

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ ЮЖНОГО УРАЛА

Приводятся данные о распределении по основным форофитам 116 видов эпифитных лишайников Башкирского заповедника (Южный Урал). Анализ собранных материалов позволил разделить эпифиты на три экологические группы: 1) 54 вида лишайников, поселяющихся на коре сосны, лиственницы и березы, 2) 27 видов, предпочитающих кору осины, липы, ольхи и черемухи, 3) 35 видов, встречающихся как на хвойных, так и на всех лиственных деревьях.

Эпифиты – одна из наиболее многочисленных эколого-субстратных групп любой лишайнобиоты бореальной зоны. В пределах какой-либо территории эпифитные лишайники обнаруживают неоднородность пространственного распределения в связи с разной приуроченностью тех или иных видов лишайников к тем или иным видам форофитов. Большинство авторов считают главной причиной, от которой зависит специфический состав лишайников отдельных форофитов, разницу в физико-химических свойствах коры деревьев, в первую очередь кислотности и влагоемкости [1, 2]. В то же время М. Куусинен [1] говорит, что некоторое влияние на распределение эпифитов должна оказывать структура лесного полога и те или иные предпочтения в выборе местообитаний самих форофитов. Многие отечественные авторы [3, 4 и др.] также склоняются к тому, что одними лишь свойствами субстрата нельзя объяснить закономерности распределения эпифитов по видам деревьев.

Изучению эпифитных лишайников конкретных территорий посвящены многочисленные работы [1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, и др.], однако Южный Урал в этом отношении остается малоизученным. Пожалуй, специально эпифитам этой территории посвящена только статья Е.А. Селивановой-Городковой «Эпифитные лишайники как дополнительный корм для диких копытных на Южном Урале» [14]. Поэтому для своего исследования мы выбрали Башкирский государственный природный заповедник (БГПЗ), который находится в горнолесной провинции Южного Урала [15], располагаясь на территории ее Прибельско-Краинского и Уралтауского округов (между 53°30' и 53°15' с. ш.). Согласно геоботаническому районированию Башкирии [16] БГПЗ относится к Белорецко-Субхангуловскому центрально-воз-

вышенному округу светлохвойных и мелколиственных лесов и крупнотравных лугов Южно-Уральской горной провинции.

Сбор материала осуществлялся маршрутным методом в течение трех полевых сезонов 2003-2005 гг. Для анализа использовались данные по семи основным форофитам заповедника: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), береза (*Betula pendula* Roth. и *B. pubescens* Ehrh.), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), осина (*Populus tremula* L.), черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.), ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench.) и липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.). Для сравнения видового состава эпифитов применялся метод количественного выражения сходства растительных сообществ Сьеренсена – Чекановского. Номенклатура семейств приведена по О. Эрикссону [17], видов – по Р. Сантессону [18].

1. Биоразнообразие эпифитных лишайников и их связь с форофитами.

В Башкирском заповеднике на коре живых деревьев встречено 116 видов лишайников, что составляет 35% всей лишайнофлоры заповедника. Из них только немногим более половины (65 видов) являются облигатными эпифитами. В анализ мы включили все лишайники, произрастающие на коре.

В таблице 1 приведено количество лишайников, встречающихся на каждом форофите, а также специфичность состава эпифитов разных видов деревьев.

Береза – самый богатый форофит, на ней обнаружено 79 видов (68% от всех эпифитов) лишайников. На остальных деревьях встречается примерно одинаковое количество лишайников: от 28 видов на сосне до 35 видов на осине. Самой большой видоспецифичностью видового состава эпифитов обладает береза – 0,30, а на

Таблица 1. Количество видов лишайников на форофитах БГПЗ

| | С ¹ | Лт | Б | Ос | Л | Ол | Ч |
|---------------------------------------|----------------|------|------|------|------|----|------|
| общее число видов | 28 | 33 | 79 | 35 | 32 | 30 | 33 |
| индекс видоспецифичности ² | 0,14 | 0,12 | 0,30 | 0,17 | 0,16 | 0 | 0,12 |

Примечания. 1. С – сосна, Лт – лиственница, Б – береза, Ос – осина, Л – липа, Ол – ольха, Ч – черемуха.
2. Индекс видоспецифичности = число специфичных видов / общее число видов.

ольхе специфичных лишайников вообще не обнаружено. У других деревьев уровень специфичности низкий и варьирует мало: от 0,12 у лиственницы и черемухи до 0,17 у осины.

Наши данные лишь отчасти согласуются с выводом Т.В. Макрый [9] о том, что максимальное число видов эпифитов отмечается, как правило, на тех форофитах, которые наиболее обычны в исследуемом районе. Для территории Башкирского заповедника характерны сосново-березово-лиственничные леса. И действительно, общее число эпифитных лишайников на хвойных деревьях и березе почти на 30 видов превышает количество эпифитов на лиственных деревьях (кроме березы). Однако на сосне, которая является главной лесообразующей породой изучаемого района, произрастает меньше всего эпифитных лишайников (таблица 1).

Столь большое количество видов лишайников на березе, на наш взгляд, можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, это сильная изменчивость физико-химических свойств коры этого форофита. Так, ее кислотность может быть такой же низкой, как у сосны, а может подниматься до значений рН ольхи, липы и отчасти осины [19]. Во-вторых, это на-

клон ствола, который у березы может варьировать от вертикального до горизонтального. И, в-третьих, это разнообразие биотопов, в которых встречается береза: ее можно найти и в пойме, и у верхней границы леса.

Эпифитные лишайники различаются по количеству видов деревьев, которые они заселяют. Некоторые встречаются на всех без исключения форофитах, однако большинство из них ограничены в своем распространении 1-3 видами деревьев. На гистограмме (рисунок 1) показано число видов лишайников, произрастающих только на одном, двух и т. д. форофитах.

В зависимости от количества заселяемых форофитов эпифитные лишайники Башкирского заповедника можно разделить на три группы.

1. Стенотопы. 42 вида, встреченных только на каком-либо одном форофите, например *Arthonia mediella* Nyl., *Bacidia circumspecta* (Vainio) Malme, *Chaenotheca furfuracea* (L.) Tibell, *Lecanora saligna* (Schrad.) Zahlbr., *Sarea difformis* (Fr.) Fr., *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr. и др. Больше всего стенотопных лишайников произрастает на березе (23 вида). Нужно отметить, что в большинстве случаев ограничение вида одним форофитом совпадает со случаями единичных находок лишайников на территории заповедника. Поэтому однозначно утверждать об узкой специализированности всех эпифитов, попавших в эту группу, было бы ошибочным. Тем не менее, некоторые лишайники проявляют очевидную склонность к заселению определенного вида дерева. Так, несколько раз только на осине встретились *Lecanora allophana* Nyl. и *Lecidella euphorea* (Florke) Hertel, а на коре березы – *Bryoria nadvornikiana* (Gyelnik) Brodo & D.Hawksw., *Leptorhaphis epidermidis* (Ach.) Th. Fr., *Rinodina septentrionalis* Malme, *Usnea filipendula* Striton и *Usnea monstrosa* Vain.

2. Олиготопы. 52 вида, встреченных на 2-3 форофитах, например *Anaptychia ciliaris* (L.) Korber, *Bacidia igniarii* (Nyl.) Oxner, *Bryoria furcellata* (Fr.) Brodo & D.Hawksw., *Chaenotheca stemonea* (Ach.) Mull. Arg.,

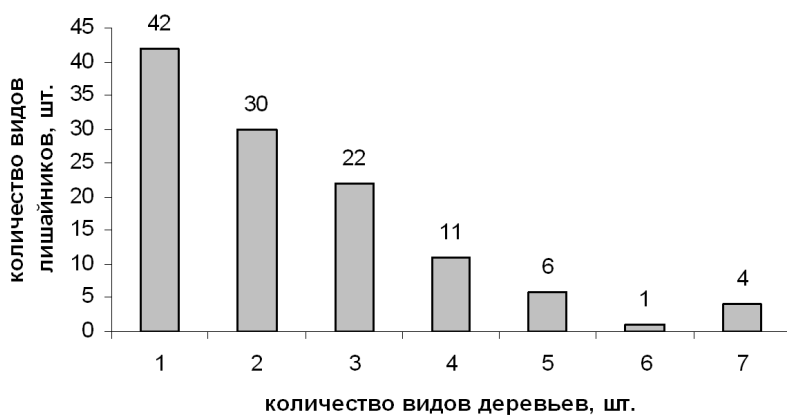


Рисунок 1. Распределение видов лишайников по числу заселяемых ими видов деревьев

Lecanora carpinea (L.) Vainio, *Pachyphiale fagicola* (Hepp) Zwackh, *Usnea subfloridana* Stirton и др. Некоторые виды этой группы предпочитают какой-либо один форофит, встречаясь на остальных деревьях лишь изредка. Например, *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. и *C. pyracea* (Ach.) Th. Fr. чаще всего встречаются на осине и редко на липе.

3. **Эвритопы.** 22 вида, встреченных на 4 и более форофитах, например *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd, *Lecanora expallens* Ach., *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl., *Rinodina archaea* (Ach.) Arnold, *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson & M. J. Lai, *Xanthoria fallax* (Hepp) Arnold. На всех семи видах деревьев встречены лишь 4 лишайника – *Evernia mesomorpha* Nyl., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Melanelia olivacea* (L.) Essl., *Parmelia sulcata* Taylor.

2. Экологические группы эпифитных лишайников и их систематическая структура.

Под экологическими группами мы понимаем группы видов эпифитных лишайников, имеющих сходное распределение по форофитам. Для их выявления нами был проведен кластерный анализ видов деревьев Башкирского заповедника. Результаты анализа представлены на дендрограмме, построенной способом «максимального корреляционного пути» (рисунок 2).

Из дендрограммы видно, что форофиты по видовому составу их эпифитов группируются в два крупных кластера: береза-лиственница-сосна и осина-липа-ольха-черемуха. Самыми большими коэффициентами сходства Сьеренсена – Чекановского обладают ольха и черемуха (0,73), а также лиственница и сосна (0,66). Береза, попадая в один кластер с хвойными деревьями, все-таки занимает некое промежуточное положение. Ее максимальные связи с лиственными (ольхой) и хвойными (лиственницей) отличаются незначительно – 0,42 и 0,48 соответственно.

Эпифитные лишайники, произрастающие только на форофитах одного или другого кластера, характеризуются разными таксономическими спектрами (таблица 2).

Среди эпифитов, поселяющихся на сосне, лиственнице и березе, преобладают лишайники семейства *Parmeliaceae*. Первое место в таксономическом спектре эпифитов осины, липы, ольхи и черемухи занимает семейство *Lecanoraceae*. Семейство *Physciaceae* наиболее

многочисленно среди лишайников, встречающихся на форофитах обоих кластеров. Эти таксономические спектры можно назвать соответственно *Parmeliaceae*-тип, *Lecanoraceae*-тип и *Physciaceae*-тип [по 20].

Таксономический спектр *Parmeliaceae*-типа образуют 15 семейств, среди которых специфическими являются следующие: *Conyocibaceae*, *Agyriaceae*, *Caliciaceae*, *Lecideaceae*, *Peltigeraceae*, *Naetrocymbaceae* (только на березе с одним видом *Leptorhaphis epidermidis* (Ach.) Th. Fr.), *Mycoblastaceae* (только на березе с одним видом *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norman) и *Pilocarpaceae* (только на сосне с одним видом *Micarea denigrata* (Fr.) Hedl.). В состав таксономического спектра *Lecanoraceae*-типа входят 9 семейств, среди которых специфическими являются следующие: *Arthoniaceae*, *Mycocaliciaceae* (на ольхе и черемухе с одним видом *Stenocybe pullatula* (Ach.) Stein) и *Graphidaceae* (только на липе с одним видом *Graphis scripta* (L.) Ach.). Таксономический спектр *Physciaceae*-типа состоит из 7 семейств, и только одно из них является специфическим – *Gyalectaceae* (с одним видом *Pachyphiale fagicola* (Hepp) Zwackh на березе, осине и ольхе).

Основываясь на вышеприведенных данных, эпифитные лишайники Башкирского заповедника можно разделить на три экологические группы. Виды первой группы обитают только на коре хвойных деревьев и/или березы. Таких эпифитов в Башкирском заповеднике 54 вида. По систематической структуре первая экологическая группа относится к *Parmeliaceae*-типу. В состав второй экологической группы входит 27 видов лишайников, обитающих только на коре лиственных деревьев (кроме березы). Эта группа по систематической структуре

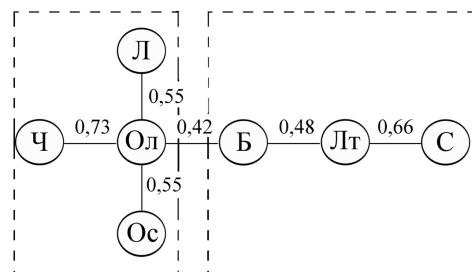


Рисунок 2. Дендрограмма сходства видового состава эпифитных лишайников разных видов деревьев БГПЗ. Сокращения см. в таблице 1. Числа – коэффициенты сходства Сьеренсена – Чекановского

Таблица 2. Таксономические спектры эпифитных лишайников

| Семейства | Хвойные и береза | Лиственные (кроме березы) | Форофиты обоих кластеров |
|------------------------|------------------|---------------------------|--------------------------|
| <i>Parmeliaceae</i> | <u>1 (33)</u> | 4 (7) | <u>2 (26)</u> |
| <i>Cladoniaceae</i> | <u>2 (11)</u> | – | 6 (3) |
| <i>Coniocybaeae</i> | <u>3 (9)</u> | – | – |
| <i>Agyriaceae</i> | 4 (7) | – | – |
| <i>Physciaceae</i> | 4 (7) | <u>2 (22)</u> | <u>1 (37)</u> |
| <i>Pertusariaceae</i> | 5 (6) | 5 (4) | – |
| <i>Lecanoraceae</i> | 6 (4) | <u>1 (33)</u> | <u>3 (7)</u> |
| <i>Teloschistaceae</i> | 6 (4) | 4 (7) | 5 (6) |
| <i>Caliciaceae</i> | 6 (4) | – | – |
| <i>Lecidiaceae</i> | 6 (4) | – | – |
| <i>Peltigeraceae</i> | 6 (4) | – | – |
| <i>Ramalinaceae</i> | 7 (2) | 4 (7) | 4 (9) |
| <i>Naetrocymbaceae</i> | 7 (2) | – | – |
| <i>Pilocarpaceae</i> | 7 (2) | – | – |
| <i>Mycoblastaceae</i> | 7 (2) | – | – |
| <i>Arthoniaceae</i> | – | <u>3 (11)</u> | – |
| <i>Graphidaceae</i> | – | 5 (4) | – |
| <i>Mycocaliciaceae</i> | – | 5 (4) | – |
| <i>Gyalectaceae</i> | – | – | 6 (3) |

Примечание. Первая цифра – ранг семейства. Цифра в скобках – доли видов семейства в процентах. Первые три ранга подчеркнуты.

относится к *Lecanoraceae*-типу. Третью экологическую группу образуют 35 видов эпифитов, поселяющихся на всем спектре видов форофитов. Таксономический спектр этой группы можно назвать *Physciaceae*-типом. В первой и второй экологической группах преобладают стенотопные лишайники (со значительной долей олиготопных), а в третьей группе – эвритопные лишайники (также со значительной долей олиготопных).

Наши результаты совпадают с результатами Н. В. Малышевой для Татарстана [10, 11]

и М. Куусинен [2] для Финляндии. Эпифитные лишайники Татарстана объединяются в две основные экологические группы. Первую образуют эпифиты ели, сосны и березы, а вторую – эпифиты осины, дуба, клена, липы, ясени и вяза. Две подобные группы можно наблюдать и в Финляндии: эпифиты ели, сосны, березы и эпифиты ольхи, ивы, осины. Таким образом, полученные нами для Башкирского заповедника экологические группы эпифитных лишайников имеют место и в лишенобиотах других территорий.

Список использованной литературы:

1. Kuusinen M. Epiphytic lichen flora and diversity in old growth boreal forests of Finland // Publ. Bot. Univ. Helsinki, 1996. Vol. 23. P. 1-29.
2. Kuusinen M. Epiphyte flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland, 1996. Manuscript.
3. Сымермаа А. Л. Лишайники на хвойных породах в Эстонской ССР // Материалы пятого симпозиума по вопросам исследования мико- и лишенофлоры Прибалтийских республик. Вильнюс, 1968. С. 181-185.
4. Седельникова Н. В., Лашинский Н. Н. Лишайники сосновых лесов Салаира (Алтае-Саянская горная область) // Ботан. журн. 1991. Т. 76, №1. С. 20-29.
5. Бязров Л. Г. Синузии эпифитных лишайников в широколиственно-еловых лесах Подмосковья // Ботан. журн. 1969. Т. 54, №2. С. 239-249.
6. Водопьянова Н. В. Основные лишайниковые группировки Горной Шории // Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск, 1973. С. 119-127.
7. Катенина О. А. Эпифитные лишайники в составе лишенофлоры Новгородской области // Новости систематики низших растений. СПб., 1999. Т. 33. С. 130-138.
8. Княжева Л. А. Стволовые лишеносинузии в темнохвойных лесах на юге Приморского края // Споровые растения Советского Дальнего Востока. Труды Биолого-Почвенного института. 1974. Т. 22. С. 132-137.

9. Макрый Т. В. Эпифитные лишайники Байкальского хребта // Ботан. журн. 1985. Т. 70, №11. С. 1441-1451.
10. Малышева Н. В. Флора лишайников Татарской АССР: автореф. дис. ... канд-та биол. наук. Л., 1979. 22 с.
11. Малышева Н. В., Шмидт В. М., Голубкова Н. С. Лишайники Татарии. II. Экологическое распределение лишайников по субстратам. Роль субстрата в географическом распространении лишайников. // Вестник ЛГУ. Серия Биол. Л., 1980. Вып. 3, №15. С. 45-55.
12. Пыстина Т. Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 240 с.
13. Седельникова Н. В. Лишайники в структуре темнохвойных лесов Алтая и Кузнецкого нагорья // Ботан. журн. 1993. Т. 78, №10. С. 23-31.
14. Селиванова-Городкова Е. А. Эпифитные лишайники как дополнительный корм для диких копытных на Южном Урале // Труды Института биологии УФ АН СССР. Свердловск, 1965. Вып. 42. С. 113-120.
15. Физико-географическое районирование Башкирской АССР. Уфа, 1964. 117 с.
16. Жудова П. П. Геоботаническое районирование Башкирской АССР. Уфа, 1966. 152 с.
17. Eriksson O. E. Outline of the ascomycota – 2006 // Systema Ascomycetum, 2005. Vol. 12. P. 1-82.
18. Santesson R. The Lichens and Lichenicolous Fungi of Sweden and Norway. SBT-förlaget, Lund. 1993. 240 p.
19. Fattynowich, Wiesław The lichens of Western Pomerania (NN Poland). An ecological study // Polish Botanical Studies. 1992. №4. P. 1-85.
20. Мухин В. А., Ушакова Н. В. Базовые таксономические спектры ксилотрофных базидиомицетов // Грибные сообщества лесных экосистем. Москва-Петрозаводск, 2004. Т. 2. С. 5-16.