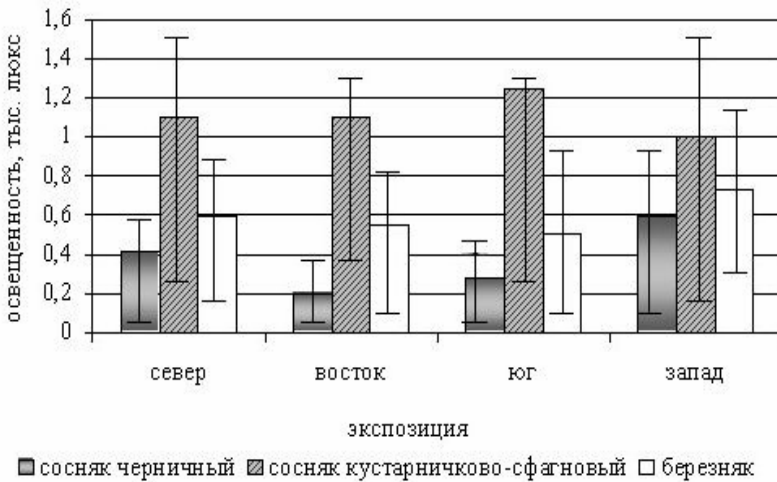


Рис. 5. Уровень освещенность деревьев 14 октября на разных участках верхового болота. Показаны значения медиан и их 95% доверительные интервалы.

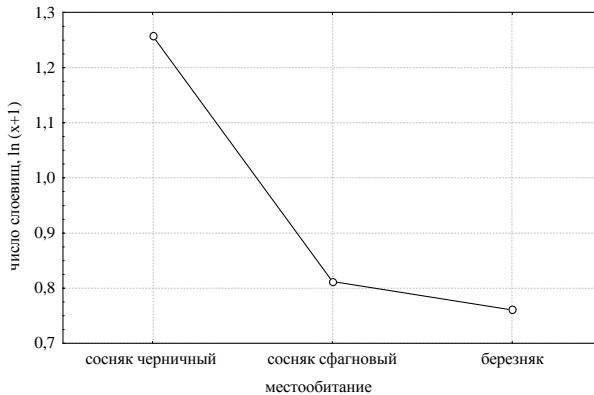


Рис. 6. Число слоевищ *P. furfuracea* на дереве в разных типах леса.

Таблица 1

**Распределение деревьев по числу слоевищ на разных участках верхового болота (%)**

Число слоевищ	Сосняк черничный	Сосняк кустарничково-сфагновый	Березняк
0-5	35	46,7	55
5-10	5	14,5	5
10-20	0	12,9	20
20-50	35	19,4	0
50-100	20	4,8	15
100-150	0	1,6	5
150-200	5	0	0
Всего слоевищ	702	906	399

Слоевища на всех исследуемых участках не обнаружены на высоте 0-0,5 м. Возможно, это связано как с постоянной высокой влажностью приземного слоя воздуха, так и незначительной освещенностью (около 400-600 люкс, что составляет 20-25% от освещенности на открытой поляне, измеренной в полдень в солнечную погоду), а также с длительным нахождением нижней части ствола под снегом [12].

В сосняке черничном наблюдается максимум частоты слоевищ на высоте 1-1,5 м с последующим систематическим падением (рис. 7). В сосняке кустарничково-сфагновом, как можно видеть на рис. 8, после систематического увеличения частоты слоевищ при поднятии по стволу и достижения максимума на высоте 2,5-3 м наблюдается резкое падение на двух следующих высотах. Для березняка (рис. 9) характерен монотонный рост числа слоевищ при увеличении высоты до 3,5 м.

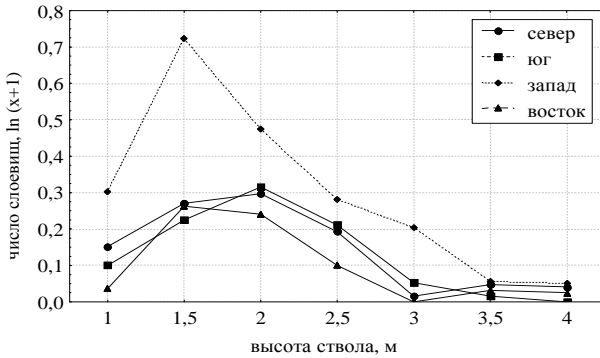


Рис. 7. Распределение слоевищ *P. furfuracea* на разных высотах при различной экспозиции в сосняке черничном.

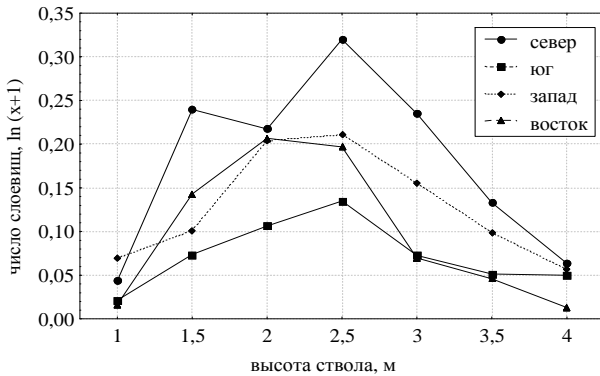


Рис. 8. Распределение слоевищ *P. furfuracea* на разных высотах при различной экспозиции в сосняке кустарничково-сфагновом.

В трех местообитаниях различаются и частоты слоевищ по экспозициям. В сосняке черничном наибольшая частота слоевищ на всех высотах ствола находится на западной стороне ствола, в сосняке кустарничково-сфагновом – на северной, в березняке – на восточной.

Особенности распределения слоевищ по высоте ствола и по экспозициям в разных местообитаниях определяются, по-видимому, разными локальными уровнями освещенности и особенностями строения коры. Несомненно, *P. furfuracea* является светолюбивым видом [15]. Структура коры сосны изменяется с увеличением высоты от груботрещиноватой до

тонкой чешуйчатой; чешуйчатая кора постоянно обновляется, и это затрудняет закрепление и развитие на ней зачатков слоевищ [5, 9, 10]. На стволе берез слоевища лишайников поселяются по трещинам и в местах разрыва коры [6], поэтому поднятие слоевищ по стволу в березняке значительно выше. Смещение максимальной частоты слоевищ с южной экспозиции на западную в сосняке черничном и на восточную в березняке обусловлено, по-видимому, лучшей освещённостью стволов именно при этих экспозициях в данных конкретных условиях местообитаний (рис. 7-9). По данным Е.С. Ключниковой с соавторами [4], стволы деревьев, растущих у кромки леса, сплошь покрыты лишайниками с освещенной и более подверженной заносу диапор стороны.

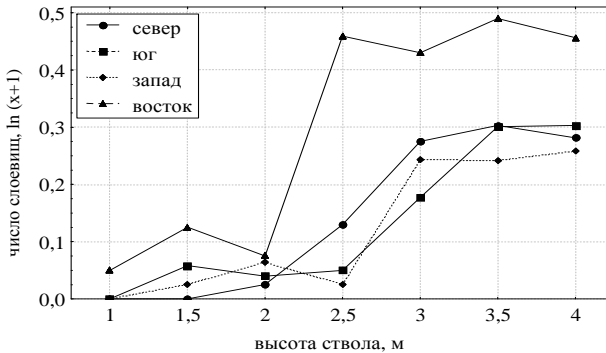


Рис. 9. Распределение слоевищ *P. furfuracea* на разных высотах при различной экспозиции в березняке.

Смещение максимальной частоты слоевищ в сосняке кустарничково-сфагновом на северную экспозицию связано, возможно, с избыточной освещенностью, которая может отрицательно влиять на физиологическое состояние лишайников [8].

*Возрастной состав слоевищ *P. furfuracea** в разных типах леса различается ( $P=0,01$ ), для виталитетного состава данная зависимость не выявлена ( $P=0,1$ ).

На всех участках верхового болота максимум приходится на  $v_2$  возрастную группу (рис. 10-12 А), старые генеративные, субсенильные и сенильные особи встречаются редко (менее 1,5%) и поэтому в анализе не учитывались. В виталитетном распределении максимум приходится на нормальную жизненность  $v_2$  возрастной группы, причем нормальная жизненность лидирует во всех возрастных состояниях на всех участках, кроме сосняка черничного и березняка, где в  $g_1$  возрастной группе незначительно преобладает низкая жизненность (рис. 10-12 Б). Редкую



встречаемость старых генеративных, субсенильных и сенильных особей можно объяснить их высоким опадом во время снегопадов и оттепелей в зимний и весенний периоды.

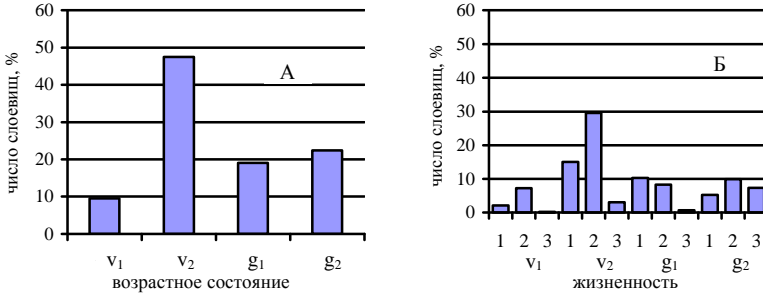


Рис. 10. Возрастно-виталитетный состав популяции *P. furfuracea* в сосняке черничном.

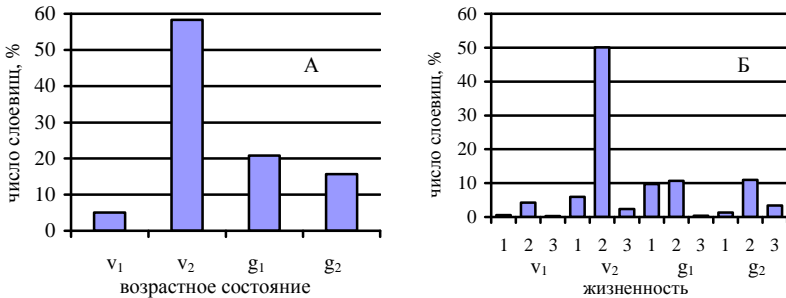


Рис. 11. Возрастно-виталитетный состав популяции *P. furfuracea* в сосняке кустарничково-сфагновом.

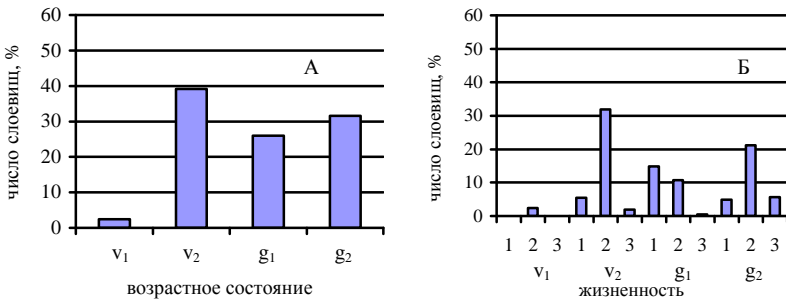


Рис. 12. Возрастно-виталитетный состав популяции *P. furfuracea* в березняке.

В связи с особенностями распределения слоевищ и освещенности стволов деревьев на разных участках болота возникает вопрос о возрастно-виталитетном составе на разных высотах и экспозициях ствола. Распределения возрастных состояний на разных высотах ствола различаются в сосняке кустарничково-сфагновом ( $P=0,03$ ) и березняке ( $P=0,01$ ) (рис. 13, 14).

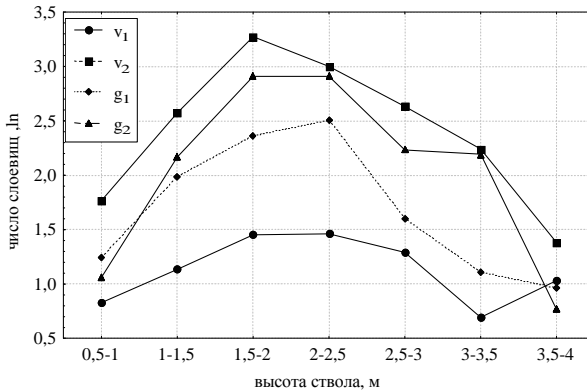


Рис. 13. Распределение возрастных состояний на разных высотах ствола в сосняке кустарничково-сфагновом.

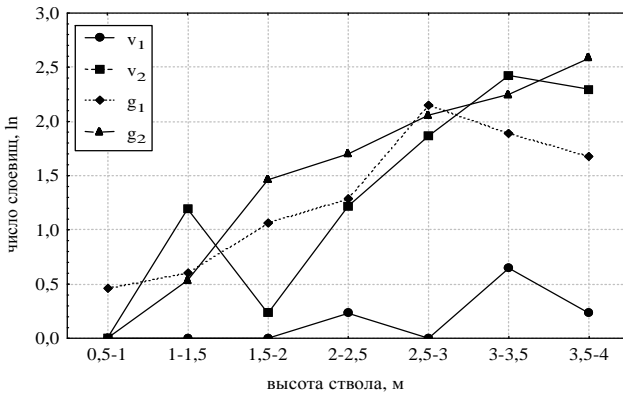


Рис. 14. Распределение возрастных состояний на разных высотах ствола в березняке.

Распределения виталитетного состава на разных высотах ствола различаются на всех участках: в сосняке черничном ( $P=0,02$ ), в сосняке кустарничково-сфагновом ( $P=0,0003$ ) и березняке ( $P=8,6 \times 10^{-6}$ ). Как видно из рисунков 15-17, в сосняке кустарничково-сфагновом и березняке на высоте до 1,5 м максимум приходится на низкую жизненность слоевищ, на всех участках с увеличением высоты ствола доля слоевищ с низкой жизненностью уменьшается, особенно четко это прослеживается в сосняке черничном, где на высоте ствола от 3 до 4 м слоевища с низкой жизненностью встречаются единично. Несмотря на различия освещенности стволов на разных экспозициях, значимых различий возрастно-виталитетного состава выявлено не было.

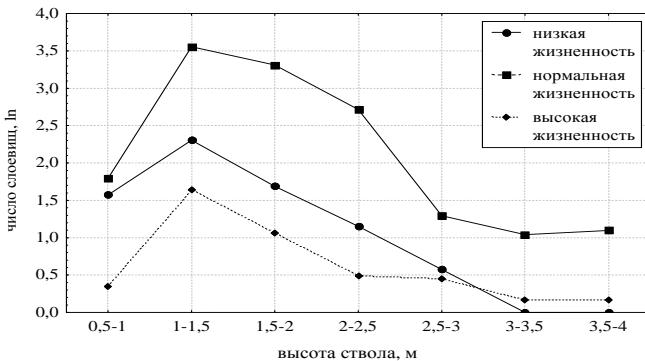


Рис. 15. Распределение виталитетного состава слоевищ *P. furfuracea* на разных высотах ствола в сосняке черничном.

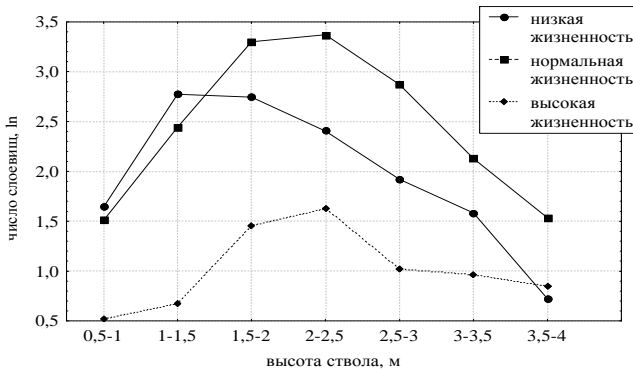


Рис. 16. Распределение виталитетного состава слоевищ *P. furfuracea* на разных высотах ствола в сосняке кустарничково-сфагновом.

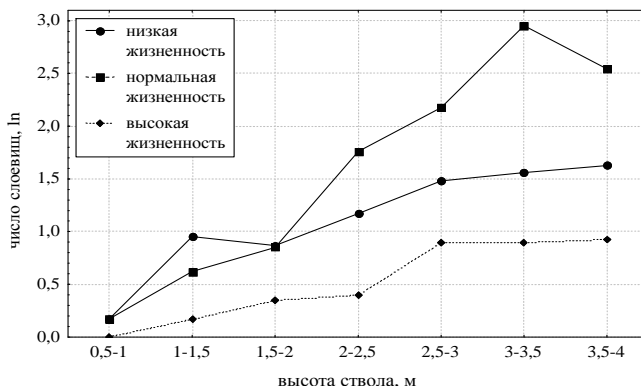


Рис. 17. Распределение виталитетного состава слоевищ *P. furfuracea* на разных высотах ствола в березняке.

Размеры слоевищ во всех типах леса различаются ( $P=9,7 \times 10^{-14}$ ) (рис. 18). Размеры слоевищ выше в березняке (медиана  $7 \text{ см}^2$ ) по сравнению с сосняком сфагновым ( $5,1 \text{ см}^2$ ) и черничным ( $4,6 \text{ см}^2$ ).

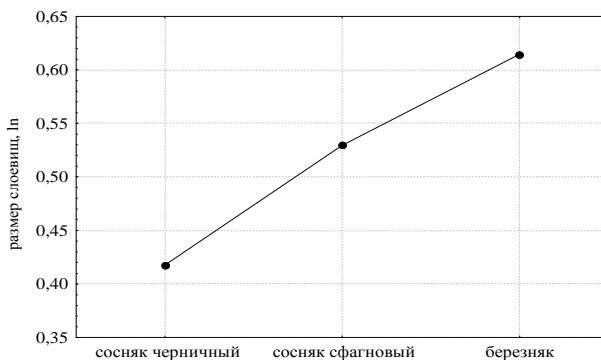


Рис. 18. Размеры слоевищ *P. furfuracea* в разных типах леса.

На всех участках верхового болота на разных деревьях размеры слоевищ различаются (сосняк черничный  $P=1,9 \times 10^{-9}$ , сосняк кустарничково-сфагновый  $P=0,002$ , березняк  $P=3,9 \times 10^{-5}$ ).

Как видно на рис. 19, наибольшая доля слоевищ меньших размеров (меньше  $1 \text{ см}^2$ ) в сосняке черничном, составляет 32%, с увеличением размеров слоевищ уменьшается их численность, слоевища более  $20 \text{ см}^2$

составляет 3,2%; в сосняке кустарничково-сфагновом и березняке доля слоевищ до 1 см<sup>2</sup> составляет 17,4% и 15,8%, соответственно, слоевища более 20 см<sup>2</sup> – 1,9% и 9% (табл. 2).

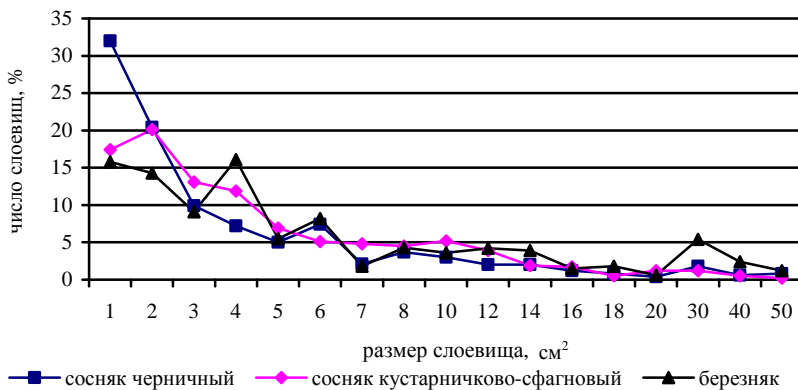


Рис. 19. Размеры слоевищ *P. furfuracea* в разных типах леса.

Таблица 2

Размеры слоевищ *P. furfuracea* на разных участках верхового болота

Размер слоевища, см <sup>2</sup>	Число слоевищ в сосняке черничном	Число слоевищ в сосняке кустарничково-сфагновом	Число слоевищ в березняке
0-1	32	17,4	15,8
1-2	20,4	20,1	14,3
2-3	9,9	13,1	9,1
3-4	7,2	11,9	16,1
4-5	5	6,9	5,5
5-6	7,4	5,1	8,2
6-7	2,1	4,8	1,8
7-8	3,7	4,5	4,3
8-10	3	5,2	3,6
10-12	2	3,9	4,2
12-14	2	1,9	3,9
14-16	1,2	1,7	1,5
16-18	0,8	0,5	1,8
18-20	0,4	1,2	0,6
20-30	1,8	1,2	5,4
30-40	0,6	0,5	2,4
40-50	0,8	0,2	1,2
Всего слоевищ	702	906	399

Размеры слоевищ во всех типах леса не различаются на разных экспозициях ствола. По высотам ствола размеры слоевищ различаются в сосняке черничном ( $P=0,005$ ) и березняке ( $P=0,001$ ); в сосняке черничном размеры слоевищ увеличиваются с увеличением высоты, в березняке размеры слоевищ увеличиваются до высоты 2,5 м, выше по стволу наблюдается уменьшение размеров (рис. 20), для сосняка кустарничково-сфагнового зависимость от высоты не выявлена.

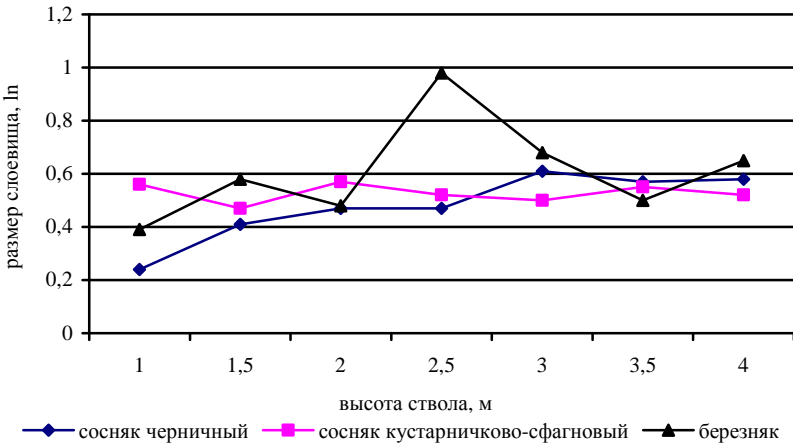


Рис. 20. Размеры слоевищ *P. furfuracea* на разных высотах ствола.

По данным Л.Г. Бязрова [2], с увеличением высоты поселения на ели, а именно в этом направлении возрастает интенсивность освещения, наблюдается рост массы лишайника *Hypogymnia physodes* на единицу площади.

## Выводы

1. Число слоевищ *P. furfuracea* на дереве зависит от типа леса, положения дерева в древостое, высоты, экспозиции и их взаимодействий.
2. Преобладание максимальной частоты слоевищ на западной экспозиции в сосняке черничном, на северной в сосняке кустарничково-сфагновом и на восточной в березняке обусловлено оптимальной освещенностью этих экспозиций в данных местообитаниях.

3. При разных возрастных спектрах *P. furfuracea* на разных участках верхового болота распределения жизненности в одинаковых возрастных состояниях оказываются сходными.

4. Размеры слоевищ *P. furfuracea* различаются в разных типах леса, на разной высоте ствола и не различаются на разных экспозициях.

Автор выражает благодарность Н.В. Глотову за помощь в анализе материала, а также Г.А. Богданову за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 06-04-49191-а.

### **Библиографический список**

1. Алексеев В.А. Световой режим леса. – Л.: Наука, 1975. 228 с.
2. Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. – М.: Научный мир, 2002. С. 23.
3. Глотов Н.В., Теплых А.А. Изменчивость освещенности стволов сосны обыкновенной и березы повислой в условиях верхового болота // Особь и популяция – стратегии жизни. Сб. матер. IX Всероссийского популяционного семинара (Уфа, 2-6 октября 2006 г.). Ч. 2. – Уфа: ООО «Вили Окслер», 2006. С. 76-81.
4. Ключникова Е.С., Левкина Л.М., Сизова Т.П., Успенская Г.Д. Об экологии лишайников территории Звенигородской биостанции МГУ // Вестн. Московского университета. 1970. № 6. С. 53-56.
5. Копачевская Е.Г. Основные закономерности размещения лишайников в лесах Крымского заповедно-охотничьего хозяйства // Проблемы изучения грибов и лишайников. IV симпозиум прибалтийских микологов и лишайников. – Тарту, 1965. С. 182-185.
6. Коротков К.О., Солдатенкова Ю.П., Шахов Ю.А. О приуроченности *Hypogymnia physodes* к древесным породам и о ее фитомассе в разных типах леса. // Вестн. Московского университета, 1973. № 1. С. 55-59.
7. Определитель лишайников России. Т.6. – СПб: Наука, 1996. 68 с.
8. Плакунова О.В. Плакунова В.Г. Влияние экологических условий на физиологическое состояние лишайников рода *Cladina* // Изв. АН СССР. 1986. № 2. С. 279-289.
9. Рябкова К.А. Лишайники Урала. – Свердловск: Уральский рабочий, 1981. 52 с.
10. Сутина Ю.Г., Глотов Н.В., Теплых А.А. Пространственное распределение особей *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в сосняке вейниковом // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. VI Всероссийского популяционного семинара. – Нижний Тагил: Изд-во НТГПИ, 2002. С. 164-166.
11. Сутина Ю.Г. Онтогенез и жизненность слоевищ лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Матер. международной науч. конф., посвященной 200-летию Казанской ботанической школы. – Казань, 2006. С. 222-224.

12. Урбанавичене И.Н. Экология эпифитных лишайников, произрастающих на *Abies sibirica* в южном Прибайкалье // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 80-89.
13. Херманссон Я., Пыстина Т.Н., Кудрявцева Д.И. Предварительный список лишайников Республики Коми – Сыктывкар, 1998. С. 92.
14. Socal R., Rohlf F. Biometry. – N.-Y.: Freeman, 1995. 887 p.
15. Wirt V. Die Flechten Baden-Wurttembergs. B.2. – Stuttgart: Ulmer, 1995. S. 782-783.

**SPATIAL AND AGE-VITALITY POPULATION STRUCTURE IN THE LICHEN *PSEDEVERNIA FURFURACEA* (L.) ZOPF AT THE CONDITIONS OF A RAISED BOG**

A.A. Teplykh

Population of the lichen *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, growing at the conditions of a raised bog, was examined, with special concern to the patterns of thalli distribution on trunks and peculiarities of the age-vitality ratio. In all forest types, thalli distribution patterns were shown to differ with elevation and trunk exposure. In the bilberry pine forest, the thalli were most numerous at a height of 1-1.5 m, faced mainly westward, whereas in the pine stand with undershrubs and peat mosses the maximum numbers of lichens were observed at the height of 2.5-3.0 meters, being exposed mainly northward. In the birch stand, amount of the thalli on trunks increased up to 3.5 m, showing mainly eastward exposition. The distinctions between the habitats might be due to light conditions and bark structure features.

Age structure of the lichen communities appeared different in the diverse forest types, but the vitality spectra of lichens revealed no distinctions. All the plots showed maximum of the  $v_2$  age group. In the vitality distribution pattern, normal vitality showed maximum in all ontogeny states and on all plots, except  $g_1$  age group observed in the bilberry pine forest and birch stand, where specimens of low vitality dominated. The thalli sizes differed, too: specimens were bigger (about 7 cm<sup>2</sup>) in birch stands, but measured about 5.1 cm<sup>2</sup> in sphagnum pine stand and only 4.6 cm<sup>2</sup> in the bilberry pine forest.