

На правах рукописи

Теплых Алексей Александрович

**СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЛИШАЙНИКА
PSEUDEVERNIA FURFURACEA (L.) ZOPF В
СОСНЯКАХ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ**

03.02.08 – экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань – 2011

Диссертация выполнена на кафедре ботаники и микологии
ГОУ ВПО «Марийский государственный университет»

- Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Глотов Николай Васильевич
- Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
Пчелкин Алексей Васильевич
(ГУ «Институт глобального климата и
экологии Росгидромета и РАН»)
- кандидат биологических наук, доцент
Фардеева Марина Борисовна
(ФГОУ ВПО «Казанский (Приволжский)
федеральный университет»)
- Ведущая организация: ГОУ ВПО «Нижегородский государственный
университет им. Н.И. Лобачевского»

Защита состоится «9» июня 2011 г. в _____ часов на заседании
диссертационного совета ДМ 212.081.19 при ФГОУ ВПО «Казанский
(Приволжский) федеральный университет» по адресу: 420008, г. Казань,
ул. Кремлевская, 18.

Факс: (843) 238-76-01; e-mail: attestat.otdel@ksu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им.
Н.И. Лобачевского Казанского (Приволжского) федерального
университета.

Автореферат разослан «___» мая 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук,
доцент

Р.М. Зелеев

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Популяционно-онтогенетическое направление получило широкое распространение при изучении различных групп растений и животных. Популяционные исследования лишайников начаты сравнительно недавно (Hilmo, 1994; Gauslaa, 1997; Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 1999, 2001; Плюснин, 2004; Михайлова, 2005; Суетина, Богданов, 2006; Tarasova et al., 2008). Сформулированы основные представления об объеме популяции у лишайников и особенностях выделения отдельных особей (Михайлова, 2004; Глотов, Суетина, 2005). Концепция дискретного описания онтогенеза растений (Т.А. Работнов, А.А. Уранов) и связанное с ней популяционно-онтогенетическое направление исследований распространены на популяции лишайников (Суетина и др., 1996; Суетина, 1999; Suetina, 2008). Популяционный подход используется как один из методов лишеноиндикации (Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 2001). В то же время в литературе мало данных о важнейших экологических особенностях популяций лишайников. Так, для эпифитных лишайников не известны закономерности распределения слоевищ отдельных видов по стволу, изменчивость этого распределения в разных экологических условиях. Не изучена изменчивость сезонного и годового роста слоевищ. Для лишайников, у которых возможно и половое, и вегетативное размножение, нет даже грубых количественных оценок распространенности образования апотециев. С этой точки зрения, представляется перспективным изучение структуры популяций *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, доминанта эпифитных лишайниковых группировок в сосновых лесах.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы является исследование структуры популяций лишайника *Pseudevernia furfuracea* в сосняках Республики Марий Эл.

В работе были поставлены следующие задачи:

1. Охарактеризовать в разных экологических условиях (тип леса, вид деревьев, возраст деревьев, высота на стволе, экспозиция)
 - распределение числа слоевищ по стволу,
 - возрастно-виталитетную структуру популяций,
 - размерную изменчивость слоевищ *P. furfuracea*.
2. Оценить величину сезонных и годовых приростов слоевищ кустистой и листоватой форм *P. furfuracea*.
3. Дать количественную оценку частоты встречаемости апотециев в природных популяциях *P. furfuracea*.

Научная новизна. Впервые показаны особенности распределения слоевищ по стволу, возрастно-виталитетная и размерная структура по-

пуляций *P. furfuracea* на разных высотах и экспозициях ствола внутри древостоя, в разных типах леса, в местообитаниях с различным положением в рельефе, на деревьях разного возраста и на разных субстратах. С помощью наблюдений за маркированными слоевищами *P. furfuracea* дана оценка сезонного и годичного прироста слоевищ. Впервые показано, что частота генеративных слоевищ *P. furfuracea* с апотециями может достигать в популяции 1-4%.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты могут быть использованы при планировании исследований по популяционной лихенологии. Результаты исследований годичного прироста слоевищ *P. furfuracea*, распространения по стволу и возрастно-виталитетного состава слоевищ *P. furfuracea* на разных субстратах, на деревьях разного возраста и встречаемость слоевищ с апотециями на территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» опубликованы в Летописи природы (2008-2011). Материалы диссертации используются в лекционном курсе «Лихенология» на биолого-химическом факультете Марийского государственного университета.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Положение на стволе (высота и экспозиция), положение дерева в древостое и рельефе, вид и возраст дерева, тип леса оказывают существенное влияние на численность и размерную структуру слоевищ *P. furfuracea*.

2. При разных возрастных спектрах на разных участках распределения жизненности в одинаковых возрастных состояниях оказываются сходными.

3. Более интенсивный рост слоевищ *P. furfuracea* наблюдается в летне-осенний период по сравнению с зимне-весенним.

Апробация работы. Результаты диссертации были доложены на Межрегиональной научно-практической конференции «Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных регионов» (Йошкар-Ола, 2006), на II Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2006), на научной конференции преподавателей МарГУ по итогам научно-исследовательской работы (Йошкар-Ола, 2006), на IX Всероссийском популяционном семинаре (Уфа, 2006), на Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: от Арктики до Антарктики» (Екатеринбург, 2007), на Международном совещании «Лишайники бореальных лесов» (Сыктывкар, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, 1 из них в издании списка ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Общий объем работы 153 страницы. В тексте диссертации приведены 14 таблиц и 86 рисунков. Список литературы содержит 212 источников, из них 49 иностранных.

Проведение исследований поддержано грантами РФФИ «Исследование внутривидовой эколого-генетической гетерогенности (на примере некоторых видов растений и лишайников)» 06-04-49191-а и «Приспособленность и ее компоненты в природных популяциях некоторых видов растений и лишайников» 09-04-00780-а, грантом МарГУ (задание Минобрнауки РФ, 2007-2009).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ТАКСОНОМИЯ И ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *PSEUDEVERNIA FURFURACEA*

В главе дается характеристика *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf: систематическое положение, морфолого-биологические особенности, особенности химического состава, распространение и применение.

Из описанных форм *P. furfuracea* (Жотлов, 1996) на территории Республики Марий Эл распространена ф. *furfuracea*, лопасти которой с завернутыми вниз краями; верхняя поверхность с густыми и длинными, простыми или кораллоподобно разветвленными изидиями (рис. 1 А).

На территории Республики Марий Эл в пос. Старожильск и его окрестностях Г.А. Богдановым и затем в окрестностях г. Звенигово нами обнаружена новая форма псевдэвернии – ф. *foliacea*, слоевища которой сохраняют листоватую жизненную форму на протяжении всего онтогенеза (рис. 1 Б).



А



Б

Рис. 1. Кустистая (А) и листоватая (Б) формы *Pseudevernia furfuracea*.

Даже у мощных разросшихся слоевищ, образующих крупные листоватоподобные лопасти, последние лишь приподняты над поверхностью субстрата, но не образуют ортотропных кустистых структур (Суетина и др., 2007).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе приводится краткая характеристика климата и физико-географических условий Республики Марий Эл.

Лесистость территории Республики Марий Эл составляет около 52%. Сосняки занимают 456,5 тыс. га (40,6%): наиболее распространены сосняки зеленомошные, брусничные, черничные, лишайниково-мшистые, кустарничково-сфагновые (Смыков, 2008; Демаков, Смыков, 2009).

Для исследования *Pseudevernia furfuracea* было заложено 13 пробных площадей: в ГПЗ «Большая Кокшага» – №№ 1-2, 13, в Старожильском участковом лесничестве ГУ РМЭ «Пригородное лесничество» – №№ 3-5, 11-12 в НП «Марий Чодра» пробные площади – №№ 6-10.

Пробные площади № 1, 2, 12, 13 – сосняки зеленомошные, № 3 – сосняк черничный, № 4 – сосняк кустарничково-сфагновый, № 5 – березняк осоково-белокрыльниково-сфагновый, № 6 – сосняк брусничный, № 7, 10 – сосняки вейниково-брусничные, № 8, 9 – сосняк лишайниково-мшистый, № 11 – сосняк овсяново-полевищевый. Для пробных площадей приводятся основные таксационные характеристики. По экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) изученные местообитания характеризуются увлажнением почв от болотно-лесолугового до свежелесолугового, уровнем освещенности от светлых лесов до полуткрытых пространств.

При изучении распределения слоевищ по стволу на разных высотах ствола (0-0,5 м, 0,5-1 м, ..., 3,5-4 м) с учетом экспозиции (север, восток, юг, запад) подсчитывали число особей *P. furfuracea* и оценивали покрытие каждой особи с помощью сетки 10×10 см (Инсаров, 1982; Инсаров, Пчелкин, 1983). Определение онтогенетических состояний (v_1 , v_2 , g_1 , g_2 , g_3 , ss , s) и жизненности (низкая, нормальная, высокая) слоевищ проводили по методике Ю.Г.Суетиной (2006). Всего обследовано 263 дерева сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (12262 слоевища), 10 деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth) (631 слоевище) и 20 деревьев березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) (399 слоевищ).

Изучение роста кустистых слоевищ проводили методами повторных измерений (Корчагин, 1960). На лопасти слоевища, в разных частях от основания до верхушки, через определенные промежутки делались отметки гелевой пастой. При повторных измерениях циркулем между нанесенными отметками определяли величину прироста (мм).

При изучении роста листоватых слоевищ использовали методы зарисовки контуров слоевища и фотографирования (Корчагин, 1960; Горбач, Кобзарь, 1981; Purvis et al, 2002). Метод зарисовки контуров слоевища: к поверхности слоевища прикладывается прозрачная бумага и на ней обрисовывается его контур. Повторная зарисовка этих же слоевищ дает возможность учесть площадь (см^2) их годового прироста. При использовании метода фотографирования на поверхность слоевища накладывалась квадрат-сетка 10×10 см и слоевище фотографировали цифровым фотоаппаратом.

Для изучения годового прироста массы сбор слоевищ проводили с живых ветвей сосны обыкновенной и ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.). За возраст слоевищ принимали возраст ветвей, с которых они собраны (Корчагин, 1960). Возраст ветвей определяли по числу годовых колец на поперечном разрезе. При сборе нескольких слоевищ с одной ветви в анализе учитывали самое крупное слоевище, так как слоевища меньших размеров, возможно, заселялись позднее. Слоевища отделяли от субстрата, сушили в сушильном шкафу в течение 3 часов и взвешивали на электронных весах ВЛА-200г-М с точностью до 0,0001 г.

При изучении связи величины проективного покрытия с массой слоевища было собрано по 50 слоевищ кустистой формы с сосны обыкновенной и березы повислой и 50 слоевищ листоватой формы с сосны обыкновенной. Образцы лишайников просушивали в сушильном шкафу в течение 9 часов при температуре 105°C , после чего взвешивали на электронных весах с точностью до 0,01 г. Связь проективного покрытия с массой слоевища у кустистых на сосне и березе и листоватых на сосне описывается линейной зависимостью, коэффициент детерминации равен 0,98, 0,93 и 0,95, соответственно.

При анализе данных использовались различные статистические методы (Янко, 1961; Глотов и др., 1982; Sokal, Rohlf, 1995): дисперсионный анализ, линейная регрессия, точный критерий для таблиц $R \times C$, ранговый коэффициент корреляции Спирмена, критерий знаков, критерий χ^2 .

Статистический анализ проводили с применением пакета компьютерных программ «STATISTICA» (версия 5.11).

ГЛАВА 3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СЛОЕВИЦ ПО СТВОЛУ И ВОЗРАСТНО-ВИТАЛИТЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *PSEUDEVERNIA FURFURACEA*

Разновозрастный сосняк. Исследование проводилось в сосняке зеленомошном. Древостой разновозрастный, представлен двумя классами возраста: 60-80 лет (IV класс возраста) и 100-120 лет (VI класс возраста).

Дисперсионный анализ числа слоевиц на дереве (факторы: класс возраста деревьев, экспозиция, высота распространения слоевиц) не выявил эффекта экспозиции. Эффекты высоты и класса возраста деревьев статистически высоко значимы ($P=2,5 \times 10^{-7}$, $P=1,6 \times 10^{-9}$, соответственно), также значимо взаимодействие класс возраста-высота ($P=4,3 \times 10^{-23}$). Это видно на рисунке 2: на соснах 60-80 лет максимальное число слоевиц *P. furfuracea* приходится на высоту ствола 0,5-1 м с последующим падением на более высоких участках ствола, в то время как на деревьях возраста 100-120 лет наблюдается систематическое увеличение числа слоевиц с увеличением высоты до 3,5 м.

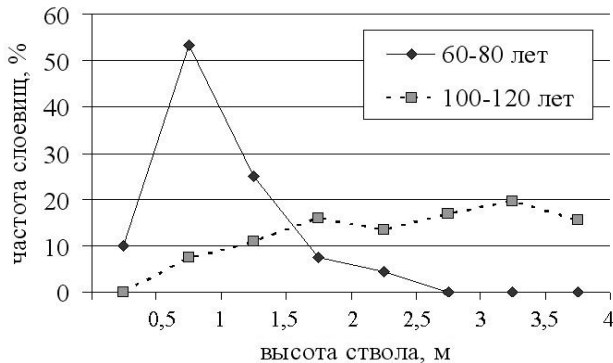


Рис. 2. Распределение слоевиц *P. furfuracea* по высоте ствола на деревьях разного класса возраста.

Очевидно, это обусловлено изменениями структуры корки. У 60-80-летних деревьев сосны в основании ствола корка груботрещиноватая, выше по стволу она сменяется мелкопластинчатой (до высоты ствола 1 м), а в средней и верхней частях ствола тонкой отслаивающейся (Лесная таксация ..., 1991), и это затрудняет закрепление и развитие на ней зачатков слоевиц (Рябкова, 1981). У деревьев 130-150 лет в основании ствола корка пластинчатая, широкопродолговатая (Пчелин, 2007), и

здесь закрепление слоевищ довольно затруднительно; выше пластинчатая корка сменяется мелкопластинчатой, достигающей половины высоты дерева.

На деревьях разного класса возраста распределения онтогенетического и виталитетного состава слоевищ не различаются, не различаются они и на разных высотах и экспозициях ствола ($P=0,12-0,29$). Однако различаются ($P=0,02$, $P=0,008$) распределения онтогенетического и виталитетного состава на разных деревьях 60-80 лет. На разных деревьях 100-120 лет различается виталитетный ($P=0,002$), но не различается онтогенетический состав слоевищ.

Максимальное число слоевищ приходится на v_2 -возрастное состояние (43,2%; 39,6%, соответственно), за которым следуют g_1 (19,1%; 30,7%), g_2 (23,3%; 23,8%) и v_1 (14,9%; 5,8%) возрастные состояния. Во всех возрастных состояниях лидирующее положение занимает нормальная жизненность.

Размеры слоевищ *P. furfuracea* на разных деревьях возраста 60-80 лет различаются ($P=8,7 \times 10^{-17}$), для слоевищ на деревьях 100-120 лет данная зависимость не выявлена ($P=0,06$). Наибольшее число слоевищ на деревьях имеют размеры до 1 см^2 , с увеличением размеров слоевищ уменьшается частота их встречаемости (рис. 3). Можно видеть, что распределения резко асимметричны, они различаются статистически значимо ($P=0,006$) за счет частоты слоевищ размером до 1 см^2 ($P=1,4 \times 10^{-6}$), в то время как частоты слоевищ остальных размеров на деревьях разного класса возраста не различаются ($P=0,61$).

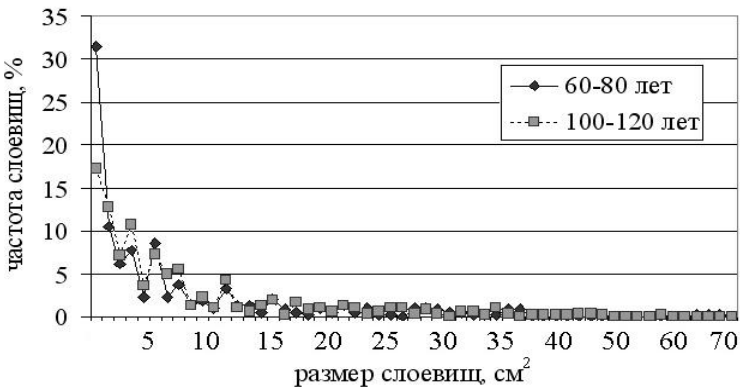


Рис. 3. Размеры слоевищ *P. furfuracea* на деревьях разного класса возраста.

Сосна обыкновенная и береза повислая в сосняке зеленомошном. Для изучения распределения по стволу и возрастно-виталитетного состава на разных субстратах в сосняке зеленомошном было выбрано 10 берез и находящихся рядом с ними 10 сосен.

При измерении уровня освещенности стволов было установлено, что максимальный уровень средней дневной освещенности наблюдался на южной стороне ствола (4,15 тыс. люкс), меньше на восточной и западной (3,58 и 3,07 тыс. люкс, соответственно), минимальный на северной экспозиции (1,62 тыс. люкс). Наблюдается тенденция увеличения освещенности с 2,85 тыс. люкс на высоте 0,5 м до 3,08 и 3,38 тыс. люкс на высотах 1,0 и 1,5 м, соответственно.

Дисперсионный анализ числа слоевищ на дереве (факторы: экспозиция, высота распространения по стволу, субстрат) не выявил эффекта экспозиции ни на сосне, ни на березе ($P=0,42$, $P=0,92$), хотя проявляется тенденция к большому числу слоевищ на южной стороне ствола. Эффекты высоты и субстрата статистически высоко значимы ($P<10^{-7}$), на 5%-м уровне значимо и взаимодействие высота-субстрат ($P=0,03$). Это хорошо видно из рисунка 4: практически совпадает число слоевищ на сосне и на березе на начальной высоте 0-0,5 м, максимальное число слоевищ находится на высоте 0,5-1 м, на последующих высотах число слоевищ на сосне систематически уменьшается, в то время как на березе эти значения всегда выше и остаются примерно на одном уровне.

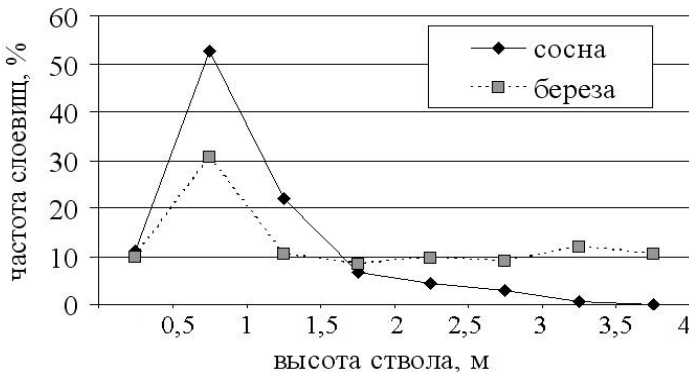


Рис. 4. Распределение слоевищ *P. furfuracea* по стволу сосны и березы.

Поскольку, как отмечалось выше, освещенность на высоте 1,5 м выше, чем на высоте 1 м, такой вид кривых и различия между субстра-

тами объясняются особенностями структуры корки сосны и березы и изменениями ее с высотой. У 60-80-летних деревьев сосны в основании ствола корка груботрещиноватая, выше по стволу она сменяется мелкопластинчатой (до высоты ствола 1 м), а в средней и верхней частях ствола тонкой отслаивающейся (Лесная таксация ..., 1991), у березы повислой также в основании ствола образуется грубая трещиноватая корка (Данченко, 1990; Коновалов, 2002; Пчелин, 2007). На исследуемом участке деревья березы повислой представлены по классификации А.С. Яблокова (1962) гладкокорой формой. У гладкокорой формы березы повислой корка без трещин почти по всему стволу, лишь на высоту до 1 м поднимаются небольшие трещины, неглубоко заходящие в корку и исчезающие выше по стволу (Яблоков, 1962).

Отсутствие различий в распределении слоевищ на разных экспозициях ствола, возможно, связано с оптимальным уровнем освещенности для роста и развития слоевищ *P. furfuracea* на всех экспозициях ствола.

На разных субстратах возрастный и виталитетный состав слоевищ *P. furfuracea* не различаются ($P=0,12$; $P=0,29$, соответственно), также не различаются распределения возрастного и виталитетного состава на разных деревьях сосны и березы ($P=0,71$; $P=0,82$). Максимальное число слоевищ на обоих субстратах приходится на v_2 -возрастное состояние (59,3% на сосне; 53,1% на березе), за которой следуют g_2 (15,6%; 17,9%), g_1 (13,1%; 17,6%) и v_1 (12%; 11,4%). Во всех возрастных состояниях лидирующее положение занимает нормальная жизненность, кроме слоевищ g_1 на сосне, где незначительно преобладают особи низкой жизненности.

Размеры слоевищ не различаются на разных субстратах ($P=0,44$) и деревьях ($P=0,72$). Наибольшее число слоевищ (41,3%) имеют размеры до 1 см², с увеличением размеров слоевищ уменьшается частота их встречаемости. Размеры слоевищ на сосне и березе не различаются на разных экспозициях ствола ($P=0,08$, $P=0,16$, соответственно), но увеличиваются с высотой ствола ($P=0,006$, $P=3,9 \times 10^{-6}$).

Так как слоевища в каждом возрастном состоянии имеют различные жизненности (низкую, нормальную и высокую), возникает вопрос о различии в размерах слоевищ разных жизненностей в пределах одного возрастного состояния. У слоевищ v_1 -возрастного состояния различий в размерах разных жизненностей не выявлено, в v_2 , g_1 и g_2 размеры слоевищ низкой и нормальной жизненностей не различаются, но отличаются от слоевищ высокой жизненности ($P=0,02-4,7 \times 10^{-11}$) (рис. 5). Отсутствие различий в размерах слоевищ разных жизненностей в v_1 состоянии связано с незначительными темпами прироста на начальных этапах онтогенеза, в дальнейшем различия в приросте слоевищ низкой и нормаль-

ной жизненности по отношению к особям высокой жизненности становятся более выраженными.

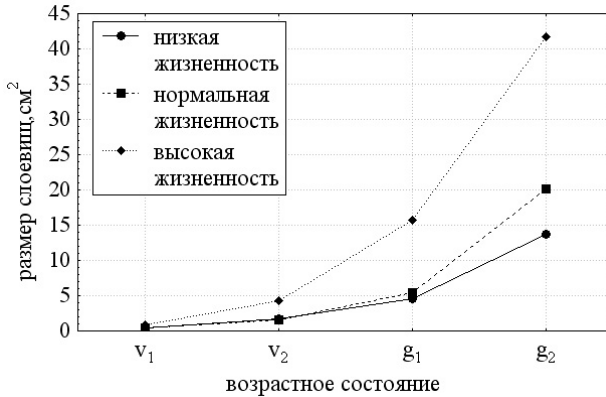


Рис. 5. Размеры слоевищ *P. furfuracea* разной жизненности.

Верховое болото. Исследования проводились на верховом болоте, через болото был заложен профиль длиной 236 м, последовательно проходящий с востока на запад через сосняк черничный, сосняк кустарничково-сфагновый и березняк осоково-белокрыльничково-сфагновый.

При измерении уровня освещенности было установлено, что различия в уровне освещенности в сосняке черничном и березняке статистически не значимы ($P=0,38$), но отличаются от освещенности в сосняке кустарничково-сфагновом ($P<10^{-15}$). Уровень освещенности 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 (рис. 6).

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).

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 дерево ($P=3,1 \times 10^{-2}$; $P < 10^{-15}$) и все взаимодействия ($P=0,04-4,3 \times 10^{-12}$).

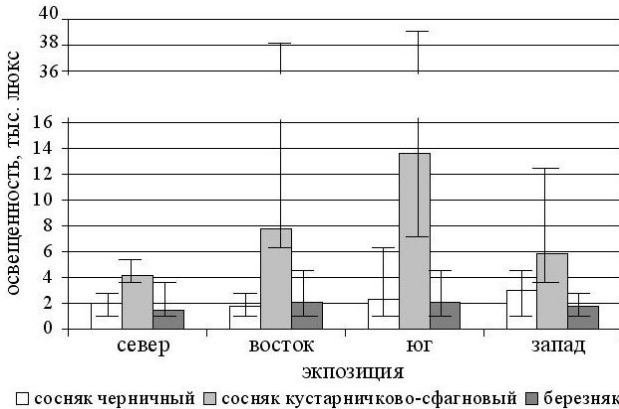


Рис. 6. Уровень освещенности деревьев 14-15 июня 2006 г. на разных участках верхового болота. Показаны значения медиан и их 95% доверительные интервалы.

В сосняке черничном наблюдается максимум частоты слоевищ на высоте 1-1,5 м с последующим систематическим падением. В сосняке кустарничково-сфагновом, 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 характерен монотонный рост числа слоевищ при увеличении высоты до 3,5 м.

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 (рис. 7).

Особенности распределения слоевищ по высоте ствола и по экспозициям в разных местообитаниях определяются, по-видимому, разными локальными уровнями освещенности и особенностями строения корки. Смещение максимальной частоты слоевищ с южной экспозиции на западную в сосняке черничном и на восточную в березняке обусловлено, по-видимому, лучшей освещенностью стволов именно при этих экспозициях в данных конкретных условиях местообитаний. Смещение мак-

симальной частоты слоевищ в сосняке кустарничково-сфагновом на менее освещенную северную экспозицию связано, очевидно, с избыточной освещенностью, которая может отрицательно влиять на физиологическое состояние лишайников (Плакунова, Плакунова, 1986).

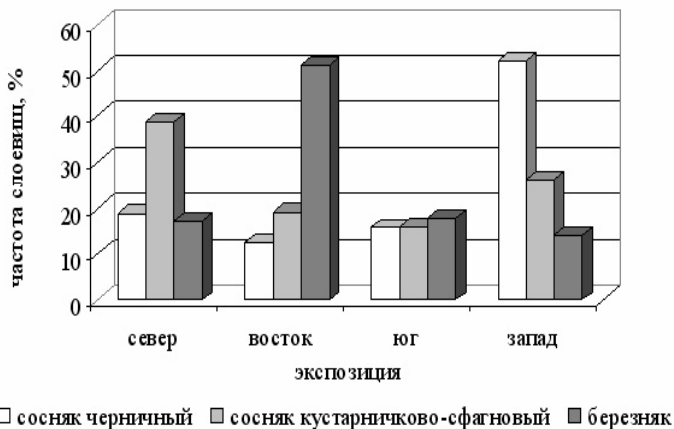


Рис. 7. Распределение числа слоевищ на разных экспозициях ствола на разных участках верхового болота.

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 слоевища v_2 -возрастного состояния (47,6%; 58,3% и 39,2%, соответственно), меньше частота генеративных слоевищ – g_1 (19%; 20,8% и 26%), g_2 (22,4%; 15,6% и 31,6%), еще меньше слоевищ v_1 -возрастного состояния (9,5%; 5% и 2,4%). Старые генеративные, субсенильные и сенильные особи встречаются редко (менее 1,5%). В виталитетном распределении максимум приходится на нормальную жизненность v_2 -возрастного состояния, причем нормальная жизненность лидирует во всех возрастных состояниях на всех участках, кроме сосняка черничного и березняка, где в g_1 -возрастном состоянии незначительно преобладает низкая жизненность.

Размеры слоевищ во всех типах леса различаются ($P=9,7 \times 10^{-14}$). Размеры слоевищ выше в березняке (медиана 7 см^2) по сравнению с сосня-

ком кустарничково-сфагновым ($5,1 \text{ см}^2$) и сосняком черничным ($4,6 \text{ см}^2$).

Наибольшая доля слоевищ меньших размеров (меньше 1 см^2) в сосняке черничном составляет 32%, с увеличением размеров слоевищ уменьшается их численность, слоевища более 20 см^2 составляет 3,2%; в сосняке кустарничково-сфагновом и березняке доля слоевищ до 1 см^2 составляет 17,4% и 15,8%, соответственно, слоевища более 20 см^2 – 1,9% и 9%.

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 ствола, в березняке размеры слоевищ увеличиваются до высоты 2,5 м, выше по стволу наблюдается уменьшение размеров, для сосняка кустарничково-сфагнового данная зависимость не выявлена.

При изучении зависимости распределения размеров слоевищ различных возрастных состояний в разных типах леса было установлено, что во всех типах леса с увеличением размеров слоевища происходит закономерная смена слоевищ разных возрастных состояний: v_1 v_2

g_1 g_2 .

Сосняки с различным положением в рельефе. Исследование распределения по стволу и возрастно-виталитетной структуры популяции *P. furfuracea* в сосняках с различным положением в рельефе проводили на находящихся рядом повышении в сосняке брусничном и в понижении в сосняке вейниково-брусничном; также на находящихся рядом повышении и понижении сосняка лишайниково-мшистого.

Численность слоевищ в сосняках брусничном и вейниково-брусничном отличается от значений на повышении и понижении сосняка лишайниково-мшистого ($P=6,7 \times 10^{-10}$), численность слоевищ в сосняках брусничном и вейниково-брусничном не различается ($P=0,09$), также не различается численность на повышении и понижении сосняка лишайниково-мшистого ($P=0,99$).

Число слоевищ на дереве в сосняке брусничном и сосняке вейниково-брусничном варьирует от 0 до 186, медиана распределения равна 29 слоевищам на дереве; на повышении и понижении сосняка лишайниково-мшистого число слоевищ варьирует от 7 до 324 слоевищ, медиана – 97 слоевищ.

Для сосняка лишайниково-мшистого показано (Суетина, 2005), что нижняя и верхние границы поселения слоевищ на повышении ($0,36 \pm 0,02$; $2,25 \pm 0,11$, соответственно) ниже, чем в понижении

(0,42±0,01; 3,06±0,18). Верхняя граница распространения слоевищ по стволу сосны зависит от верхней границы мелкопластинчатой корки как на повышении ($r_s=0,44$; $P=0,03$), где верхняя граница мелкопластинчатой корки ниже (4,19±0,28) по сравнению с понижением (7,19±0,49), так и в понижении ($r_s=0,5$; $P=0,008$) (Суетина, 2005).

Верхняя граница распространения слоевищ по стволу зависит от верхней границы мелкопластинчатой корки на повышении в сосняке брусничном ($r_s=0,49$; $P=0,02$), для понижения в сосняке вейниково-брусничном данная зависимость не выявлена ($r_s=0,31$; $P=0,21$) (Суетина, Теплых, 2004).

Во всех исследуемых местообитаниях число слоевищ скоррелировано с длиной окружности ствола (сосняк брусничный $r_s=0,39$; $P=0,046$; сосняк вейниково-брусничный $r_s=0,56$; $P=0,002$; сосняк лишайниково-мшистый: повышение $r_s=0,44$; $P=0,02$, понижение $r_s=0,65$; $P=0,0007$).

В сосняке брусничном и вейниково-брусничном, распределения слоевищ различаются по высотам ($P=5,2 \times 10^{-21}$; $P=1,9 \times 10^{-19}$, соответственно) и экспозициям ствола ($P=0,003$; $P=4,5 \times 10^{-5}$), также высоко статистически значимым оказывается фактор дерево ($P < 10^{-15}$; $P=7,6 \times 10^{-30}$).

В сосняке брусничном на высоте до 0,5 м число слоевищ составляет 2,9%, наибольшее число слоевищ на высоте 0,5-1 м (37,7%), в сосняке вейниково-брусничном слоевищ до 0,5 м не обнаружено, наибольшее число слоевищ на высоте 1-1,5 м (47,3%) (рис. 8), очевидно, что это связано с более низким уровнем освещенности в сосняке вейниково-брусничном, в результате чего максимум слоевищ сместился на более высокий участок ствола.

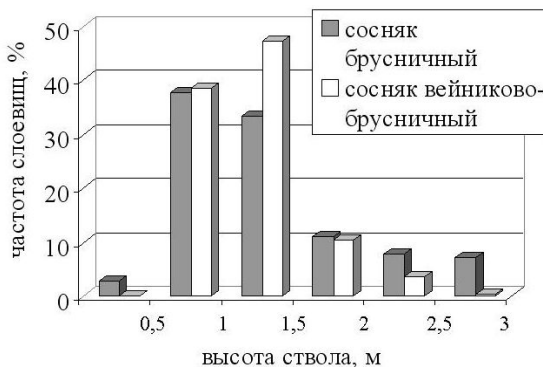


Рис. 8. Распределение слоевищ *P. furfuracea* на разных высотах ствола в сосняке брусничном и вейниково-брусничном.

В сосняке брусничном и сосняке вейниково-брусничном наибольшее число слоевищ находится на южной экспозиции (38%; 43%, соответственно), за ней следуют западная (36,2%; 32,8%), восточная (15,4%; 12,7%) и северная (10,4%; 11,5%), причем максимальная численность слоевищ на южной экспозиции находится на всех высотах ствола. Нахождение максимальной численности слоевищ на южной экспозиции, возможно связано с оптимальным для *P. furfuracea* уровнем освещенности в этих условиях местообитаний.

В повышении и понижении сосняка лишайниково-мшистого число слоевищ различается на разных высотах ствола ($P < 10^{-15}$; $P = 1,5 \times 10^{-24}$, соответственно), но не различается на разных экспозициях ствола ($P = 0,81$; $P = 0,64$). На обоих участках наибольшее число слоевищ на высоте ствола 0,5-1 м (повышение – 46,7%; понижение – 29,6%). На повышении на высоте ствола до 0,5 м находится 14,3% слоевищ, на высотах выше 2,5 м менее 1%, на понижении до 0,5 м приходится 4,2% слоевищ, на высотах выше 1,5 м число слоевищ значительно выше по сравнению с повышением (рис. 9).

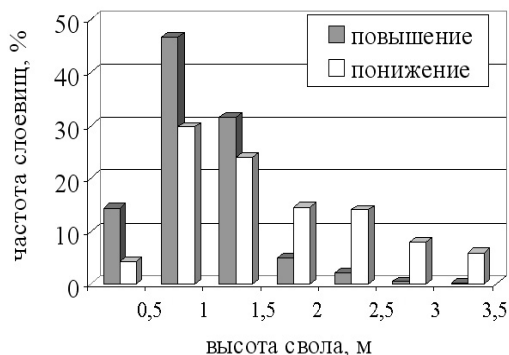


Рис. 9. Распределение слоевищ *P. furfuracea* на разных высотах ствола в повышении и понижении сосняка лишайниково-мшистого.

Отсутствие различий в распределении слоевищ на разных экспозициях ствола указывает на оптимальную освещенность стволов деревьев для *P. furfuracea* в этих условиях местообитания.

Возрастно-виталитетный состав слоевищ на разных пробных площадях различается ($P = 0,002$), для жизнестойкости данная зависимость не выявлена ($P = 0,13$).

В сосняке брусничном и вейниково-брусничном возрастной и виталитетный состав не различаются ($P=0,45$; $P=0,98$, соответственно), также не выявлены различия в возрастном и виталитетном составе на разных деревьях ($P=0,27$; $P=0,15$). Наибольшее число слоевищ находятся в v_2 -возрастном состоянии (48%; 59,2%, соответственно), за которым следует g_1 (23,7%; 24,2%), g_2 (20,6%; 9,6%) и меньше всего слоевищ в v_1 -возрастном состоянии (7,7%; 6,9%).

В повышении и понижении сосняка лишайниково-мшистого возрастной состав различается ($P=0,02$) за счет частот в v_1 (4,1% на повышении, 18,8% в понижении) и g_2 -возрастного состояния (24,4% и 12% соответственно), в v_2 (47,5%; 40,6%) и g_1 (23,8%; 28,5%) частоты слоевищ остаются сходными; для жизнестойкости данная зависимость не выявлена ($P=0,57$). В понижении возрастной ($P=0,01$) и виталитетный ($P=0,02$) состав на разных деревьях различаются, для повышения данная зависимость не выявлена ($P=0,14$; $P=0,61$).

Размеры слоевищ на разных пробных площадях различаются ($P=2,2 \times 10^{-30}$). Размеры слоевищ сосняков лишайниково-мшистых не различаются между собой (Шеффе-тест) ($P=0,15$), но отличаются от размеров слоевищ сосняка брусничного ($P=3,6 \times 10^{-13}$; $P=1,2 \times 10^{-18}$) и вейниково-брусничного ($P=9,02 \times 10^{-9}$; $P=5,6 \times 10^{-5}$), размеры которых также различаются между собой ($P=3,7 \times 10^{-26}$). На всех пробных площадях наибольшее число слоевищ имеют размеры до 1 см².

Наибольшая доля слоевищ меньших размеров (до 1 см²) в сосняке вейниково-брусничном (60,4%), с увеличением размеров слоевищ уменьшается их встречаемость, слоевища более 20 см² составляют 0,9%; в сосняке брусничном и лишайниково-мшистом доли слоевищ до 1 см² составляет 39,4% и 51,2%, соответственно, слоевища более 20 см² – 4,1% и 2,5%. На всех пробных площадях наблюдается увеличение размеров слоевищ с увеличением высоты ствола.

ГЛАВА 4. РОСТ СЛОЕВИЩ *PSEUDEVERNIA FURFURACEA*

При изучении связи массы слоевищ с возрастом на живых ветвях сосны обыкновенной было собрано 40 слоевищ и на живых ветвях подраста ели европейской было собрано 51 слоевище *P. furfuracea* кустистой формы. Коэффициент детерминации и на сосне (0,74; $P=1,4 \times 10^{-12}$), и на ели ($R^2=0,56$; $P=2,1 \times 10^{-10}$) достаточно высок и свидетельствует о достаточной точности описания связи линейной зависимостью, особенно если учесть возможное завышение возраста некоторых слоевищ, поселившихся на данной ветви позже.

Интерес представляет не столько величина приращения с возрастом массы слоевищ, сколько площади (проективное покрытие) слоевищ. Эту задачу можно решить, используя данные о соотношении массы и площади слоевищ. Результаты показаны на рис. 10. Можно видеть, что за 11 лет площадь слоевища в среднем достигает около 4 см^2 , годовой прирост площади составляет около $0,5 \text{ см}^2/\text{год}$.

Для изучения сезонного (и годичного) прироста размера слоевищ *P. furfuracea* были замаркированы особи кустистой (ПП 12, 30 особей; ПП 13, 20 особей) и листоватой (ПП 10, 20 особей) форм. На всех участках четко выявляется общая тенденция: средние приросты размеров слоевищ за летне-осенний период систематически больше, чем за зимне-весенний ($P < 0,005$). Средние приросты слоевищ за зимне-весенний и летне-осенний периоды на пробной площади 13 показаны на рис. 11.

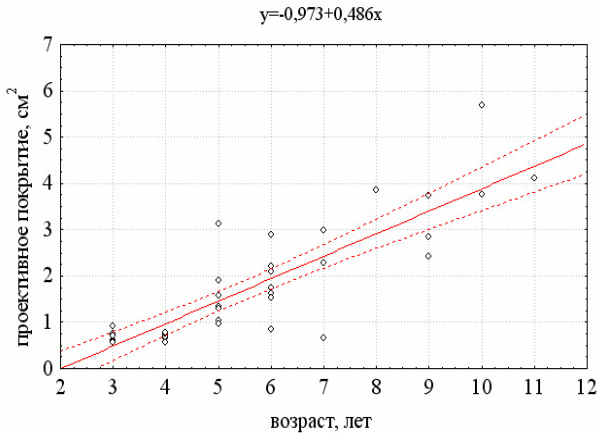


Рис. 10. Зависимость проективного покрытия слоевища *P. furfuracea* от возраста. Показан 95%-й доверительный интервал линии регрессии.

Прирост размеров слоевищ кустистой формы на ПП 13 за летне-осенний период в 6,4 раза больше, чем за зимне-весенний, на ПП 12 в 3,0 раза больше, для листоватой формы на ПП 11 – в 3,1 раза больше.

Рост слоевищ для данного конкретного материала хорошо описывается линейной зависимостью ($R^2=0,83-0,97$; $P < 0,01$ для всех выборок). Коэффициенты линейной регрессии различаются для слоевищ с ПП 11 и 12 лишь на 5%-м уровне значимости и оба коэффициента отличаются статистически значимо от коэффициента линейной регрессии для кустистых слоевищ с ПП 13 ($P < 0,001$). Насаждения пробных площадей 11 и

12 имеют лучшее освещение, чем пробная площадь 13, на них рост слоевищ *P. furfuracea* идет быстрее.

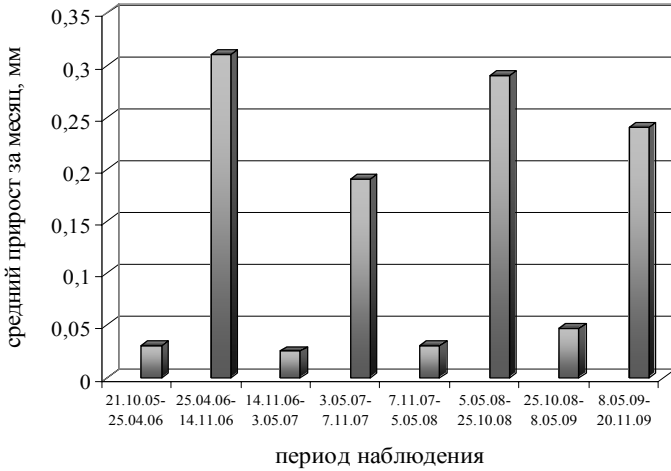


Рис. 11. Сезонная изменчивость прироста кустистых слоевищ в сосняке зеленомошном.

ГЛАВА 5. ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ У *PSEUDEVERNIA FURFURACEA*

В наших исследованиях на 5 пробных площадях и в различных частях Республики Марий Эл были обнаружены 199 слоевищ с 524 апотециями на 104 деревьях сосны обыкновенной и 18 деревьях березы повислой. В пределах пробных площадей слоевища с апотециями были распределены случайно ($P=0,09-0,43$), не выявлены тенденции к какому-либо предпочтительному размещению слоевищ с апотециями на разных высотах ($P>0,05$) и экспозициях ствола ($P>0,3$).

Слоевища с апотециями встречаются чаще (89,6%) на слоевищах g_2 -возрастного состояния по сравнению с g_1 (10,4%) ($P<0,01$). Распределения числа апотециев на слоевище и размеров апотециев представляют собой кривые с максимумом на 1 апотеции на слоевище (40,5%) и на классе наименьших значений размеров апотециев (33,6%).

Число апотециев на слоевище зависит от размера слоевища ($R^2=0,40$, $P=0,00002$).

Таким образом, слоевища с апотециями встречаются в природных популяциях нередко, их частота может достигать 4%; причем частоты в разных популяциях различаются статистически значимо.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключении приведены основные результаты изучения структуры популяций лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf и намечены пути дальнейших исследований.

ВЫВОДЫ

1. Общая численность слоевищ *P. furfuracea* на дереве и распределение слоевищ по стволу зависят от экспозиции и высоты на стволе, от положения дерева в древостое, вида и возраста дерева. Верхняя граница распространения слоевищ на сосне обыкновенной зависит от высоты поднятия мелкопластинчатой корки. Для деревьев в понижении рельефа максимальные показатели численности и проективного покрытия смещаются на более высокие участки ствола.

2. При разных возрастных спектрах на разных участках распределения жизненности в одинаковых возрастных состояниях оказываются сходными. На всех участках преобладают слоевища v_2 -возрастного состояния. Наибольшее число слоевищ *P. furfuracea* имеют нормальную жизненность.

3. Распределения размеров слоевищ *P. furfuracea* различаются в разных типах леса, на разных высотах ствола. На всех исследованных участках преобладают особи размером до 1 см².

4. Более интенсивный рост слоевищ *P. furfuracea* наблюдается в летне-осенний период по сравнению с зимне-весенним; годовой прирост слоевищ возрастом 3-11 лет составляет около 0,5 см².

5. Наряду с популяциями, в которых не обнаружены генеративные слоевища с апотециями, найдены популяции, в которых частота слоевищ с апотециями достигает 1-4%. Таким образом, половое размножение *P. furfuracea* не представляет редкости.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикация в журнале перечня ВАК

1. Теплых, А.А. Размерная структура слоевищ *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в сосняке зеленомошном / А.А. Теплых // Вестник Мо-

сковского государственного университета леса – Лесной вестник, 2010. – № 1 (70). – С. 14-17.

Публикации в других изданиях

2. Суетина, Ю.Г. Пространственное распределение особей *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в сосняке вейниковом / Ю.Г.Суетина, Н.В.Глотов, **А.А.Теплых** // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: сборник тез. докл. VI Всероссийского популяционного семинара. Нижний Тагил: Изд-во НТГПИ, 2002. – С. 164-166.

3. Суетина, Ю.Г. Распределение особей псевдоэвернии шелушащейся (*Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf) на сосне обыкновенной в сосняке зеленомошном / Ю.Г.Суетина, **А.А.Теплых** // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сборник материалов Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ. 2004. – С. 176-178.

4. Богданов, Г.А. Лишайники на сосне и берёзе подзоны хвойно-широколиственных лесов // Г.А.Богданов, Ю.Г.Суетина, **А.А.Теплых** // Современные аспекты экологии и экологического образования: материалы Всероссийской научной конференции. Казань, 2005. – С. 85-86.

5. **Теплых, А.А.** Пространственное распределение слоевищ *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в условия верхового болота / А.А.Теплых // Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных регионов. Сборник материалов межрегиональной научно-практической конференции. Йошкар-Ола, 2006. – С.123-126.

6. **Теплых, А.А.** Связь между проективным покрытием и биомассой слоевища лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf / А.А.Теплых // Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек республики Марий Эл и сопредельных регионов. Сборник материалов межрегиональной научно-практической конференции. Йошкар-Ола, 2006. – С. 127-128.

7. Глотов, Н.В. Изменчивость освещенности стволов сосны обыкновенной и березы повислой в условиях верхового болота / Н.В.Глотов, **А.А.Теплых** // Особь и популяция – стратегии жизни: Сб. матер. IX Всероссийского популяционного семинара. Уфа: Издательский дом ООО «Вилли Окслер», 2006. – Ч. 2. – С. 76-81.

8. Суетина, Ю.Г. Возрастно-виталитетная структура популяции лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в сосняке лишайниково-мошном / Ю.Г.Суетина, **А.А.Теплых** // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сборник материалов II всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. – С. 286-288.

9. **Теплых, А.А.** Структура популяции эпифитного лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf как индикатор экологических условий в сосняках / А.А.Теплых, И.В.Орлова // Научному прогрессу – творчество молодых: сборник материалов Всероссийской научной студенческой конференции по естественнонаучным и техническим дисциплинам. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – С. 230.

10. 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.

11. **Теплых, А.А.** Распределение слоевищ *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf по стволу сосны обыкновенной и березы пушистой в условиях верхового болота / А.А.Теплых // Экология: от Арктики до Антарктики. Материалы конференции молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2007. – С. 306-309.
http://ipae.uran.ru/pdf/mk/2007/teplykh_2007_p308-311.pdf

12. **Теплых, А.А.** Рост и биомасса слоевищ эпифитного лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf / А.А.Теплых // Международное совещание «Лишайники бореальных лесов» и Четвертая российская полевая лишенологическая школа: Материалы. Сыктывкар, 2008. – С. 197-204.

13. **Теплых, А.А.** Рост слоевищ *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf / А.А.Теплых // Роль особо охраняемых природных территорий в решении экологических проблем: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. – С. 116-117.

14. **Теплых, А.А.** Пространственная и возрастно-виталитетная структура популяции лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в условиях верхового болота / А.А.Теплых // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 3. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. – С. 143-158.

15. **Теплых, А.А.** Слоевища лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf с апотециями / А.А.Теплых // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 4. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2009. – С. 172-179.