

Экологические и субстратные характеристики эпилитной группы лишайников в условиях Северо-Запада России

© 2021. А. В. Сони́на, д. б. н., доцент, зав. кафедрой,
Петрозаводский государственный университет,
185910, Россия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33,
e-mail: angella_sonina@mail.ru

В данной работе обобщены результаты 20-летних исследований видового состава и структуры эпилитного лишайникового покрова в прибрежных и лесных экосистемах на Северо-Западе России (Мурманская, Архангельская области и Республика Карелия). Лишайниковый покров формируется в различающихся экологических условиях на кварцсодержащих породах отличного химического состава: на гранитах (кислые породы), шунгитах (углеродсодержащие кислые породы), базальтах (породы основного состава), долеритах (ультраосновные породы). По результатам многофакторного анализа ведущим фактором в формировании эпилитного покрова в условиях и морских, и пресноводных побережий является динамика водоёма (величина нагрузки на фактор «удалённость от линии уреза воды» – 0,95–0,86) она определяет и структуру каменистого субстрата, который также играет важную роль для эпилитного покрова (нагрузка на фактор «структура субстрата» – 0,96–0,56). По мере удаления от линии уреза воды число видов лишайников и среднее общее проективное покрытие в описании на учётной площадке значимо возрастает ($p < 0,05$). В лесных экосистемах для эпилитных лишайников лимитирующим выступает световой фактор, который зависит от экспозиции поверхности, угла наклона и микротопографических характеристик субстрата (сколы, зернистость, депрессии), а также от типа растительного сообщества, формирующего макроусловия для лишайникового покрова. Установлено, что в исследованных экосистемах на данных типах субстратов формирование лишайникового покрова зависит от комплекса абиотических и биотических факторов, не выявлено строгой приуроченности видов лишайников к химическому составу субстратов.

Ключевые слова: эпилитные лишайники, прибрежные экосистемы, скальные лесные экосистемы, кварцсодержащие породы, Северо-Запад России.

Ecological and substrate characteristics of epilithic group of lichens in the conditions of the North-West of Russia

© 2021. A. V. Sonina ^{ORCID: 0000-0002-9806-1252}
Petrozavodsk State University,
33, Prospekt Lenina, Petrozavodsk, Russia, 195910,
e-mail: angella_sonina@mail.ru

The aim of this work is to study the environmental and substrate features of the formation of epilithic lichen cover on quartz-bearing rocks of different chemical composition: on granites (acidic rocks), shungites (carbon-containing acidic rocks), basalts (basic rocks), dolerites (ultrabasic rocks) in rocky forest communities and coastal ecosystems of the North-West of Russia. This paper summarizes the results of 20-year study of species composition and structure of epilithic lichen cover in these ecosystems within the Murmansk region, the Arkhangelsk region and the Republic of Karelia. Geobotanical, floristic approaches were used as field methods. Data processing was done by one-way regression analysis and multivariate methods using MS Excel.

In the conditions of sea coasts and fresh water shore zones epilithic lichen cover is formed between the water line and the vegetation of the indigenous seashore. The leading factors in the formation of the epilithic lichen cover are the dynamics of the water body (according of multivariate analysis, the greatest load on the parameter “distance from the water line” – 0.95–0.86) as well as the structure of the rocky substrate (load on this factor is 0.96–0.56). From the water line, the number of lichen species and the average total projective cover on the plots increase significantly ($p < 0.05$). In forest ecosystems, the limiting factor for epilithic lichens is the light intensity. The light intensity depends on the surface exposure, the angle of inclination, and the microtopographic characteristics of the substrate (chips, graininess, depression), as well as on the type of plant community that forms the macroconditions for lichen cover. The pattern of light distribution on the surface of the substrate depending on its angle of inclination ($r^2 = 0.4–0.8$; $p \leq 0.05$) is shown.

It was found that in the studied ecosystems on these types of substrates the formation of lichen cover depends on a complex of abiotic and biotic factors. Within the group of investigated substrates, no strong species relations to the chemical parameters of the substrates were revealed.

Keywords: epilithic lichens, coastal ecosystems, rocky forest ecosystems, quartz-bearing rocks, North-West of Russia.

Изучение экологии эпилитной группы лишайников тесно связано с изучением системы «лишайник-субстрат». Большая значимость в организации лишайниковых сообществ различных факторов внешней среды: высоты над уровнем моря, экспозиции и крутизны склона, структуры и химических особенностей субстрата, отмечена в целой серии исследований, выполненных в различных климатических зонах [1–10]. Наиболее спорным является вопрос строгой приуроченности видов лишайников к химическому составу субстрата.

Анализ литературы по данному вопросу и собственные наблюдения позволили нам сформулировать гипотезу: в системе «лишайник-субстрат» химическая основа породы может влиять на формирование лишайникового покрова в начальный момент выветривания породы. По мере освоения биотой субстрата значимое влияние оказывают факторы абиотической, биотической среды и структура субстрата.

Цель настоящего исследования – изучение экологических и субстратных особенностей формирования эпилитного лишайникового покрова на кварцсодержащих породах в скальных типах лесных сообществ и прибрежных экосистемах на территории Северо-Запада России.

Материалы и методы исследования

Лишайниковый покров был изучен в пределах кварцсодержащих пород отличающегося химического состава: на гранитах (кислые породы, 65% SiO₂), шунгитах (углеродсодержащие породы, 20–55% C), породы кислого состава, 35–75% SiO₂), базальтах (породы основного состава, 45–53% SiO₂), долеритах (ультраосновные породы, < 45% SiO₂), на территории Мурманской области (побережье Баренцева моря, окрестности пос. Дальние Зеленцы), Республики Карелия (Петрозаводский городской округ, Лахденпохский, Кондопожский, Медвежьегорский, Беломорский, Лоухский районы) и Архангельской области (кряж Ветренный пояс, Онежский район).

Лишайниковый покров изучали геоботаническими и флористическими методами.

Параметры абиотической и биотической среды оценивали в условиях лесных фитоценозов на геоботанических профилях (20 × 120–220 м), геоботанических пробных площадях (20 × 20 м) [11, 12], на побережьях использовали трансекты для учёта градиента условий. Лишайниковый покров описывали в пределах учётных площадок (рамка 10 × 20 см), на которых отмечали видовое разнообразие лишайников, покрытие отдельных видов, экспозицию к сторонам света, угол наклона (горным компасом), освещённость (портативным люксметром при облачном небе), тип субстрата, его микротопографию (степень зернистости породы, наличие сколов, трещин – в баллах от 1 до 6). Статистическая обработка выполнена на основе однофакторного регрессионного анализа и многофакторной статистики [13] в программах Excel и StatGraphics.

Результаты и обсуждение

На основании анализа всех полученных данных по прибрежным экосистемам (морским, озёрным, речным) нами установлено, что в зависимости от расположения эпилитного лишайникового покрова на побережье, его формирование контролируется либо условиями водоёма (у уреза воды), либо условиями почвенно-растительного комплекса коренного берега. От взаимного влияния этих двух факторов будет зависеть структура лишайникового покрова, на основании чего нами выделены 4 лишайниковые зоны [12, 14]. У уреза воды на формирование эпилитного лишайникового покрова значимое влияние оказывает водоём, по результатам многофакторного анализа, наибольшая нагрузка приходится на параметр «удалённость от линии уреза воды» (0,95–0,86). По мере удаления от линии уреза воды влияние водоёма ослабевает, и на лишайниковый покров оказывают значимое влияние характеристики субстрата, такие как микротопография (величина нагрузки на это фактор 0,96–0,56) при продвижении к растительным сообществам коренного берега увеличивается роль других абиотических факторов: освещённости, влажности, которые связаны с углом наклона, экспозицией субстрата к сторонам света (рис. 1).

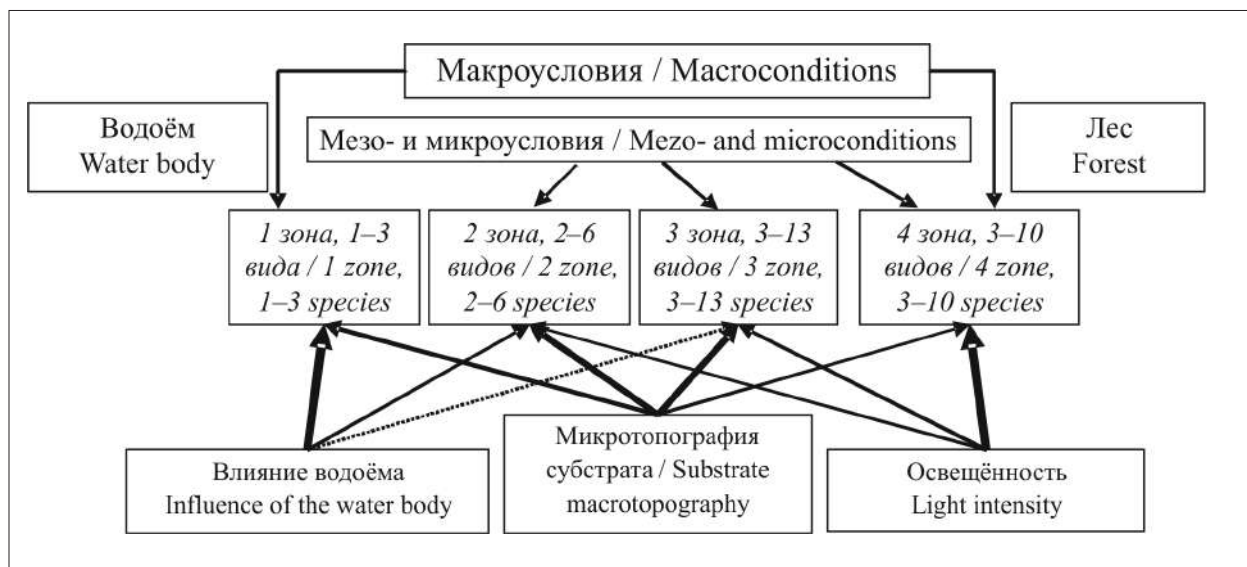


Рис. 1. Влияние факторов среды на распределение лишайниковых зон (толстая линия – $p \leq 0,001$, линия средней толщины – $p \leq 0,01$, пунктир – $p \leq 0,05$)
Fig. 1. The influence of environmental factors on the distribution of lichen zones (bold line – $p \leq 0.001$, line of middle bold – $p \leq 0.01$, dotted line – $p \leq 0.05$)

Распределение видов лишайников по побережьям, несмотря на разный химический состав субстратов, также связано с этой закономерностью. На примере сравнительного анализа видового состава прибрежных лишайнофлор Белого и Баренцева морей с использованием коэффициента Жаккара (K_j) показано высокое сходство лишайнофлор в 1 лишайниковой зоне – у линии уреза воды ($K_j = 0,7$), где обитают галофиты, по мере удаления от линии уреза воды видовое разнообразие меняется в связи с большим влиянием зональных климатических факторов и зональной растительности ($K_j = 0,2-0,4$). Эта же закономерность отмечена и для пресных водоёмов, что позволило нам сделать вывод: лишайниковый покров побережий в первой лишайниковой зоне можно отнести к аazonальному типу лишайнофлоры.

В ходе полевых исследований в скальных лесных сообществах (Петрозаводский городской округ, Ботанический сад ПетрГУ и возвышенности Муройгора и Оловгора Ветреного пояса) нами было отмечено, что на поверхностях камней с разным углом наклона обнаруживаются различия в видовом составе лишайников и в состоянии лишайникового покрова [11, 12, 14]. Для анализа экотопической приуроченности лишайников в качестве факторов среды отмечали освещённость и угол наклона поверхности субстрата. Анализ параметров среды показал, что угол наклона скальной поверхности, который отражает как

количество приходящей радиации, так и условия влажности, и измеренная относительная освещённость значимо связаны ($r^2 = 0,4-0,8$; $p \leq 0,05$). Отрицательно наклонённые поверхности (острые углы, положение лишайникового покрова под камнем) получают мало света, уровень освещённости повышается с увеличением угла по направлению к 0° , т. е. к вертикальной поверхности (рис. 2А). Приход света продолжает увеличиваться от вертикальных к горизонтальным положительно наклонённым поверхностям (рис. 2В). И эта закономерность сохраняется во всех исследованных районах, несмотря на разнообразие сообществ и разницу в химии субстрата (базальты Ботанического сада – основные, долериты Ветреного пояса – ультраосновные).

Таким образом, в зависимости от освещённости выделяются три типа экотопов: I тип – горизонтальные отрицательно наклонённые поверхности, II тип – вертикальные, III тип – горизонтальные положительно наклонённые поверхности. Выделенные экотопы отличаются углом наклона скальной поверхности, перераспределением основных факторов абиотической среды (освещённости и влажности), видовым составом и количественными характеристиками лишайникового покрова.

Для эпилитного лишайникового покрова в лесных сообществах выявлена общая тенденция в формировании: с изменением угла наклона от отрицательных значений к положительным, то есть с выходом из условий

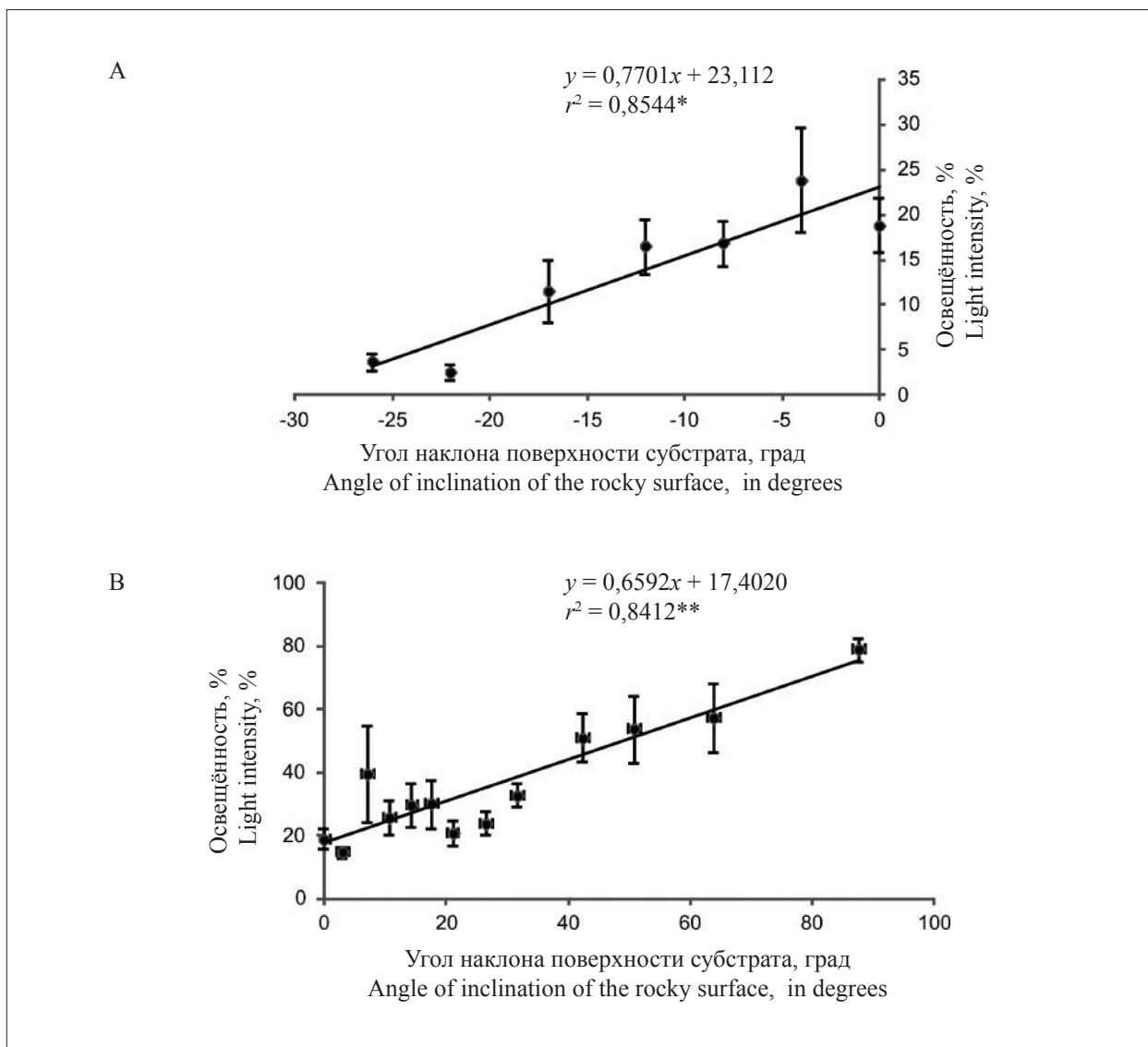


Рис. 2. Относительная освещённость местообитания в зависимости от угла наклона скальной поверхности (Ветренный пояс): А – отрицательно наклонённые поверхности; В – положительно наклонённые поверхности; * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$

Fig. 2. Relative light intensity of the habitat depending from the angle of inclination of the rocky surface (Vetreniy Poyas, literally Windy Belt in Russian): А – negatively inclined surfaces; В – positively inclined surfaces; * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$

«под камнем» на вертикальные поверхности общие характеристик лишайникового покрова (общее среднее покрытие и число видов в описании) значительно возрастают (рис. 3). Первый тип экотопа представляет собой поверхность, расположенную под камнем (угол -10 – -65°), здесь складываются специфические условия: недостаток света, повышенная влажность (под камнями дольше задерживается снег, лёд), температуры ниже, чем на открытых освещённых участках.

В данных условиях обитают в среднем не более 6 видов лишайников, это сциофиты – не требовательные к условиям освещённости,

такие как *Lepraria cf. incana* (L.) Ach., *L. boREALIS* Lohtander & Tønsberg. с лепрозными талломами, *Cystocoleus ebeneus* (Dillwyn) Thwaites – карликово-кустистый вид, либо семигелиофиты, имеющие широкие экологические возможности по отношению к световому фактору, например, *Lepraria neglecta* (Nyl.) Lettau – вид, для которого в литературе отмечено предпочтение освещённых местообитаний [15], *Rhizocarpon hochstetteri* (Körb.) с накипным талломом и Vain. *Arcthoparmelia centrifuga* (L.) Hale – листоватый вид. Эти виды чаще формируют одновидовые скопления: на камнях образуются хорошо заметные пятна

серого (если пятно сформировано видами рода *Lepraria*), ярко-жёлтого (*Psilolechia lucida* (Ach.) M. Choisy) или чёрного (*Cystocoleus ebeneus*) аспектов. Общее покрытие видов на учётной площадке может составлять от 10 до 60%.

При переходе от отрицательно наклонённых поверхностей к вертикальным (второй тип экотопа) и положительно наклонённым (третий тип экотопа) в покрове ещё доминируют *Lepraria neglecta* и *Arcthoparmelia centrifuga*, что указывает на их светолюбие и широкую экологическую амплитуду к условиям освещённости. В зависимости от микроусловий

на таких поверхностях доминантами выступают накипные виды ризокарпонов, или порпидий, или листоватые, такие как *Parmelia omphalodes* (L.) Ach., *P. saxatilis*. Лишайниковые синузии становятся многовидовыми, куда включается большее число видов листоватых жизненных форм. Это указывает на последовательную сукцессионную смену в развитии эпилитного лишайникового покрова в ненарушенных сообществах. С увеличением угла наклона поверхности, при переходе от вертикальных поверхностей к горизонтальным положительным, число видов лишайников в описании и общее покрытие в среднем не

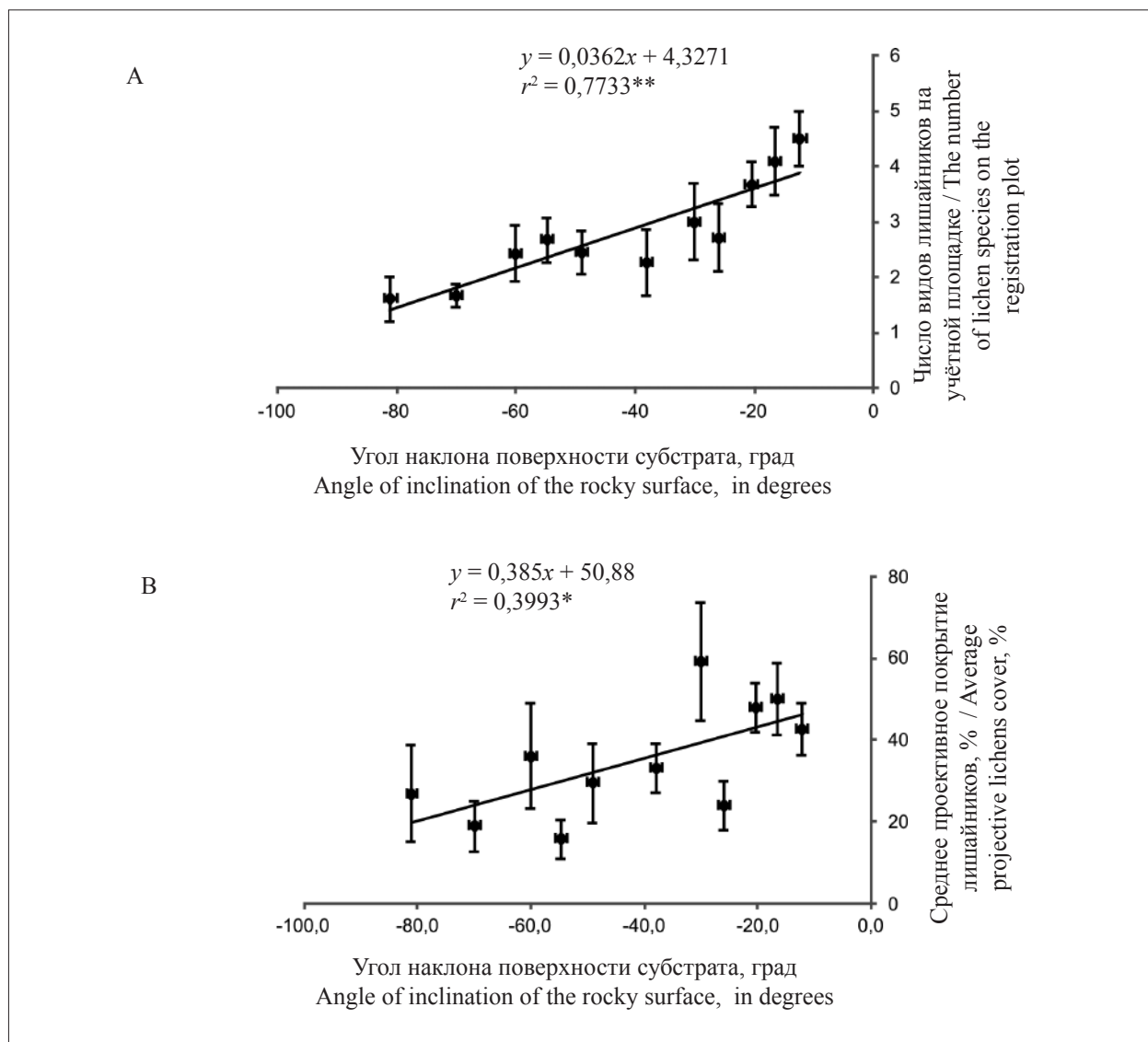


Рис. 3. Изменение общих характеристик лишайникового покрова с выходом на вертикальную поверхность (Оловгора, Ветреный пояс): А – изменение числа видов лишайников на учётной площадке; В – изменение среднего общего проективного покрытия лишайников на учётной площадке; * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$

Fig. 3. Change in the general characteristics of a lichen cover with access to a vertical surface (Olovgora, Vetreniy Poyas): А – the number of the lichen species on the registration plot; В – the average total projective lichens cover on the registration plot; * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$

изменяются, что, вероятно, связано со сменой видов лишайников в зависимости от светового режима местообитания. Третий тип экотопа характеризуется многообразием субстратных условий, которые зависят от степени зернистости субстрата. Именно для этого экотопа большое значение начинает играть структура субстрата (степень его проработки – наличие ямок, трещин и пр.). Условия освещения на таких типах поверхностей зависят, главным образом, от местоположения камня в фитоценозе. Меньшее число видов в описании (в среднем в описании не более 6–4 видов лишайников), чем, например, на вертикальных поверхностях, может быть связано с межвидовой конкуренцией, которая возникает здесь как между лишайниками, осваивающими более благоприятные местообитания, так и со стороны мохообразных. В лесных экосистемах для формирования эпилитной лишайнофлоры ведущую роль играют факторы освещённости, микро топографии субстрата и конкуренции между видами. Нами не выявлены значимые различия в принципах и условиях формирования эпилитного лишайникового покрова в зависимости от химического состава субстрата.

Заключение

Выявлены общие закономерности в формировании эпилитного лишайникового покрова на каменном субстрате разного генезиса и химического состава в прибрежных и лесных экосистемах.

Состав и структура эпилитного лишайникового покрова в условиях побережья контролируется действием водоёма (у уреза воды) или растительным сообществом (по мере удаления от линии уреза воды).

В лесных скальных сообществах состав и структура эпилитного лишайникового покрова формируется под действием изменяющихся условий освещённости местообитания в зависимости от угла наклона поверхности субстрата, условий микро топографии субстрата и конкуренции.

В пределах исследованных субстратов не выявлено строгой приуроченности видов в зависимости от химического состава горных пород. Предполагаем, что тесная связь может быть обнаружена на ранних этапах заселения обнажений субстратов. В этот период идут процессы регресса субстрата с химическими преобразованиями, миграцией химических элементов и выделением энергии, что может обеспечивать заселение субстратов [16]. Ини-

циальные эпилитные лишайниковые группировки могут отражать тип взаимодействия «субстрат-лишайник».

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке за счёт проекта 5.8740.2017/8.9 базовой части Госзадания Минобрнауки РФ «Комплексная оценка восстановительного потенциала мохового и лишайникового покрова в ходе вторичных автогенных сукцессий в таёжных экосистемах Северо-Запада России» и проекта опорного университета ПетрГУ «Заонежье – 2019».

References

1. Magomedova M.A. Successions of lithophilic lichen communities in the high mountains of the Northern Urals // Ecology. 1979. No. 3. P. 29–38 (in Russian).
2. Pentecost A. Aspect and slope preferences in a saxicolous lichen community // Lichenologist. 1979. V. 11. P. 81–83.
3. Purvis O.W., Halls C.A Review of lichens in metal-enriched environments // Lichenologist. 1996. V. 28. No. 6. P. 571–601. doi: 10.1006/lich.1996.0052
4. Purvis O.W. Adaptation and interaction of saxicolous crustose lichens with metals // Botanical Studies, 2014. V. 55. Article No. 23. doi: 10.1186/1999-3110-55-23
5. Matthes U., Ryan B.D., Larson D.W. Community structure of epilithic lichens on the cliffs of the Niagara Escarpment, Ontario, Canada // Plant Ecology. 2000. V. 148. P. 233–244. doi: 10.1023/A:1009832507791
6. Hansen E.S., Dawes P.R., Thomassen B. Epilithic Lichen communities in high arctic greenland: physical, environmental, and geological aspects of their ecology in ingfield land (78–79°N) // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2006. V. 38, No. 1. P. 72–81. doi: 10.1657/1523-0430(2006)038[0072:ELCINA]2.0.CO;2
7. Rola K., Osyczka P., Kafel A. Different heavy metal accumulation strategies of epilithic lichens colonising artificial post-smelting wastes // Arch Environ Contam Toxicol. 2016. V. 70. P. 418–428. doi: 10.1007/s00244-015-0180-5
8. Paukov A.G., Teptina A.Y., Pushkarev E.V. Heavy metal uptake by chemically distinct lichens from *Aspicilia* spp. growing on ultramafic rocks // Australian Journal of Botany. 2015. V. 63. P. 111–118. doi: 10.1071/BT14255
9. Paukov A., Teptina A., Morozova M., Kruglova E., Favero-Longo S.E., Bishop C., Rajakaruna N. The Effects of edaphic and climatic factors on secondary lichen chemistry: a case study using saxicolous lichens // Diversity. 2019. V. 11. No. 6. Article No. 94. doi: 10.3390/D11060094
10. Golovko T.K., Shelyakin M.A., Pystina T.N. Ecological and biological, and functional traits of lichens in Taiga zone of European Northeast of Russia //

Theoretical and Applied Ecology. 2020. V. 1. P. 6–13. doi: 10.25750/1995-4301-2020-1-006-013

11. Sonina A.V. Ecotopic distribution of epilithic lichens in rocky forest communities of the Arkhangelsk region // Proceedings of Petrozavodsk State University. Series Natural and Technical Sciences. 2014. No. 2 (139). P. 38–32 (in Russian)

12. Sonina A.V. Species diversity of epilithic lichens in the north-west of Russia // Fundamental Research. 2014. No. 3 (Part 3). P. 512–516 [Internet resource] <http://www.fundamental-research.ru/ru/article/view?id=33704> (Accessed: 22.05.2020) (in Russian).

13. Ivanter E.V., Korosov A.V. Elementary biometrics. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University, 2010. 104 p. (in Russian).

14. Sonina A.V., Fadeeva M.A., Markovskaya E.F. Patterns of formation of coastal epilithic lichen communities of the East shore of Lake Onega // Journal of Botany. 2000. V. 79. No. 8. P. 98–106 (in Russian)

15. The Lichen flora of Great Britain and Ireland / Eds. O.W. Purvis, B.J. Coppins, D.L. Hawksworth, P.W. James, D.M. Moore. London: Natural History Museum (in Association with the British Lichen Society), 1992. 710 p.

16. Morakhovskiy V.N. Evolutionary methodology and regressive processes in mineral and organic matter // Notes of the St. Petersburg Mining Institute named after G.V. Plekhanov. 1992. V. 134. P. 132–140 (in Russian).