

УДК 582.29:574.3

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И ЖИЗНЕННОСТЬ ОСОБЕЙ *EVERNIA PRUNASTRI* (L.) ACH. НА ЛИПЕ СЕРДЦЕЛИСТНОЙ В ПОЙМЕ РЕКИ БОЛЬШАЯ КОКШАГА

Ю.Г. Суетина, Е.И. Ямбердова

Исследования проводили в июле 2008 г. в пойменном липняке. Пробная площадь была разделена на два участка: участок 1 на севере обращен к берегу реки и более освещен, участок 2 является продолжением первого и расположен в глубине леса. Проведен анализ 3158 слоевищ. Плотность популяции (среднее число слоевищ на дереве) на участке 1 составляет 154,6, на участке 2 – 42,8 слоевищ. В возрастной структуре популяции *Evernia prunastri* максимальна доля v_2 возрастной группы. Для каждого онтогенетического состояния разработана 5-балльная шкала жизненности, основанная на изменении морфологических признаков слоевища. В условиях избыточного освещения отмечено снижение жизненности в g_3v и ss состояниях.

Изучение структуры популяции эпифитных лишайников позволяет оценивать их реакции на воздействие различных факторов среды [4, 6, 8, 10, 12]. Мозаичная картина комплекса микроклиматических факторов (освещенности, влажности и др.) в лесном массиве и на стволе дерева оказывает влияние на формирование популяционной структуры лишайников. Выявленные различия позволяют давать индикационную оценку местообитания и характеризовать адаптационные свойства вида.

Целью работы является изучение популяционной структуры и жизненности особей *Evernia prunastri* (L.) Ach. в пойменном липняке.

Объект исследования – эверния сливовая (рис. 1). По систематическому положению относится к роду *Evernia*, семейству Parmeliaceae, царству Fungi [14]. Таллом в виде слегка повисающих или торчащих кустиков, подушкообразной или шаровидной формы, прикрепленный к субстрату хорошо или неясно выраженным гомфом. По краям лопастей, на их верхней и нижней поверхностях развиваются беловатые, округлые или сливающиеся между собой сорали, состоящие из соредий. Соредии разносятся ветром и животными [15, 16]. Апотеции образуются редко, по краям лопастей с красновато-коричневым диском. Распространена в лесных районах европейской части России, на юге в горах, а также в Европе, Азии, Северной Америке [5]. *E. prunastri* является обычным видом на деревьях полуткрытых местообитаний [16]. Вид встречается на территории г. Йошкар-Олы и является устойчивым к загрязнению атмосферного воздуха [9].



Рис. 1. *Evernia prunastri* (L.) Ach.

Фото Е.И. Ямбердовой

Материал и методы исследования

Район исследования – окрестности пос. Старожильск, который относится к территории бывшего заповедника, прекратившего свое существование после пожаров 1972 года [3]. Исследования проводили в 2008 г. в липняке страусниково-ландышевом (N 56°34,036'; E 47°18,812') в пойме реки Большая Кокшага. В пойменном липняке пробная площадь (1135 м²) была разделена на два участка: участок 1 (рис. 2) расположен ближе к берегу реки и более освещен; участок 2 является продолжением первого и расположен в глубине леса. Популяционные исследования *E. prunastri* проводили на липе сердцелистной; на участке 1 были изучены 23, а на участке 2 – 20 одноствольных деревьев без повреждений на коре (рис. 3).

На каждом дереве на площади ствола 100 см² на 4-х экспозициях (север, юг, запад, восток) на 4-х высотах (0-0,5 м, 0,5-1 м, 1-1,5 м, 1,5-2 м) подсчитывали число особей *E. prunastri* в разных онтогенетических состояниях [7]: в виргинильных (v₁, v₂), потенциально молодом генеративном (g₁v), потенциально средневозрастном генеративном (g₂v), потенциально старом генеративном (g₃v), субсенильном (ss), сенильном (s)

(рис. 4). Для каждого из v_1 -ss онтогенетических состояний была разработана 5-балльная шкала жизненности особей. Разделение особей по жизненному состоянию проводят на основе оценки мощности их развития по количественным признакам, реже – по качественным [13]. При оценке жизненности мы использовали качественные признаки: 1 балл – без видимых повреждений; 2 балла – повреждения на некоторых лопастях, единичны; 3 балла – 1/2 слоевища повреждено в нескольких местах; 4 балла – 2/3 слоевища повреждено; желто-коричневая окраска большей части слоевища; 5 баллов – полностью желто-коричневое слоевище.

Объем материала составляет 3158 слоевищ, из них на участке 1 исследовано 2474; на участке 2 – 684 слоевища.

При анализе плотности популяции применялся однофакторный и трехфакторный дисперсионный анализ. Анализ онтогенетической структуры жизненности проводился с помощью критерия хи-квадрат [1]. В работе использовали компьютерную программу «Statistica 6.0.»



Рис. 2. Липняк в пойме реки Б. Кокшага (участок 1).

Фото Е.И. Ямбердовой

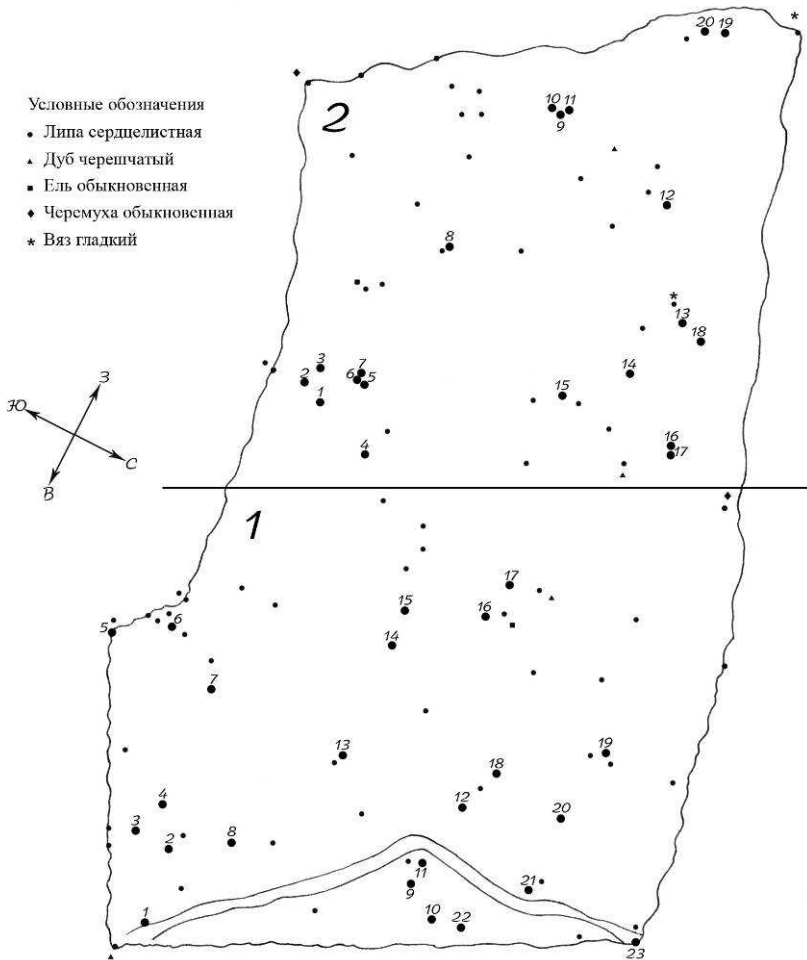


Рис. 3. Картограмма природных местообитаний: участок 1 – освещенный липняк; участок 2 – затененный липняк. Номера обозначены изученные деревья липы сердцелистной. Двойной линией на участке 1 обозначена тропинка вдоль берега реки.



Рис. 4. Онтогенез *Evernia prunastri* (im – имматурное состояние, v_1 , v_2 – виргинильные состояния, g_1v , g_2v , g_3v – потенциально генеративные состояния, ss – субсенильное состояние).

Результаты и обсуждение

Распределения числа слоевищ по высотам ствола липы сердцелистной и по экспозициям приведены в таблицах 1, 2. Количественный анализ распространения числа слоевищ *E. prunastri* был проведен с помощью трехфакторного дисперсионного анализа, факторы: местообитание; высота положения слоевищ с 4 уровнями (0-0,5 м ..., 1,5-2,0 м); экспозиция с 4 уровнями (север, восток, юг, запад). Значимы факторы: местообитание ($P<0,001$), высота ($P<0,001$), экспозиция ($P<0,001$), взаимодействие местообитание-высота ($P<0,05$). Плотность популяции на участке 1 ($154,6\pm 31,6$) выше по сравнению с участком 2 ($42,8\pm 10,0$). В лучше освещенном местообитании условия более благоприятны для размножения и развития особей. При этом как на участке 1, так и на участке 2 высока доля особей на северной экспозиции ствола, которая обращена к берегу реки и является более освещенной. В распределении слоевищ по стволу характерно постепенное увеличение числа особей с увеличением высоты дерева, более ярко выраженное на участке 1. Наибольшая плотность популяции отмечена на высоте от 1,5 до 2,0 метров (табл. 1), выше которой слоевища также обильно произрастают, но нами не изучались.

Таблица 1

Распределение числа особей *E. prunastri* по высотам ствола

Участок	Высота, м								Всего	
	0-0,5		0,5-1		1-1,5		1,5-2			
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	31	1,3	520	21,0	802	32,4	1121	45,3	2474	100
2	0	0	78	11,4	292	42,7	314	45,9	684	100

Таблица 2

Распределение числа особей *E. prunastri* по экспозициям

Участок	Экспозиция								Всего	
	север		восток		юг		запад			
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	931	37,6	465	18,8	455	18,4	623	25,2	2474	100
2	278	40,6	149	21,8	149	21,8	108	15,8	684	100

Онтогенетические спектры лишайников, в отличие от растений, не могут быть представлены всеми возрастными группами, прежде всего – начальными онтогенетическими состояниями прегенеративного периода, поскольку такие талломы имеют микроскопические размеры и неразличимы невооруженным глазом. Однако, как показывают исследования популяций эпифитных лишайников даже анализ такой усеченной выборки из популяции выявляет специфику возрастных спектров [4, 11]. В возрастной структуре популяции *E.prunastri* преобладают слоевища v_2 возрастной группы (табл. 3). Различия в возрастных спектрах между участками обусловлены долей особей прегенеративного периода. В условиях большего затенения, и, соответственно, большей влажности (участок 2) число особей v_1 группы в 2 раза меньше, чем на участке 1 ($P<0,01$). Низкая доля v_1 и v_2 слоевищ может быть связана с высокой гибелью вегетативных зачатков, что в целом сказывается на плотности популяции в данном местообитании.

Таблица 3

Онтогенетический состав популяции *E. prunastri*

Участок	Число слоевищ	Онтогенетическое состояние						Всего
		v_1	v_2	g_1v	g_2v	g_3v	ss	
1	абс.	499	1124	511	211	111	18	2474
	%	20,2	45,4	20,7	8,5	4,5	0,7	100
2	абс.	76	390	155	34	22	7	684
	%	11,1	57,0	22,7	5,0	3,2	1,0	100

Жизненное состояние особи может изменяться в течение онтогенеза. Вместе с тем особи, одинакового онтогенетического состояния нередко отличаются по массе вегетативных и генеративных органов, имеют разные перспективы дальнейшего развития; иными словами, их жизненное состояние различно. Разница особей по мощности и устойчивости может сохраняться в ходе онтогенеза; это позволяет говорить, что их онтогенез проходит на разном уровне жизненности. В отличие от онтогенетических состояний виталитетное состояние (жизненность) особей может быть обратимо [2].

Жизненность особей v_1 -ss приведена в таблицах 4, 5. Жизненность v_1 особей в двух природных местообитаниях не различается, преобладают особи с баллом 1 (97% на участке 1, 100% на участке 2). В v_2 онтогенетическом состоянии распределения статистически значимо различаются ($P<0,001$): жизненность особей на участке 1 отличается более высокой долей слоевищ с жизненностью 2 балла (23% и 12%, соответственно). В генеративном периоде (g_1v , g_2v , g_3v состояния) местообита-

ния не отличаются между собой ($P > 0,5$). На открытых и хорошо освещенных деревьях, произрастающих вдоль берега реки за пределами изучаемых местообитаний, мы находили слоевища с апотециями. В ss состоянии жизненность особей на участке 1 статистически значимо отличается от жизненности слоевищ на участке 2: на участке 1 наиболее высоко выражена (около 40%) доля особей с жизненностью 3 балла и присутствуют слоевища с жизненностью 4 и 5 баллов (11% и 6%, соответственно). Значительные повреждения слоевища здесь вызваны, вероятно, избыточным освещением, неблагоприятным для развития особей.

Таблица 4

Жизненность особей в онтогенезе *Evernia prunasti* на участке 1

Баллы; жизнен- ности	Онтогенетические состояния											
	v ₁		v ₂		g ₁ v		g ₂ v		g ₃ v		ss	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	484	97	801	71,3	301	58,9	86	40,8	28	25,2	2	11,1
2	1	0,2	262	23,3	198	38,8	112	53,1	55	49,5	6	33,3
3	14	2,8	52	4,6	10	2,0	12	5,7	19	17,1	7	38,9
4	0	0	8	0,7	0	0	1	0,5	9	8,1	2	11,1
5	0	0	1	0,1	2	0,4	0	0	0	0	1	5,6
Всего	499	100	1124	100	511	100	211	100	111	100	18	100

Таблица 5

Жизненность особей в онтогенезе *Evernia prunasti* на участке 2

Баллы жизнен- ности	Онтогенетические состояния											
	v ₁		v ₂		g ₁ v		g ₂ v		g ₃ v		ss	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	76	100	329	84,4	101	65,2	18	52,9	5	22,7	1	14,3
2	0	0	45	11,5	480	31,0	12	35,3	13	59,1	5	71,4
3	0	0	13	3,3	5	3,2	4	11,8	4	18,2	1	14,3
4	0	0	3	0,8	1	0,7	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего	76	100	390	100	155	100	34	100	22	100	7	100

Заключение

Таким образом, в условиях затенения при низком числе особей v₁ группы не отмечается видимых повреждений слоевища, в то время как на более освещенном участке начинают появляться слоевища с повреждениями. В v₂ состоянии в условиях большей освещенности доля слоевищ с повреждениями резко увеличивается, здесь представлены слоевища с жизненностью от 1 до 5 баллов. Далее в онтогенетических

состояниях генеративного периода (g_1v , g_2v , g_3v) можно отметить тенденцию увеличения слоевищ с повреждениями (баллы 3, 4) на освещенном участке, а в ss состоянии доля таких особей (баллы 3, 4, 5) значительна. Можно отметить интересный факт, что при лучшей жизнеспособности слоевищ на участке 2 отмечена более низкая плотность популяции. Очевидно, это связано с плохой приживаемостью вегетативных диаспор (соредий) в этом местообитании, о чем косвенно свидетельствует низкая доля слоевищ v_1 и v_2 онтогенетических групп.

Выражаем благодарность проф. Н.В. Глотову за консультации по статистическому анализу материала.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (№ 09-04-00780-а) и при поддержке Федерального агентства по образованию (Темплан НИР ГОУВПО «МарГУ» на 2007-2009 гг.).

Библиографический список

1. Глотов Н.В., Животовский А.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия: учебное пособие. – Л.: ЛГУ, 1982. 264 с.
2. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 147 с.
3. Крейер В.А. Флора марийского заповедника // Флора марийской АССР и вопросы ее охраны. Межвуз. сб. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1981. С.45-49.
4. Михайлова И.Н., Воробейчик Е.А. Размерная и возрастная структура популяции эпифитного лишайника *Nurogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. №2. С. 130-137.
5. Определитель лишайников России. Вып. 6. Алекториевые, Пармелиевые, Стереокаулоновые / гл. ред. Н.С. Голубкова. – СПб.: Наука, 1996. 203 с.
6. Сидоренко М.В., Суетина Ю.Г., Ивановская И.С. Лихеноиндикационный мониторинг состояния атмосферы // Экология Нижнего Новгорода: Монография / Д.Б. Гелашвили, Е.В. Копосов, Л.А. Лаптев. Н.Новгород: ННГАСУ, 2008. С. 221-227.
7. Суетина Ю.Г., Ямбердова Е.И. Онтогенез эпифитного лишайника *Evernia prunastri* (L.) Ach. // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Матер. X Всерос. популяционного семинара. – Ижевск: КнигоГрад, 2008. С. 190-192.
8. Суетина Ю.Г. Распределение особей лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf по стволу сосны обыкновенной и березы повислой в сосновых лесах // Популяции в пространстве и времени: Сб. матер. VIII Всерос. популяционного семинара. – Н.Новгород, 2005. С. 401-403.
9. Суетина Ю.Г. Состояние атмосферного воздуха г. Йошкар-Олы: лихеноиндикационная оценка // Экология города Йошкар-Олы /отв. ред. О.В.Воскресенская. – Йошкар-Ола: ООО «Стринг», 2007. С. 48-54.

10. Сутина Ю.Г., Глотов Н.В., Милютина Д.И., Кшнясев И.А. Популяционное исследование *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городах при разной степени загрязнения среды // Вест. Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. Вып. 1 (9). 2005. С. 197-205.
11. Сутина Ю.Г., Теплых А.А. Возрастно-виталитетная структура популяции лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в сосняке лишайниково-мшистом // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Матер. междунаrodn. научн. конф. – Йошкар-Ола, 2006. С. 286-288.
12. Теплых А.А. Пространственная и возрастно-виталитетная структура популяции лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в условиях верхового болота // Науч. труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 3. – Йошкар-Ола: Марийский гос. технич. ун-т, 2008. С.143-158.
13. Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. 216 с.
14. Ainsword and Bisby'Dictionary of the Fungi / Kirk P.M. [et al.] (CABI) Publ. – Wallingford, 2001. 655 p.
15. Pirintso S.A., Loppi S., Dalaka A. Monitoring the distribution of the gypsy moth (*Lymantria dispar*) with *Evernia prunastri* // Lichenologist. 2000. V. 32, № 6. P. 611-612.
16. Prinzing A. I. Wind-acclimated thallus morphogenesis in a lichen (*Evernia prunastri*, Parmeliaceae) probably favored by grazing disturbances // Amer. J. Bot. 1999. V. 86. № 2. P. 173-183.

**THE STRUCTURE OF THE POPULATION AND VITALITY
OF SPECIMENS *EVERNIA PRUNASTRI* (L.) ON SMALL-LEAVED LIME
IN THE FLOOD-LANDS OF THE BOLSHAYA KOKSHAGA**

Yu.G. Suetina, E.I. Yamberdova

The research was done in the flood-lands of the Bolshaya Kokshaga in 2008. Experimental area was divided into two sections: a more lit up Section 1 facing the river bank and Section 2 – a continuation of the first one but situated in the heart of a forest. 3158 thalli were analyzed. The density of the population (an average number of thalli on a tree) in Section 1 was 154.6 and in Section 2 – 42.75. v_2 age group makes up the maximal proportion of the *Evernia prunastri* population age structure. A five-point vitality scale based on the changes of morphological indications of thalli was developed for each ontogenetic state. A decline in vitality was observed under the conditions of excessive lighting in g_3 and ss states.