

ФИТОМАССА ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ В ЛИСТВЕННИЧНОМ СМЕШАННОМ СООБЩЕСТВЕ

Проведена оценка эпифитной фитомассы лишайников для 5 пород деревьев (*Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*) в смешанном лиственничнике. Показано, что фитомасса эпифитов на хвойных породах (*Larix sibirica*, *Abies sibirica* и *Pinus sylvestris*) на 73% состоит из кустистых видов, на деревьях *Betula pendula* – равное соотношение кустистых (52%) и листоватых (48%) форм. На ветвях деревьев сосредоточено от 62% (*Betula pendula*) до 94% (*Picea obovata*) эпифитной фитомассы лишайников. Выражена прямая зависимость между фитомассой лишайников и возрастом деревьев для *Betula pendula* ($r^2=0,87$, $p < 0,05$) и *Pinus sylvestris* ($r^2 = 0,95$, $p < 0,05$), а также диаметром стволов и массой лишайников для *Pinus sylvestris* ($r^2 = 0,94$, $p < 0,05$) и *Abies sibirica* ($r^2=0,87$, $p < 0,05$).

Ключевые слова: фитомасса, эпифиты, кустистые и листоватые формы.

N.M. Kovalyova

THE EPIPHYTIC LICHEN PHYTOMASS IN THE LARCH MIXED CENOSIS

The lichen epiphytic phytomass assessment for 5 tree sorts (*Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*) in the larch mixed cenosis is conducted. It is shown that epiphyte phytomass on coniferous sorts (*Larix sibirica*, *Abies sibirica* and *Pinus sylvestris*) consists of 73% bushy types, there is an equal ratio of bushy (52%) and leaf (48%) forms on *Betula pendula* trees. There are from 62% (*Betula pendula*) to 94% (*Picea obovata*) of lichen epiphytic phytomass on tree branches. The direct dependence between the lichen phytomass and tree age for *Betula pendula* ($r^2=0,87$, $p < 0,05$) and *Pinus sylvestris* ($r^2 = 0,95$, $p < 0,05$), and between stem diameter and lichen mass for *Pinus sylvestris* ($r^2 = 0,94$, $p < 0,05$) and *Abies sibirica* ($r^2=0,87$, $p < 0,05$) is manifested.

Key words: phytomass, epiphytes, bushy and leaf forms.

Введение. В настоящее время имеется довольно обширная литература, посвященная накоплению фитомассы различными компонентами бореальных лесных сообществ. В основном при оценке фитомассы сообщества учитывается древостой без учета вклада нижних ярусов растительности (кустарничков, трав, мхов и лишайников). В свою очередь, не учтенным остается эпифитный покров, а также его изменение со временем или в результате каких-либо нарушений.

Для российских территорий исследования, посвященные оценке фитомассы эпифитов, немногочисленны [1–8]. Большинство работ относятся к зарубежным исследованиям [10, 11, 13, 14, 16–18]. Целью настоящей работы являлась оценка эпифитной фитомассы лишайников на древесных породах в смешанном лиственничном сообществе.

Материал и методы исследования. Исследования проведены в подзоне южной тайги (Нижнее Приангарье) на левом берегу р. Ангары в 30 км вверх по течению (58°35' с. ш., 98°55' в. д.). Смешанный лиственничник мелкотравно-осочково-зеленомошный (площадью 4 га) занимает среднюю часть склона северо-восточной экспозиции с уклоном до 5°. Древостой разновозрастный, смешанный по породному составу и с четким разделением на ярусы. Верхний ярус полидоминантный 5П2С1Е1Б1П+К. Средний возраст деревьев 140 лет, диаметр – 30 см. Высота 25 м. Полнота 0,45. Второй ярус 5ЕЗП1Лц1Б. Средний возраст деревьев 60 лет. Средний диаметр стволов 18 см, высота 17 м, полнота 0,5. Подрост 5ПЗЕ1К1С ед. Б. Подлесок как ярус не выражен, единично – *Rosa acicularis* Lindl., *Spiraea media* Franz Schmidt, *Lonicera tatarica* L. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового составляет 70%, средняя высота 25–30 см, где доминировали *Linnaea borealis* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Viola uniflora* L., *Lathyrus humilis* (Ser.) Spreng., *Rubus saxatilis* L., *Carex macroura* Meinsh. Общее проективное покрытие мхов 80%, доминанты яруса: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. В.С.Г. Почва характеризовалась как бурозем темный остаточно-карбонатный на элювиально-делювиальной красноцветной мергелистой глине [9].

Оценка эпифитной фитомассы лишайников проводилась по методике [16] по 5 деревьям каждой из следующих пород: *Abies sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth., у которых измеряли диаметр, высоту, а также определяли возрастную структуру (табл. 1).

Основные характеристики модельных деревьев

Порода	Диаметр, см	Высота, м	Возраст, лет
<i>Betula pendula</i>	7–23	6–16	27–55
<i>Larix sibirica</i>	17–40,5	19–25,5	105–138
<i>Pinus sylvestris</i>	5–28	6–24	26–185
<i>Abies sibirica</i>	9–27	8,5–22	43–116
<i>Picea obovata</i>	5–8	5,2–10	19–37

Для оценки эпифитной фитомассы ствола лишайники собирались с 0,5-метровых участков, расположенных вдоль ствола дерева, с интервалом между ними 4 м. Таким образом, шаг сбора равнялся 4,5 м. Эпифитную фитомассу на ветвях отбирали с тем же шагом. На ветвях длиной меньше 1 м эпифиты собирались полностью. Если длина ветвей была больше 2 м, то ее делили на 4 равные части, в которых эпифиты собирались отдельно.

Далее в лабораторных условиях эпифиты отделяли от субстрата и сортировали по группам. По методике [16] все эпифиты были разделены на 4 группы. Первая группа включала цианолишайники, которые в своем составе содержат циановые водоросли (виды родов *Lobaria*, *Nephroma*, *Peltigera*); вторая группа – алекториевые лишайники, имеющие височные формы слоевищ (родов *Evernia*, *Usnea*, *Bryoria*); третья группа – это «прочие виды», куда были помещены лишайники из родов *Platismatia* и *Hypogymnia*; четвертая группа – это эпифитные бриофиты.

В наших исследованиях в основе разделения на группы положены типы жизненных форм лишайников. В первую группу включены лишайники с жизненной формой кустистого слоевища, это представители родов: *Bryoria*, *Usnea*, *Evernia*, *Ramalina*. Вторую группу составляли представители листоватых лишайников из родов – *Hypogymnia*, *Parmeliopsis*, *Vulpicida*, *Parmelia*, *Melanelia*, *Tuckermannopsis*. Следует отметить, что комлевая часть стволов, помимо собственно эпифитов, часто активно заселяется факультативными эпифитами из рода *Cladonia*. Эту группу лишайников при оценке эпифитной фитомассы мы не учитывали. Фитомассу отдельно по группам (кустистые и листоватые виды) сушили в течение 24 часов при температуре 105°C, после чего взвешивали с точностью до 0,001 г. Фитомасса лишайников пересчитывалась в г/м и интегрировалась по высоте ствола с линейной интерполяцией между точками сбора.

Результаты и обсуждение. В ходе исследований выявлено, что основная эпифитная фитомасса лишайников сосредоточена на ветвях деревьев, которая в 1,6–16 раз выше, чем на стволах. Наибольшая разница между фитомассой лишайников на ветвях и стволах отмечена для *Picea obovata*, наименьшая – для *Betula pendula* (табл. 2).

На деревьях хвойных пород (*Pinus sylvestris*, *Abies sibirica*, *Larix sibirica*) наибольшее участие в сложении фитомассы принимали кустистые лишайники (73%). Основную долю на хвойных породах (кроме *Picea obovata*) составляли представители родов: *Evernia* (47%), *Bryoria* (32%), *Usnea* (21%). На *Betula pendula* фитомасса лишайников состояла из практически равной доли кустистых (52%) и листоватых (48%) видов. Для заселения лишайников с листоватой жизненной формой, по-видимому, благоприятна гладкая, плотная, долго не слущивающаяся кора *Betula pendula*, где наибольший вклад составляли виды рода *Melanelia* (58%).

Таблица 2

Распределение фитомассы эпифитных лишайников на стволах и ветвях древесных пород

Порода	Фитомасса, г				Всего
	Кустистые		Листоватые		
	Ветви	Ствол	Ветви	Ствол	
<i>Betula pendula</i>	25,51	21,34	25,92	15,06	76,41±19,6
<i>Larix sibirica</i>	35,21	13,66	11,83	9,99	70,61±14,4
<i>Pinus sylvestris</i>	35,55	3,89	16,59	3,83	59,85±10,3
<i>Abies sibirica</i>	29,13	6,85	8,43	1,62	46,03±6,2
<i>Picea obovata</i>	5,0	0,92	28,89	1,15	35,96±19,7

Прямая зависимость между фитомассой лишайников и возрастом деревьев выявлена для *Betula pendula* и *Pinus sylvestris* (табл. 3). Более старые деревья имели наибольшее проективное покрытие эпифитов, а значит, и более высокие значения фитомассы, чем молодые, так как их субстрат являлся более длительным периодом доступным для колонизации лишайников. Также установлена корреляционная связь между диаметром стволов и массой лишайников для *Abies sibirica* и *Pinus sylvestris* (табл. 3).

Таблица 3

Статистические характеристики связи между фитомассой эпифитов и основными характеристиками деревьев

Порода	Возраст, лет			Диаметр, см		
	\hat{y}	r^2	r	\hat{y}	r^2	r
<i>Betula pendula</i>	$y=24,1(3,9)x+0,2(0,04)$	0,87*	0,93	$y=9,14(7,06)x+0,07(0,08)$	0,20**	0,44
<i>Larix sibirica</i>	$y=142,8(10,6)x-0,25(1,33)$	0,54**	-0,74	$y=29,7(9,7)x-0,03(0,12)$	0,02**	-0,14
<i>Pinus sylvestris</i>	$y=-11,6(7,9)x+0,37(0,06)$	0,95*	0,98	$y=-12,7(9,4)x+2,6(0,47)$	0,94*	0,97
<i>Abies sibirica</i>	$y=53,1(39,9)x+1,02(1,5)$	0,14**	0,37	$y=-2,5(6,5)x+1,7(0,4)$	0,87*	0,93
<i>Picea obovata</i>	$y=23,8(5,4)x+0,36(0,3)$	0,32**	0,56	$y=6,23(1,19)x-0,009(0,07)$	<0,1**	-0,08

Примечание: \hat{y} – уравнение регрессии; r^2 – коэффициент детерминации при уровне значимости: * – $p < 0,05$; ** – $p > 0,05$; r – коэффициент корреляции.

Среди древесных пород наибольшая фитомасса эпифитных лишайников отмечена для *Betula pendula* (табл. 2). В сложении фитомассы основной вклад вносили виды следующих родов: *Melanelia* (28%), *Evernia* (22%), *Usnea* (19%), *Bryoria* и *Hypogymnia* (по 11%), *Parmelia* (9%). Основную массу листоватых лишайников составляли виды: *Melanelia olivacea* (L.) Essl., *M. septentrionalis* (Lyng) Essl., *M. subargentifera* (Nyl.) Essl., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Parmelia sulcata* Tayl.

Среди кустистых лишайников наибольший вклад имели: *Evernia mesomorpha* Nyl., *Usnea hirta* (L.) Web. ex Wigg., *U. subfloridana* Stirt., *U. filipendula* Stirt., *Bryoria furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw., *B. nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *B. simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw. В отличие от других древесных пород, для *Betula pendula* характерна высокая фитомасса на стволах деревьев, где сосредоточено около половины (49%) всей массы лишайников (табл. 2).

Для деревьев *Larix sibirica* также были отмечены высокие значения фитомассы эпифитов (табл. 2). На 75% фитомасса состояла из кустистых видов. Основной вклад вносили виды: *Evernia mesomorpha* (64%), также виды рода *Bryoria* (28%): *Bryoria implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw., *B. nadvornikiana*, *B. simplicior*. Масса лишайников рода *Usnea* была незначительной (6,8%), с наибольшим вкладом таких видов, как *Usnea glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain., *U. glabrata* (Ach.) Vain., *U. subfloridana*. Основу фитомассы листоватых лишайников составляли виды рода *Hypogymnia* (81%). Доля остальных родов была незначительной: *Cetraria* (7,5%), *Melanelia* (6%), *Parmelia* (4,6%), *Parmeliopsis* и *Vulpicida* (<1%).

Распределение эпифитной фитомассы на деревьях *Pinus sylvestris* происходило так же, как и у *Larix sibirica*, где на ветвях кроны деревьев сконцентрировано до 87% от общего запаса. Доля кустистых лишайников составляла 63%. Основную роль играли: *Bryoria implexa*, *B. simplicior*, *B. smithii* (DR.) Brodo et D. Hawksw., *Usnea glabrescens*, *U. lapponica* Vain. На 90% массы листоватых лишайников составляли виды рода *Hypogymnia*: *H. physodes*, *H. tubulosa* (Schaer.) Hav., *H. vittata* (Ach.) Parrique.

Эпифитная фитомасса на деревьях *Abies sibirica*, в отличие от *Larix sibirica* и *Pinus sylvestris*, отмечена на ветвях в основании стволов деревьев (43% от общей фитомассы ветвей). Фитомасса лишайников на деревьях *Abies sibirica* состояла на 73% из кустистых видов, среди которых наибольший вклад вносили следующие лишайники: *Bryoria implexa*, *Usnea glabrescens*, *U. lapponica*, *U. subfloridana*, *Evernia mesomorpha*. Фитомасса листоватых лишайников была незначительной (17%) и имела следующее соотношение по родам: *Hypogymnia* (62%), *Parmelia* (34%), *Melanelia* (2,7%), *Cetraria* (1,5%).

Наименьшие значения эпифитной фитомассы лишайников обнаружены на деревьях *Picea obovata* (табл. 2). Следует отметить, что модельные деревья относились ко второму древесному ярусу (табл. 1). Особенностью для деревьев *Picea obovata* являлась высокая фитомасса листоватых лишайников (72%) (табл. 2). Данный факт, по-видимому, объясняется тем, что основная масса лишайников (94%) сосредоточена на нижних усыхающих ветвях деревьев, которые сплошь покрыты листоватыми видами из рода *Hypo-*

gymnia, доля которых в общей массе составляла 94%. Основной вклад в фитомассу кустистых лишайников имели виды следующих родов: *Evernia* (41%) и *Usnea* (32%), с наибольшим вкладом видов: *Evernia divaricata* (L.) Ach., *E. mesomorpha*, *Usnea glabrata*, *U. lapponica*.

Заключение. В результате исследований получены данные по распределению эпифитной фитомассы лишайников для 5 древесных пород в смешанном лиственничном насаждении. Фитомасса лишайников на ветвях деревьев в 1,6–16 раз выше, чем на стволах. На хвойных породах, кроме *Picea obovata*, основную фитомассу составляли кустистые лишайники (73%), на *Betula pendula* – в равном соотношении кустистые (52%) и листоватые (48%) виды. Наибольшая фитомасса лишайников с одного дерева обнаружена на *Betula pendula* (76 г), наименьшая – на *Picea obovata* (36 г). Прослежена четкая зависимость между фитомассой лишайников и возрастом деревьев для *Betula pendula*, *Pinus sylvestris* и *Picea obovata*. Установлена корреляционная связь между диаметром стволов и массой лишайников для *Abies sibirica* и *Pinus sylvestris*.

Литература

1. Бязров Л.Г. Фитомасса эпифитных лишайников в некоторых типах лесных биогеоценозов подзоны широколиственно-еловых лесов // Раст. ресурсы. – 1969. – Т. 5. – Вып. 2. – С. 276–279.
2. Бязров Л.Г. Распределение фитомассы эпифитных лишайников в некоторых типах лесных биогеоценозов подзоны широколиственно-еловых лесов // Лесоведение. – 1971а. – № 5. – С. 85–90.
3. Бязров Л.Г. Роль эпифитных лишайников в лесных биогеоценозах // Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах: сб. ст. – М., 1971б. – С. 225–251.
4. Галахов Н.Г. Климат // Средняя Сибирь: сб. ст. – М., 1964. – С. 83–112.
5. Козловская С.Ф. Четвертичные отложения северной части Средне-Сибирского плоскогорья // Плоскогорья и низменности Восточной Сибири: сб. ст. – М., 1971. – С. 46–53.
6. Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности земного шара. – М.; Л., 1965. – 253 с.
7. Руднева Е.Н., Тонконогова В.Д., Дорохова К.Я. Круговорот зольных элементов и азота в ельнике-зеленомошнике северной тайги бассейна р. Мезень // Почвоведение. – 1966. – № 3. – С. 14–26.
8. Трасс Х.Х. Лишайниковые синузии как компонент биогеоценозов (экосистем) // Проблемы изучения грибов и лишайников: сб. ст. – Тарту, 1965. – С. 207–211.
9. Классификация и диагностика почв России / Л.С. Шишов [и др.]. – Смоленск: Ойкумена, 2004. – 342 с.
10. Caldiz M.S., Brunet J. Litterfall of epiphytic macrolichens in Nothofagus forests of northern Patagonia, Argentina: Relation to stand age and precipitation // Austral Ecology. – 2006. – Vol. 31. – P. 301–309.
11. Edwards R.Y., Soos J., Ritcey R.W. Quantitative observations on epidendric lichens used as food by caribou // Ecology. – 1960. – Vol. 41. – P. 425–431.
12. Esseen P.A., Renhorn K.E. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests // Conserv. Biol. – 1998. – Vol. 12. – P. 1307–1317.
13. Esseen P., Reinhorn K., Pettersson R.B. Epiphytic lichen biomass in managed and old-growth boreal forests: effect of branch quality // Ecol. Appl. – 1996. – Vol. 6. – P. 228–238.
14. Lehmkuhl J.F. Epiphytic lichen diversity and biomass low-elevation forests of the eastern Washington Cascade range, USA // Forest Ecology and Management. – 2004. – Vol. 187. – P. 381–392.
15. McCune B., Daly W.J. Consumption and decomposition of lichen litter in a temperate coniferous rainforest // Lichenologist. – 1994. – Vol. 26. – № 4. – P. 67–71.
16. McCune B. Gradients in epiphyte biomass in three Pseudotsuga-Tsuga forests of different ages in western Oregon and Washington // Bryologist. – 1993. – Vol. 96. – P. 405–411.
17. McCune B. Using Epiphyte Litter to Estimate Epiphyte Biomass // The Bryologist. – 1994. – Vol. 97. – № 4. – P. 396–401.
18. Pike L.H. The importance of epiphytic lichens in mineral cycling // The Bryologist. – 1978. – Vol. 81. – P. 247–257.