

УДК 574.3+582.29

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ЛИШАЙНИКА *HYPOGYMNIA PHYSODES* (L.) NYL. НА РАЗНЫХ ФОРОФИТАХ

© 2016 Ю.Г.Сутина

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола

Статья поступила в редакцию 22.05.2016

Проведен анализ плотности, онтогенетической и размерной структуры популяции *Hypogymnia physodes* на *Abies sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata*.

Ключевые слова: *Hypogymnia physodes*, лишайник, популяция, онтогенетическая структура, размерная структура

В популяционных исследованиях лишайников возникает задача выделения счетных единиц – особей (слоевищ). При большой плотности определенного вида лишайника в изучаемом местообитании слоевища могут образовывать обширное скопление слоевищ, механически проникая друг в друга или просто тесно соприкасаясь, так что оказывается невозможным установить границы отдельных индивидуумов. Если при этом самостоятельность каждого слоевища-особи как функциональной единицы сохраняется, то возникающая сложность в проведении границ между особями – не более, чем техническая трудность. Для ряда видов лишайников, мы можем принимать в качестве единицы наблюдения отдельное слоевище [1].

При изучении популяций лишайников возникают проблемы выделения онтогенетически разнородных особей в пределах вида в полевых условиях. Простейшим подходом является выделение размерных групп слоевищ, косвенно свидетельствующих о возрасте [12, 14, 15], другой подход – выделение возрастно-некротических групп, в котором одновременно учитываются характеристики развития слоевищ и некроз слоевища [13]; близок к нему подход с выделением функционально-возрастных групп [2, 3]. Нами предложена концепция дискретного описания онтогенеза лишайников по аналогии с растениями [5, 11]: отдельные этапы морфо-генеза слоевища лишайников, соответствующие этим этапам процессы морфогенеза органов полового и вегетативного размножения являются качественными морфологическими критериями при выделении онтогенетических состояний слоевищ лишайников разных жизненных форм [6–10]. Дифференциация особей по размеру в пределах онтогенетической группы дает дополнительную информацию к оценке качества особей.

Цель работы: является изучение демографической структуры популяции эпифитного лишайника гипогимнии вздутой (*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.) в разных экологических условиях.

Материал и методы. *H. physodes* – листоватый лишайник, один из обычных лесных видов, произрастает преимущественно на стволах и ветвях хвойных, березы, а также на других видах лиственных деревьев [4]. Исследования проводились в 2010–2011 гг. на территории Республики Марий Эл. Структура популяции *H. physodes* была изучена в двух местообитаниях: 1) в липняке пихтовом страусниково-ландышевом в

пойме реки Большая Кокшага на 7 деревьях пихты сибирской (*Abies sibirica* L.) и на 23 деревьях липы сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.); 2) в лесопарковом сосняке овсяницево-полевициевом в пос. Старожильск на 16 деревьях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Для каждого дерева на высотах 0,25 м; 0,75 м; 1,25 м; 1,75 м; 2,25 м; 2,75 м измеряли длину окружности ствола для дальнейшего расчета площади ствола и оценки плотности популяции *H. physodes*. Плотность популяции эпифитных лишайников часто оценивается как число слоевищ на дереве (на обследуемой части дерева) [10], поэтому мы приводим и этот показатель (D_1). Поскольку исследованные виды деревьев различаются по длине окружности ствола, плотность популяции мы оценивали как число слоевищ на единице площади ствола (D_2). В каждом местообитании на 4-х экспозициях (север, юг, запад, восток) на 6-ти высотах (0–0,5 м, ..., 2,5–3 м) подсчитывали число и определяли размер особей *H. physodes* разных онтогенетических состояний: виргинильные (v_1 , v_2); молодые потенциально генеративные (g_1v), средневозрастные потенциально генеративные (g_2v), старые потенциально генеративные (g_3v), субсенильные (ss), сенильные (s) определяли покрытие (размер) каждой особи с помощью сетки 10x10 см². Онтогенетические состояния определяли на основании ранее описанного онтогенеза [6]. Общий объем материала составляет 14791 слоевище, из них в липняке пихтовом страусниково-ландышевом на липе сердцелистной учтено 3652 слоевища, на деревьях пихты сибирской – 3590 слоевищ, в сосняке овсяницево-полевициевом на деревьях сосны обыкновенной – 7459 слоевищ. При анализе плотности популяции использовали критерии Крускала-Уоллиса, Вилкоксона-Манна-Уитни, трехфакторный дисперсионный анализ (модель I, одно наблюдение в ячейке), факторы: дерево; экспозиция с уровнями север, восток, юг, запад; высота положения слоевищ с уровнями (0–0,5 м, ..., 2,5–3 м). Сравнение онтогенетической структуры популяции проводили с помощью критерия хи-квадрат. Размерную структуру популяции анализировали в логарифмической шкале ($\ln x$), применяли двухфакторный дисперсионный анализ, факторы: форофит, онтогенетическое состояние. В работе использована программа «Statistica 6.0».

Результаты и обсуждение.

Плотность популяции. Средние значения и медианы плотности популяции приведены в табл. 1. С помощью критерия Крускала-Уоллиса выявлены статистически значимые различия между форофитами по анализируемому показателю D_2 ($P=0,0009$). При попарном сравнении форофитов по плотности *H.*

Сутина Юлия Геннадьевна, кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии. E-mail: suetina@inbox.ru

physodes статистически значимо различаются липа сердцелистная и сосна обыкновенная (критерий Вилкоксона-Манна-Уитни, $P=0,00001$), на стволах последней произрастает большее число слоевищ. Для пихты

сибирской различия не выявлены в связи с малым объемом выборки. Эти результаты подтверждают приуроченность *H. physodes* как ацидофильного вида к хвойным деревьям.

Таблица 1. Плотность популяции *H. physodes* в разных местообитаниях и на разных форофита

Местообитание, форофит	D ₁ (экз./дерево)		D ₂ (экз./м ²)	
	среднее	медиана	среднее	медиана
Липняк пихтовый страусниково-ландышевый, липа сердцелистная	158,8	120	66,8	47,6
Липняк пихтовый страусниково-ландышевый, пихта сибирская	512,9	713	208,5	261,2
Лесопарковый сосняк овсяницево-полевицевый, сосна обыкновенная	471,8	467	147,0	152,3

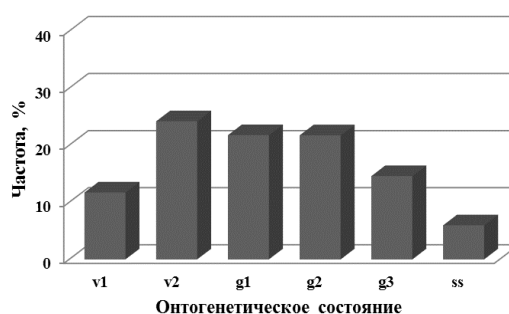
Плотность популяции *H. physodes* на липе сердцелистной зависит от факторов: дерево ($P<10^{-27}$), экспозиция ($P=0,02$), высота ($P=7,7 \times 10^{-7}$) и от взаимодействия факторов экспозиция-высота ($P=0,009$). Максимальное число слоевищ отмечено на некоторых деревьях, расположенных по краю липняка пихтового страусниково-ландышевого. Большое число особей характерно для северной экспозиции ствола, которая обращена к берегу реки и является в данном местообитании оптимальной для вида в отношении освещенности и влажности. На липе сердцелистной происходит постепенное увеличение числа слоевищ от основания ствола до высоты 3 м. При рассмотрении взаимодействия факторов экспозиция-высота можно отметить, что до высоты 1 м большее число слоевищ характерно для восточной экспозиции, на высоте от 1 до 3 м – больше особей на северной экспозиции. На более освещенной северной экспозиции происходит возрастание числа слоевищ до высоты 3 м, при этом на восточной и западной экспозициях увеличение числа особей регистрируется до высоты 2 м, на южной экспозиции – до высоты 2,5 м.

Плотность популяции на пихте сибирской зависит от всех факторов: дерево ($P=5,1 \times 10^{-20}$), экспозиция ($P=0,0013$), высота ($P=0,01$) и всех взаимодействий: дерево-экспозиция ($P=2,1 \times 10^{-15}$), дерево-высота ($P=0,0003$), экспозиция-высота ($P=0,02$). Наибольшее число особей характерно для северной экспозиции ствола. Резкое увеличение числа слоевищ происходит от основания ствола до высоты 1,5 м с последующим уменьшением числа слоевищ до 3 м. Взаимодействие факторов экспозиция-высота: на северной экспозиции происходит возрастание числа слоевищ до высоты 2 м; на восточной экспозиции – постепенное увеличение числа слоевищ до 3 м; для западной экспозиции максимальное число характерно для высоты 1,5 м; на южной экспозиции различия по высотам не выявлены.

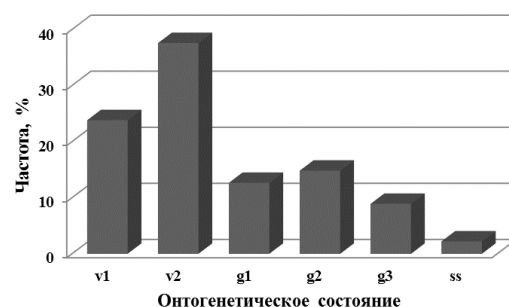
Плотность популяции на сосне обыкновенной зависит от факторов: дерево ($P=5,1 \times 10^{-15}$), экспозиция ($P=0,005$), высота ($P=6,7 \times 10^{-5}$), от взаимодействия факторов дерево-экспозиция ($P=0,003$), дерево-высота ($P=8,9 \times 10^{-9}$). Наибольшее число слоевищ характерно для северной и западной экспозиций ствола. Бóльшее число особей отмечено на высоте 2,5–3,0 м; наименьшее – на высоте 1,5–2 м. Резкое уменьшение числа слоевищ *H. physodes* на этой высоте связано с доминированием в этом местообитании на этой высоте листоватой формы лишайника псевдэвернии шелушащейся (*Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf) [7].

Онтогенетическая структура популяции.
Онтогенетические спектры популяций лишайников в

полевых условиях не могут быть представлены всеми онтогенетическими группами, прежде всего – начальными онтогенетическими состояниями прегенеративного периода, поскольку такие талломы имеют микроскопические размеры. Онтогенетическая структура популяции *H. physodes* на разных форофитах представлена на рис. 1. Онтогенетическая структура популяции *H. physodes* на липе сердцелистной (рис. 1а), пихте сибирской (рис. 1б) и сосне обыкновенной (рис. 1в) статистически высоко значимо различается ($\chi^2=709,89$; $\nu=10$; $P<0,001$). Онтогенетический спектр на липе – с наибольшими значениями на v_2 , g_1v и g_2v группах. На пихте сибирской – спектр с наибольшими значениями на v_1 и особенно v_2 особях, доля прегенеративных особей значительно преобладает над долей генеративных особей, что обусловлено, вероятно, высоким возобновлением, лучшей приживаемостью соредий и выживаемостью молодых особей. Это объясняет высокую плотность популяции *H. physodes* на данном форофите. В онтогенетическом спектре на сосне обыкновенной, как и на пихте сибирской, высокие значения отмечены для v_2 группы, но при этом характерна высокая доля генеративных особей.



а)



б)

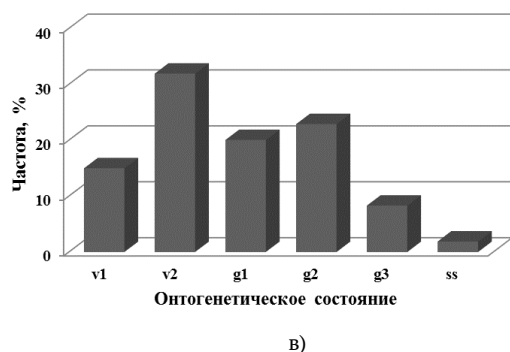


Рис. 1. Онтогенетические спектры популяции *H. physodes*: а) на липе сердцелистной; б) на пихте сибирской; в) на сосне обыкновенной

Размерная структура популяции. Размерная структура популяции зависит от факторов форофит ($P=2,3 \times 10^{-15}$), онтогенетическое состояние ($P < 10^{-27}$), от взаимодействия факторов форофит-онтогенетическое состояние ($P < 10^{-27}$). На рис. 2 представлено распределение размеров слоевищ *H. physodes* на разных видах деревьев. Более крупные особи *H. physodes* развиваются на пихте сибирской, далее следует липа сердцелистная, наименьшие размеры слоевищ отмечены на сосне обыкновенной. Возможно, это связано с характеристиками корки, которая у пихты гладкая и, соответственно, наиболее благоприятная для роста слоевищ, а у сосны наименее благоприятная – с глубокими трещинами, постоянно отслаивающаяся. Кроме того, лесопарковый сосняк, в котором произрастает сосна, является менее влажным по сравнению с пойменным липняком пихтовым страусниково-ландышевым, где растут липа и пихта. На пихте максимальный размер слоевищ равен $22,4 \text{ см}^2$, на сосне – $14,1 \text{ см}^2$, на липе – $13,6 \text{ см}^2$. На рис. 3 показано взаимодействие факторов форофит-онтогенетическое состояние. Интересно заметить, что в v_1 состоянии слоевища имеют большие размеры на сосне по сравнению с пихтой и липой. В то время как на пихте развиваются более крупные особи g_2v , g_3v , ss состояний.

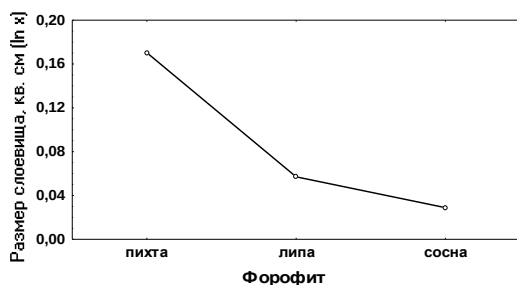


Рис. 2. Размеры слоевищ *H. physodes* на разных форофитах

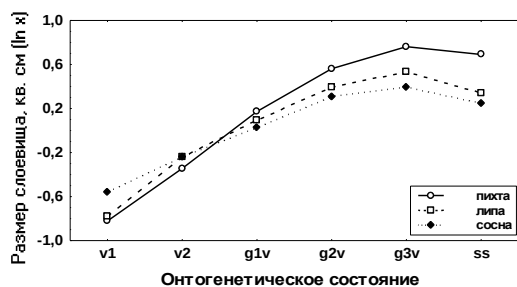


Рис. 3. Размеры слоевищ *H. physodes*: взаимодействие форофит-онтогенетическое состояние

Выводы:

1. Наибольшая плотность популяции *Hypogymnia physodes* характерна для пихты сибирской – $208,5$ особей/ м^2 , далее в порядке уменьшения плотности следует сосна обыкновенная – $147,0$ особей/ м^2 , липа сердцелистная – $66,8$ особей/ м^2 .

2. Распределение числа слоевищ *H. physodes* по стволу на липе сердцелистной зависит от факторов дерево, экспозиция, высота и взаимодействия экспозиция-высота; на пихте сибирской все факторы и их взаимодействия значимы; на сосне обыкновенной значимыми являются факторы дерево, экспозиция, высота и взаимодействия дерево-экспозиция и дерево-высота.

3. Максимальное число слоевищ на всех видах деревьев произрастает на северной экспозиции, на липе сердцелистной и сосне обыкновенной – на высоте $2,5\text{--}3$ м, на пихте сибирской – на высоте $1,5\text{--}2$ м.

4. Выделено 3 типа онтогенетических спектров популяции *H. physodes*: 1) на липе сердцелистной – с наибольшей долей v_2 , g_1v , g_2v особей; 2) на пихте сибирской – с преобладанием v_1 и v_2 особей, доля прегенеративных преобладает над долей генеративных особей; 3) на сосне обыкновенной – со значительным преобладанием v_2 особей и высокой долей генеративных особей. Наиболее эффективное возобновление и приживаемость особей *H. physodes* характерны для пихты сибирской, что объясняет высокую плотность популяции на данном форофите.

5. В размерной структуре популяции *H. physodes* преобладают слоевища $0,1\text{--}0,3 \text{ см}^2$ (v_1 особи) и $0,4\text{--}0,9$ (v_2 особи). Слоевища размером более 10 см^2 (g_2v и g_3v особи) единичны. Наиболее крупные слоевища развиваются на пихте сибирской.

Автор выражает благодарность проф. Н.В. Готову за обсуждение настоящей работы, а также А.В. Алдровой и М.А. Веткиной за участие в сборе материала.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (№ 16-04-0119 а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Готов, Н.В. О популяциях у лишайников / Н.В. Готов, Ю.Г. Суетина // Регионология. 2005. Прил. № 6. С. 224–230.
2. Михайлова, И.Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Вест. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1. (9). С. 124–134.
3. Михайлова, И.Н. Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения / И.Н. Михайлова, Е.Л. Воробейчик // Экология. 1999. №2. С. 130–137.
4. Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. – Л.: Наука, 1971. 412 с.
5. Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
6. Суетина, Ю.Г. Изменчивость признаков в онтогенезе эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. / Ю.Г. Суетина, Н.В. Готов // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 201–206.
7. Суетина, Ю.Г. Листоватая форма лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf / Ю.Г. Суетина, А.А. Теплых, Г.А. Богданов // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. С. 230–234.
8. Суетина, Ю.Г. Онтогенез и морфогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H.Wigg. / Ю.Г. Суетина, Н.В. Готов // Онтогенез. 2010. Т. 41. № 1. С. 1–8.
9. Суетина, Ю.Г. Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. №3. С. 203–208.

10. Суетина, Ю.Г. Структура популяции эпифитного лишайника *Physcia stellaris* (L.) Nyl. на территории г. Йошкар-Олы // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3(2). С. 796-798.
11. Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
12. Golm, G.T. Life expectancy in a Tulsa cemetery: growth and population structure of the lichen *Xanthoparmelia cumberlandia* / G.T. Golm, P.S. Hill, H. Wells // Am. Mid. Nat. 1993. V. 129. P. 373-383.
13. Goudie, R.I. New population models help explain declines in the globally rare boreal felt lichen *Erioderma pedicellatum* in Newfoundland / R.I. Goudie, C. Scheidegger, C. Hanel et al. // Endangered Species Research. 2011. V. 13. P. 181-189.
14. Hestmark, G. Growth, population density and population structure of *Cetraria nivalis* during 240 years of primary colonization / G. Hestmark, O. Skogedal, Ø. Skullerud // Lichenologist. 2005. V. 37. № 6. P. 535-541.
15. Merinero, S. *Lobaria scrobiculata*, a threatened species: insight population dynamics / S. Merinero, I. Martinez, M. Rubio-Salcedo // Lichens: from genome to ecosystems in a changing world. Book of abstracts. The 7-th Symposium of the International Association for Lichenology. Ramkhamhaeng University Press. – Bangkok, Thailand, 2012. P. 8.

THE STRUCTURE OF LICHEN *HYPOGYMNIA PHYSODES* (L.) NYL. POPULATION ON DIFFERENT PHOROPHYTES

© 2016 Yu.G. Suetina

Mari State University, Yoshkar-Ola

The analysis of density, ontogenetic and dimensional structure of *Hypogymnia physodes* on *Abies sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata* is carried out.

Key words: *Hypogymnia physodes*, lichen, population, ontogenetic structure, dimensional structure