

Динамика взаимодействия лишайников и стволового валежа в лесных экосистемах Восточного Прибайкалья

Т. М. ХАРПУХАЕВА, Л. В. МУХОРТОВА

¹ Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670009, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
E-mail: takhar@mail.ru

² Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок
E-mail: l.mukhortova@gmail.com

Статья поступила 29.01.2015

Принята к печати 10.04.2015

АННОТАЦИЯ

Изучены сукцессионные стадии эпиксильных лишайников во взаимосвязи с разложением валежа в Восточном Прибайкалье. Выявлено, что лишайники проходят четыре стадии эпиксильной сукцессии: от эпифитной через эпиксильную до эпигейной стадии. Выявлено, что лишайники могут замедлять разложение верхнего слоя валежной древесины, который является для них субстратом.

Ключевые слова: лишайники, вторичные метаболиты, валеж, Прибайкалье.

Крупные древесные остатки (КДО), которые поступают на поверхность почвы в результате гибели и отпада деревьев, могут занимать заметное место в общем объеме разлагающегося растительного материала [Стороженко, 2001]. По оценкам разных авторов запас КДО может быть эквивалентен 3–100 % запаса живой фитомассы в лесных экосистемах [Krankina, Harmon, 1995]. Естественные и антропогенные нарушения лесных экосистем могут привести к катастрофическому увеличению запасов древесных остатков на поверхности почвы. Так, в лесу, пройденном пожаром, валеж может покрывать от 25 до

60 % поверхности почвы [Tinker, Knight, 2000; Nave et al., 2011]. После проведения рубок запас древесного детрита на поверхности почвы может в 10 раз превышать запас живой фитомассы и достигать 63–80 % общего запаса углерода в таких экосистемах [Mukhortova, 2012a].

Являясь частью растительного материала, поступающего на поверхность почвы, КДО играют важную роль в структуре и функционировании лесных экосистем.

В boreальных лесах древесные остатки естественного и антропогенного происхождения разлагаются десятилетиями, создавая

микрониши для обитания различных организмов (мхов, лишайников, грибов, беспозвоночных и позвоночных животных). В биогеохимическом отношении разлагающиеся стволы представляют собой запас и источник углерода и питательных веществ, являются локусом асимбиотической фиксации азота [Crawford et al., 1997] и источником формирования органических горизонтов лесной почвы [Fox et al., 1994].

В настоящее время группировки лишайников, поселяющиеся на отпавших ствалах деревьев, представляют собой одну из наименее изученных в экологическом отношении групп. До сих пор остается невыясненным вопрос о роли, которую играет эта группа лишайников в процессах разложения древесины крупных древесных остатков. В лихеноLOGических работах эпиксильные лишайники обычно рассматриваются во флористических списках, которые посвящены флористическому составу лишайников на валеже и отчасти связям отдельных видов и групп видов с конкретными значениями некоторых факторов [Qian et al., 1999; Jüriado et al., 2003; Nascimbene et al., 2008]. Так, L. Söderström [1988] связывает сообщества эпиксильных лишайников с характером поверхности, влажностью и размером валежа. Экологические исследования, охватывающие смену лишайников в связи со степенью разложения валежа, также немногочисленны [Muhle, Le-Blanc, 1975; Crites, Dale, 1998; Jansová, Sol-dán, 2006; Caruso, Rudolphi, 2009; Caruso et al., 2010]. В нашей стране сукцессионные ряды лишайников на валеже, не отталкиваясь от стадии разложения древесины, путем выделения однородных комплексов видов исследовала Е. В. Кушневская [Kushnevskaya et al., 2007; Кушневская, 2012].

Цель работы – установление особенностей смены лишайниковых сообществ при увеличении степени разложенности древесины и выявление возможной роли эпиксильных лишайников в процессах разложения древесины хвойных пород. Исследования проводили в пихтовых, сосновых и лиственничных лесах, произрастающих в разных климатических условиях на субмеридиональном трансекте Восточного Прибайкалья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на пробных площадях, расположенных на субмеридиональном трансекте в трех типах леса: в пихтовых (*Abies sibirica* Ledeb.) с кедром на хр. Хамар-Дабан (Кабанский р-н Республики Бурятия), в ксерофитных сосновках (*Pinus sylvestris* L.) и в мерзлотных лиственничниках бруслично-зеленомошных (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) на хр. Икатском (Баргузинский р-н).

Согласно лесорастительному районированию, пихтовые леса хр. Хамар-Дабан расположены в горно-таежном поясе пихтово-кедровых лесов Прибайкальской лесорастительной провинции, Прибайкальской горной лесорастительной области, сосновки относятся к поясу подтаежно-степных сосновых лесов, а лиственничники – к горно-таежному поясу лиственничных лесов Селенгинской лесорастительной провинции Южно-Забайкальской горной лесорастительной области [Коротков, 1994].

Среднегодовое количество осадков составляет: в пихтарниках Хамар-Дабана – 800–1000 мм, на хр. Икатском – 250 мм на территории сосновок и до 600 мм на территории произрастания горно-таежных лиственничников. Среднегодовая температура воздуха также различается для исследованных регионов и составляет от +0,6 °С на хр. Хамар-Дабан до -6,7 °С в зоне распространения мерзлотных лиственничников на Икатском хребте [Климатический атлас, 1960].

На валеже разных стадий разложения выявлен видовой состав и проективное покрытие эпиксильных лишайников и отобраны образцы древесины под лишайниками и древесина, не заросшая ими, в качестве контроля.

Плотность древесины для каждой из выделяемых степеней разложения определена методом измерения выталкивающей силы образцов, погруженных в воду [Полубояринов, 1976]. Структуру древесины и наличие в ней вторичных метаболитов лишайников изучали на фрагментах древесины без лишайников и в образцах из-под талломов. Серия тестовых материалов включала живую древесину основных видов-лесообразователей в каждом типе леса, валеж I, II и III степени разложения. Степень разложения стволово-

го валежа выделялась на основе визуальных признаков (наличия коры и ветвей) и плотности древесины [Климченко, 2005]. Срезы изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi-TM 1000 при 30–60-кратном увеличении (ИОЭБ СО РАН) (далее СЭМ). Наличие метаболитов лишайников определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на жидкостном хроматографе Agilent-1200 по методике G. B. Feige et al. [1993], а также с помощью высокоэффективной тонкослойной хроматографии (ВТСХ) [Orange et al., 2001] в лабораториях лихенологии и бриологии и аналитической фитохимии ФГБУН Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Для получения вытяжек образцы древесины, взятые из слоев 0–5, 5–10, 10–15 мм от поверхности ствола, проходили 15-минутную экстракцию в ацетоне.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате обследования стволового валежа разной степени разложения на 10 пробных площадях в пределах субмеридионального трансекта выявлено 57 видов лишайников. По визуальным признакам древесина валежа на всех исследуемых пробных площадях подвергается разрушению грибами белой и бурой гнили.

В процессе разложения древесины происходит разрушение органического вещества, сопровождаемое высвобождением углерода в виде углекислого газа в результате дыхания дереворазрушающих организмов и в виде водорастворимых продуктов разложения, вымываемых в почву. В итоге теряется масса при сохранении объема древесины. При разложении стволового валежа пихты к моменту достижения III степени разложения установлено снижение плотности древесины на 69 % (от $0,592 \pm 0,002$ г/см³ для I степени до $0,190 \pm 0,007$ г/см³ для III степени). Древесина сосны теряет от 32 % своего исходного веса при разложении грибами бурой гнили до 58 % при разложении грибами белой. Древесина валежа лиственницы может терять от 58 до 72 % исходного веса при поражении древесины бурой и белой гнилью соответственно.

Состав эпиксильных лишайников изменяется с увеличением степени трансформации древесины стволового валежа (переход из одной степени разложения в последующую) [Харпухаева, 2013].

При рассмотрении изменений видового состава лишайников на отпавших ствалах можно выделить следующую смену сообществ. После гибели дерева на отпавшем стволе сохраняется сообщество лишайников, развивавшееся на коре еще при жизни дерева, – это эпифитное (прижизненное) сообщество. В лиственничниках на свежеповаленных ствалах, когда сохраняются кора, структура и плотность древесины (I степень разложения), преобладали эпифитные виды *Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *Bryoria furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw., *Tuckermanopsis ciliaris* (Ach.) Gyeln., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Usnea glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain., *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) Du Rietz. В пихтово-кедровых лесах разнообразие лишайников выше. Помимо вышеуказанных обнаружены виды, которые обитают как на коре, так и на валеже с отпавшей корой: *Mycoblastus affinis* (Schaer.) Schauer, *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattson et Lai, *Imshaugia aleurites* (Ach.) S. L. F. Meyer, *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl., *Japewia tornoënsis* (Nyl.) Tønsberg. Всего на валеже I степени разложения обнаружено 25 видов лишайников, для каждой породы дерева количество несколько отличается (от 11 видов на сосне до 18 на кедре). На продольных срезах древесина I степени разложения сосны, кедра, пихты и лиственницы плотная ($0,592 \pm 0,002$ г/см³), без полостей, либо полости незначительные (до 226 мкм) (рис. 1).

У валежа II степени разложения кора отслаивается вместе с лишайниками, древесина частично утрачивает свою твердость (плотность снижается на 10–30 % в зависимости от видовой принадлежности ствола, так, у пихты – $0,396 \pm 0,024$ г/см³, у лиственницы – $0,545 \pm 0,011$ г/см³), ветви сохраняются (рис. 2). На продольных и поперечных срезах валежа пихты древесина плотная, без полостей, коры нет, структура древесины сохраняется, годовые кольца видны, клеточная структура просматривается, поверхность ствола неровная (см. рис. 2, в). Древесина вале-

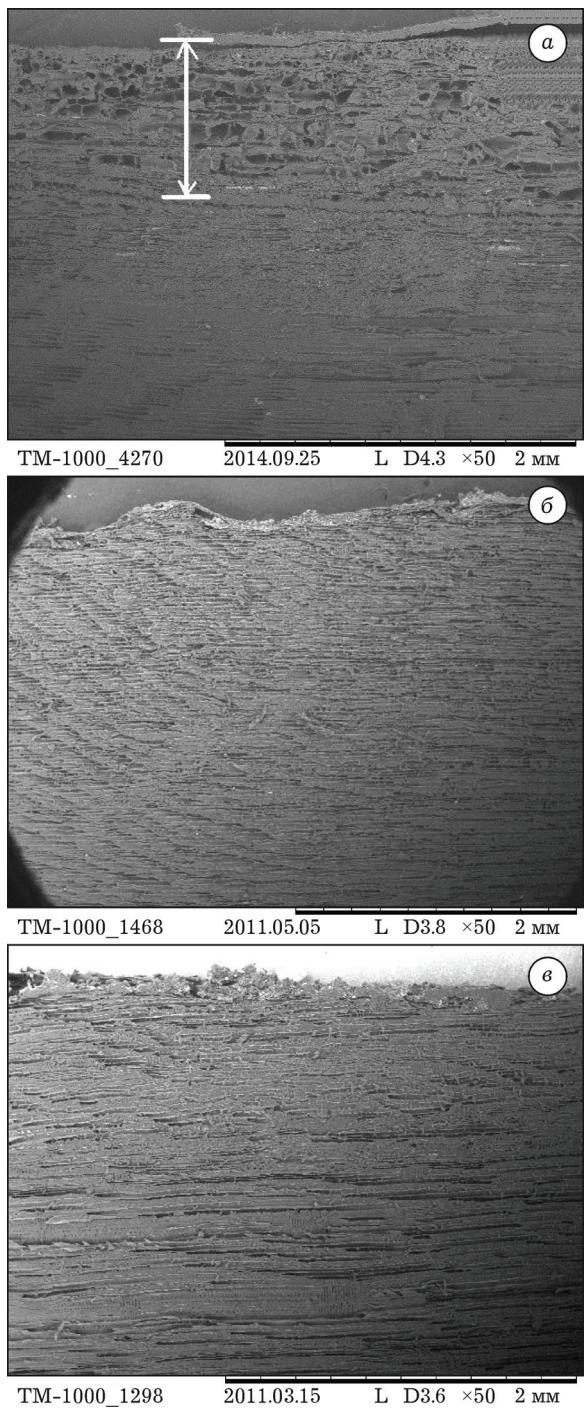


Рис. 1. I степень разложения: а – сосна (стрелками выделена кора) ($\times 50$), б – пихта ($\times 40$), в – кедр ($\times 50$)

жа лиственницы II степени разложения плотная, без полостей, коры нет (см. рис. 2, б). Опадение коры сопровождается выпадением эпифитов и появлением первичных слоевищ видов рода *Cladonia*, *Trapeliopsis granulosa* (Hoffm.) Lumbsch. и талломов *Lecanora cf. sa-*

ligna (Schrad.) Zahlbr., *L. symmicta* (Ach.) Ach. – начинается собственно эпиксильная сукцессия. Сухую, хорошо прогреваемую поверхность древесины, особенно сосновой или лиственничной, заселяют виды рода *Calicium*: *C. denigratum* (Vain.) Tibell., *C. trabinellum* (Ach.) Ach., *C. glauceum* Ach., *C. lenticulare* Ach. На более влажной древесине в затененных местообитаниях или с нижних и боковых сторон стволов обитают *Micarea melaena* (Nyl.) Hedl., *Bacidia subincompta*, *Trapeliopsis granulosa* и др. На сухой поверхности валежника вторично поселяются эпифитные виды родов *Bryoria* и *Usnea*, *Vulpicida pinastri*, *Imshaugia aleurites*, *Parmeliopsis ambigua* и ювенильные особи других видов. Все они не соприкасаются, поэтому говорить можно не об определенных синузиях, а о начале новой сукцессии. Максимальное видовое разнообразие наблюдается на валеже лиственницы – 32 вида из 39 обнаруженных на валеже II степени.

Древесина валежа III степени разложения значительно теряет свою плотность (до $0,199 \pm 0,055$ г/см³ у лиственницы, $0,289 \pm 0,009$ г/см³ у сосны), на ствалах в небольшом количестве имеются крупные ветви (рис. 3). На продольных срезах лиственницы древесина рыхлая, хрупкая, с полостями (наиболее крупные – 310–416 мкм) (см. рис. 3, б). Стволы в значительной степени поражены дереворазрушающими грибами, стенки ксилемы истончаются, полости многочисленные, небольшие по высоте. На поперечном срезе структура ксилемы и годовые кольца прослеживаются. Вторая стадия сукцессии характеризуется комплексом собственно эпиксильных видов рода *Cladonia*: *C. coccifera* (L.) Willd., *C. digitata* (L.) Hoffm., *C. macilenta* Hoffm., *C. botrytes* (K. G. Hagen) Willd., *C. pleurota* (Flörke) Schaer., *C. cenotea* (L.) Schaer., *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. coniocraea* (Flörke) Schaer. В этот период лишайники делят субстрат наравне со мхами и печеночниками. Боковые поверхности стволов оккупируют виды, встречающиеся на живых деревьях и на валеже с одинаковой частотой: *Vulpicida pinastri*, *Imshaugia aleurites*, *Parmeliopsis ambigua*. Лишайниковый покров в этот период имеет выразительный вид благодаря шиловидным и сцифовидным подоцем и ярким плодовым телам видов рода *Cladonia*, а также розеткам видов семейства *Parmeliaceae* (см. выше). На

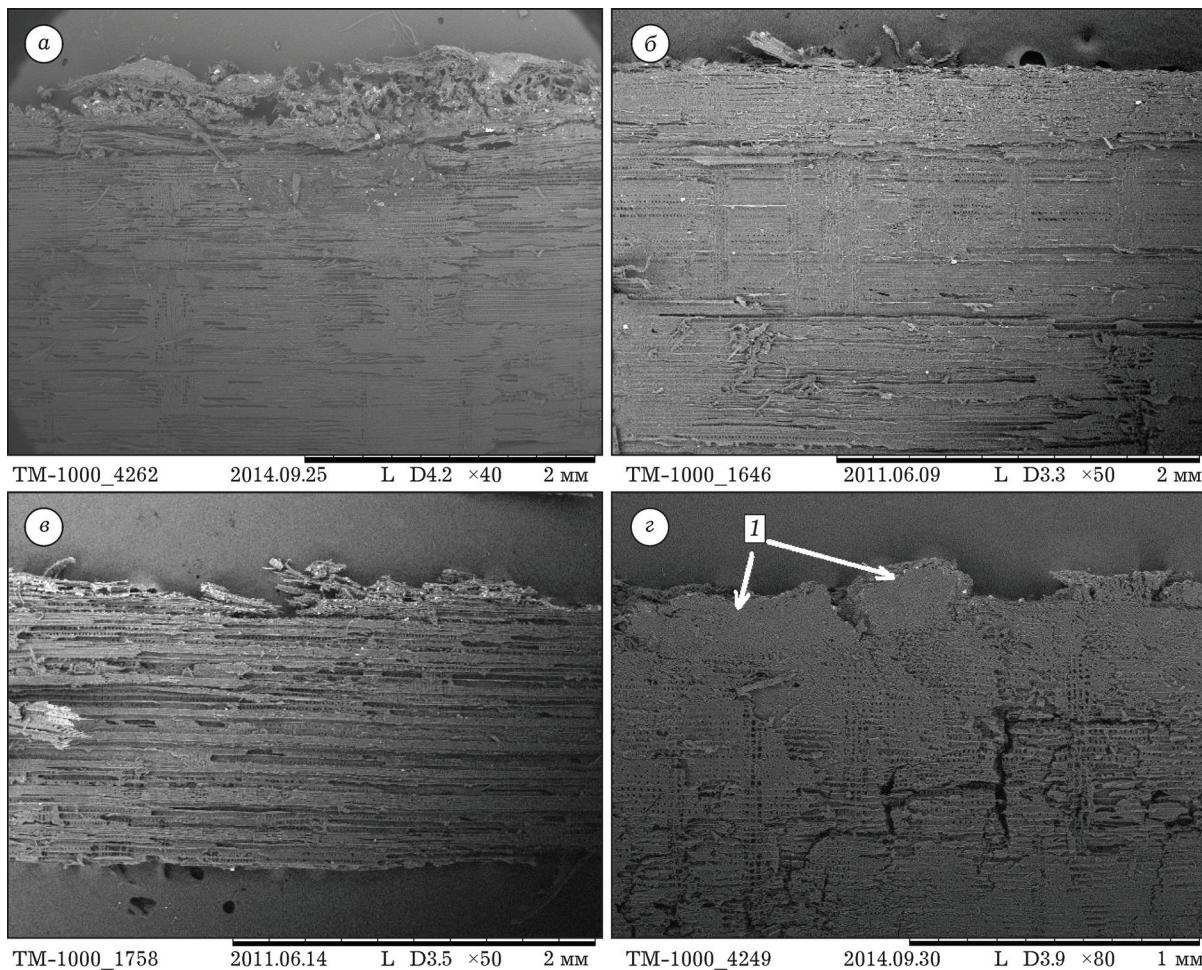


Рис. 2. II степень разложения: а – сосна (на поверхности *Parmelia sulcata*) ($\times 40$), б – лиственница ($\times 50$), в – пихта ($\times 40$), г – кедр ($\times 80$); 1 – стрелками обозначены грибные тела

валеже III степени разложения наблюдается самое большое разнообразие лишайников – 45 видов, из них на лиственнице найдено 34 вида, на пихте и сосне – по 22 вида, на кедре – 17. Исключением является только кедровый валеж – наибольшее количество видов лишайников здесь отмечено на стволах I степени разложения (18 видов).

Наибольшее разнообразие лишайников для валежа хвойных видов III степени разложения отмечено и канадскими учеными [Bunnell et al., 2008].

На валеже III–IV степени разложения гигромезофитные виды *Micarea prasina* Fr., *M. tenua*, *Bacidina inundata* (Fr.) Vězda продолжают обитать на нижних сторонах бревен лиственницы или на поверхности среди талломов мхов и кустистых и листоватых лишайников. Состав лишайников обогащается видами

ми, которые обитают и на почве, и на валеже (*Cladonia pyxidata* (L.) Fr., *C. furcata* (Huds.) Schrad., *C. gracilis* (Ach.) Schaer., *C. amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng.), которые постепенно замещают предшествующие им виды. Виды семейства Parmeliaceae исчезают, могут появляться эпиксильные виды рода *Peltigera*: *P. collina* (Ach.) Schrad., *P. neckeri* Hepp ex Müll. Arg. Это третья стадия сукцессии. Плотность древесины к этому времени снижается уже до $0,131 \pm 0,008 \text{ г}/\text{см}^3$ (рис. 4). В начале этой стадии на валеже обитает 31 вид лишайников, но их количество постоянно уменьшается, поскольку следующим этапом является замещение эпиксильных лишайников, таких как *Cladonia coccifera*, *C. digitata*, *C. macilenta* Hoffm., *C. deformis*, *C. coniocraea*, эпигейными видами вместе с окончательным разложением дре-

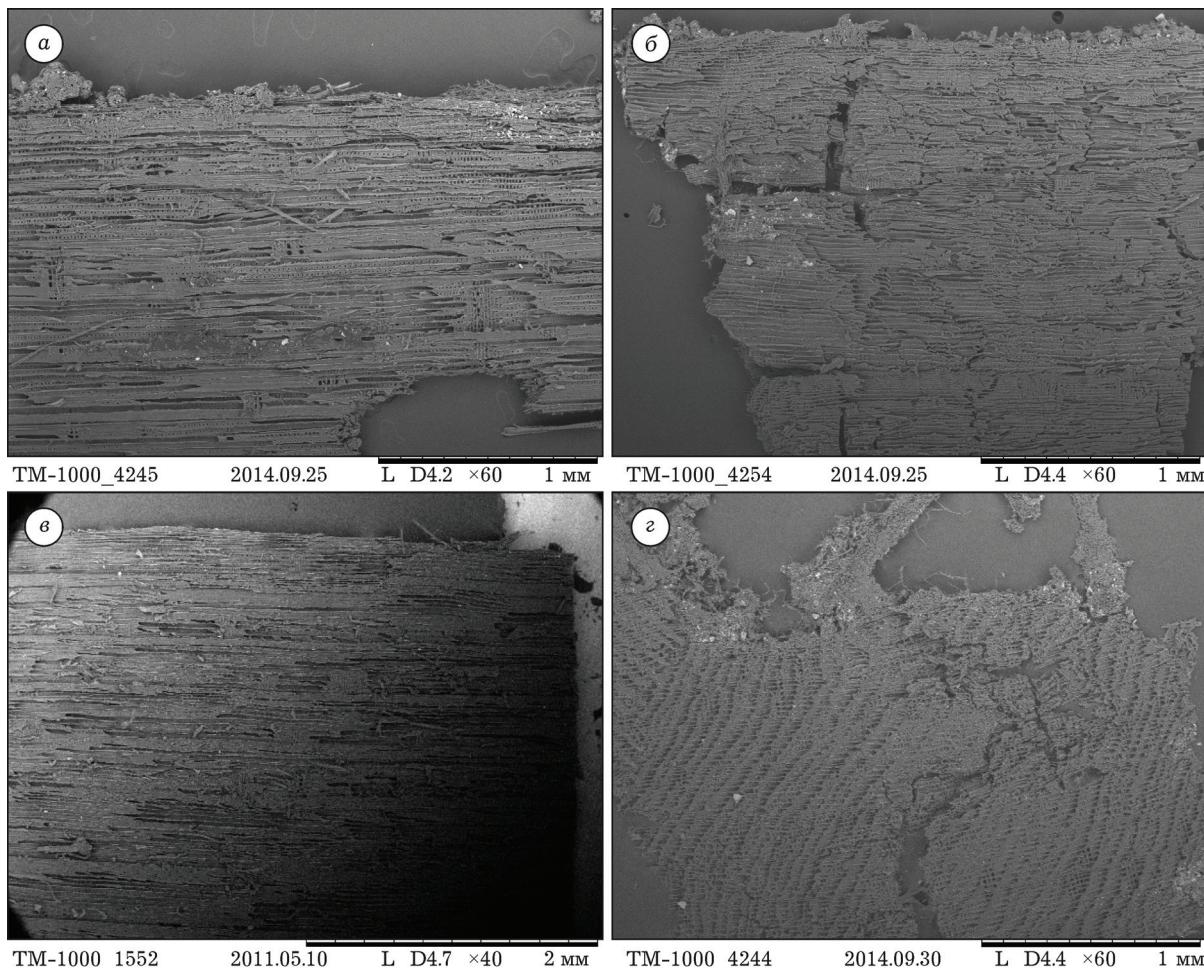


Рис. 3. III степень разложения: а – сосна ($\times 60$), б – лиственница ($\times 50$), в – пихта ($\times 40$), г – кедр ($\times 60$)

весины, относящейся к IV степени разложения. Здесь формируются синузии эпигейных кустистых лишайников – это четвертая и за-

ключительная стадия эпиксильной сукцессии. К тому времени, как древесина теряет свою структуру, рассыпается в труху, валежник уже сложно идентифицировать. На поверхности накапливается слой мелкозема, валеж зарастает мхами и видами, характерными для почвы. Доминируют *Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda и др. с примесью *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et Thell, *Cetraria laevigata* Rassad., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *P. canina* (L.) Willd. и др., окончательно сформированное сообщество включает только 15 видов. Состав лишайников достаточно однороден. Часто бывший ствол дерева виден как белая дорожка из лишайников на фоне мохово-кустарничкового покрова. Количество видов по сравнению со II и III стадиями сукцессии небольшое, но проективное покрытие

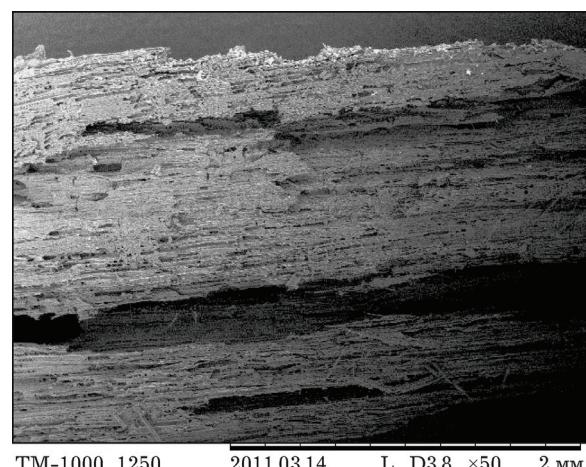


Рис. 4. Лиственница III–IV степень разложения ($\times 50$)

и обилие вышеуказанных доминирующих видов возрастает.

Каковы же взаимоотношения лишайника и субстрата в ходе такой сукцессии? Как влияет присутствие лишайника на разложение древесины? Известно, что ни эпифитные, ни эпиксильные лишайники не потребляют древесину и кору, используя их только как субстрат для прикрепления. Лишайники как фототрофные симбиотические организмы поселяются в основном на верхней и боковых частях валежа. Проективное покрытие может достигать 50–60 %. Большинство относится к мезофитам и ксеромезофитам. По отношению к свету наиболее фотофильны *Cladonia botrytes*, *C. cenotea*, а также виды *Salicium denigratum*, *C. glaucellum*, *C. lenticulare*, *Xylographa parallela*, обитающие на сухой сосновой древесине. Умеренно светолюбивые – *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Vulpicida pinastri*. Фотофобные – *Cladonia coccifera*, *C. digitata*, *C. pleurota*, *C. deformis*.

То, что эпиксильные лишайники используют древесину только как субстрат и при этом не наносят ей значительного механического повреждения, показывают срезы, на которых видно, что талломы лишайников и их органы прикрепления не внедряются в глубокие слои древесины. Листоватые лишайники прикрепляются к поверхности древесины ризинами и гаптерами (органоиды прикрепления), либо нижней поверхностью. К первым относятся такие виды, как *Vulpicida pinastri*, *Parmeliopsis hyperopta*, *P. ambigua*, закрепляющиеся на поверхности субстрата ризинами (рис. 5, а, б). Вторые, как *Hypodontinia bitteri* (Lynge) Ahti, прикрепляются к субстрату нижней поверхностью (см. рис. 5, в). Среди кустистых лишайников рода *Cladonia* с чешуйчато-ортотропной жизненной формой (*C. cenotea*, *C. chlorophaea*, *C. pleurota* и др.) также нет видов, внедряющихся в древесину (см. рис. 5, г). Основание таллома кустистого лишайника *Evernia mesomorpha* Nyl. также крепится к поверхности субстрата, не проникая вглубь (см. рис. 5, е). Только кустистые лишайники, имеющие гомф (орган прикрепления) – виды родов *Usnea* и отчасти *Bryoria* – могут проникать в древесину, но только в рыхлый и плохо структурированный верхний слой древесины III–IV степени разложения (см. рис. 5, д, е).

В литературе присутствует информация о том, что некоторые виды напочвенных лишайников способны поглощать макро- и микроэлементы из почвы [Nash III, 2008]. В некоторых случаях, начиная с III степени разложения, когда уже существенно нарушена структура, происходит обогащение древесины элементами минерального питания за счет иммобилизации грибами-древесиноразлагателями [Mukhortova, 2012b]. Возможно, внедрение в сообщество эпигейных видов в процессе сукцессии может происходить в том числе и за счет использования лишайниками минеральных элементов из разлагающейся древесины.

Первоначально мы предполагали, что лишайники способны увеличивать скорость деструкции древесины, повышая влажность субстрата под своим талломом и способствуя накоплению дегрита, более богатого элементами минерального питания, чем древесина. Однако изучение микрофотографий (СЭМ) срезов валежа показало, что структура древесины под лишайником сохраняется, в то время как нижележащие слои подверглись разложению в гораздо более высокой степени (см. рис. 5 в; 6 а, б). Плотность древесины и ее структура меньше нарушены под лишайниками талломами, независимо от вида лишайников. Древесина, уже пораженная грибами-ксилотрофами, разлагается медленнее в 15-миллиметровой зоне от поверхности, заселенной лишайниками. Так, на валеже лиственницы III степени разложения, пораженном белой гнилью, на продольном срезе видны полости высотой до 267 μm , однако под лишайниками *Cladonia* sp., *Bryoria nadvornikiana* древесина более плотная (до 900 μm), а ниже – узкие продольные полости с гифами (см. рис. 6, а, б).

Известно, что лишайники способны выделять вторичные метаболиты, так называемые лишайниковые кислоты, многие из которых обладают антибиотическим действием. Полученные данные позволяют предположить, что, вторичные метаболиты, обладающие фунгицидной активностью и аллелопатическим действием, проникают в древесину валежа, “консервируя” ее.

Подобная ситуация, когда слой древесины под лишайниками не подвергается деструкции, в то время как нижележащие слои

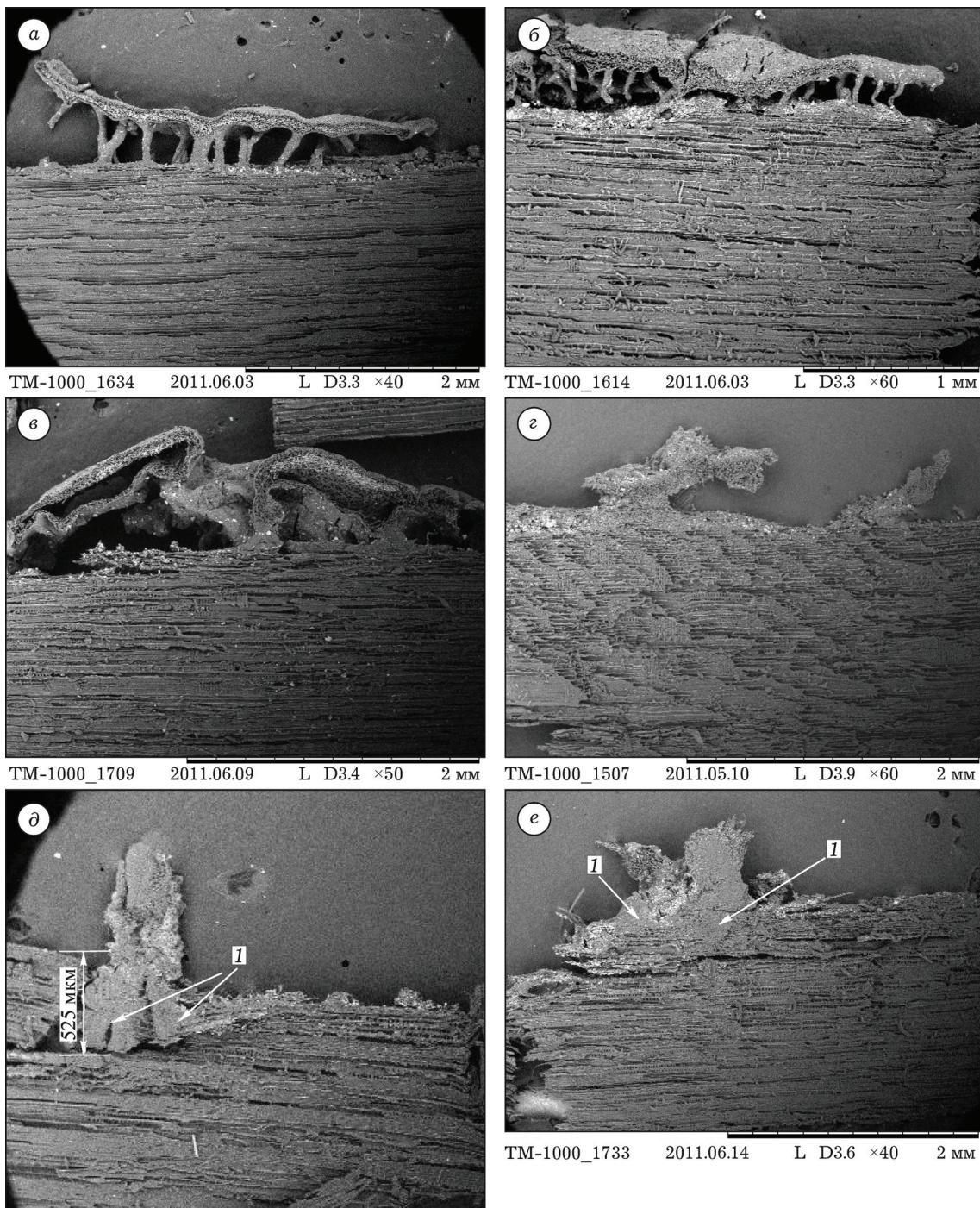


Рис. 5. Лишайники: а – *Vulpicida pinastri* на поверхности валежника пихты II степени разложения ($\times 40$); б – *Parmeliopsis ambigua* на поверхности валежника пихты II степени разложения ($\times 60$); в – *Hypogymnia bitteri* на поверхности валежника лиственницы II–III степени разложения ($\times 50$); г – первичное слоевище лишайника *Cladonia* sp. на поверхности валежника кедра I степени разложения ($\times 50$); д – *Usnea subfloridana* на поверхности валежника лиственницы II–III степени разложения (1 – части гомфа. Верхняя часть древесины сохранилась хорошо, нижняя часть разрыхлена); е – *Evernia mesomorpha* на поверхности валежника лиственницы II–III степени разложения (1 – основание таллома) ($\times 40$)

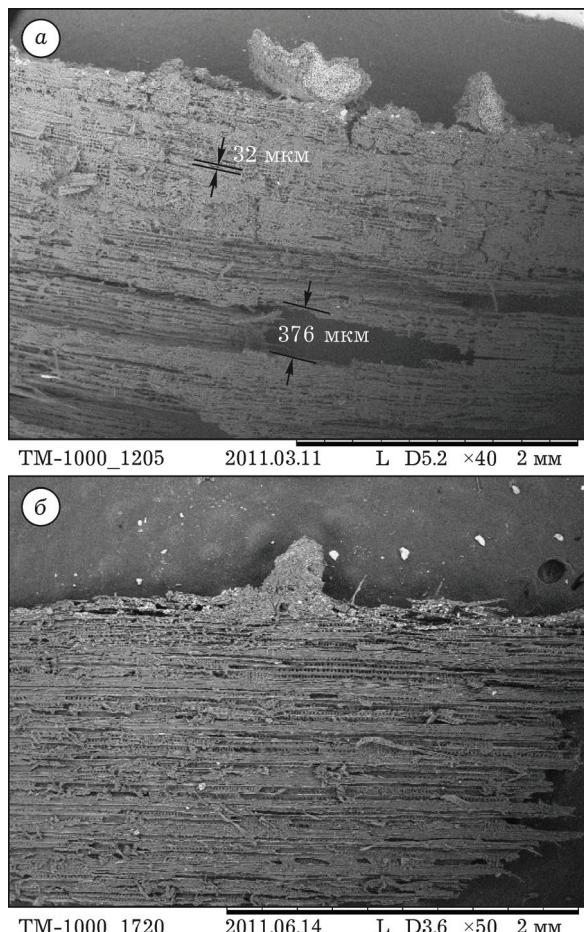


Рис. 6. Древесина лиственницы III степени разложения под талломом *Cladonia* sp. ($\times 40$), 1 – расположение гиф гриба в пустотах (а); под талломом *Bryoria* sp. ($\times 50$), 1 – расположение основания гомфа (б)

древесины разрушаются, описывал В. Рипачек [1967]. Влияние экстрактов лишайников на дереворазрушающие грибы отмечено давно [Hennigsson, Lundström, 1970; Вайнштейн, Толпышева, 1992; Land, Lundström, 1998]. Исследования на чистых культурах грибов показали, что экстракты лишайников обладают выраженным фунгиостатическим действием [Толпышева, 1985; Толпышева и др., 2005]. Это проявление межвидовой конкуренции, так называемый антибиоз. Исследования А. А. Вотинцевой и В. А. Мухина [2004] показали, что экстракты лишайников и листостебельных мхов способны подавлять прорастание и развитие базидиоспор и дикариотического мицелия настоящего трутовика (*Fomes fomentarius* (L. Fr.) Kickx.). Фунгио-

статическое действие оказывали виды рода *Cladonia* (*C. cespitosa*, *C. digitata*) и *Hypogymnia physodes*. Особенно токсичным оказался экстракт эпиксильного лишайника *Vulpicida pinastri*. Натурные наблюдения А. А. Вотинцевой [2007] показали, что образование плодовых тел трутовиков настоящего и окаймленного находятся в отрицательной связи с проективным покрытием эпиксильных мхов и лишайников, вплоть до полного отсутствия плодовых тел при проективном покрытии эпиксилов до 80 %, хотя в центральной части стволов наблюдается гниль. В то же время, как выяснили эти авторы, вид *Cladonia rupestris*, преимущественно встречающийся на почве, в эксперименте не показал токсичного действия на базидиоспоры и дикариотический мицелий настоящего трутовика.

Некоторые исследователи [Толпышева, 1984; Dawson, 1984; Загоскина и др., 2013] обнаружили высокую степень извлекаемости водой лишайниковых соединений, особенно фенольной природы, из ненарушенных талломов лишайников.

В ходе наших исследований установлено, что форма таллома и степень соприкосновения лишайников с субстратом не влияют на вымывание кислот из таллома, поскольку наличие вторичных метаболитов лишайников в древесине достоверно обнаружено под всеми видами лишайников. Лишайники, обладающие ортотропной (виды родов *Bryoria*, *Usnea*, *Evernia* и лишайники рода *Cladonia*) или пластиотропной формами роста, плотно ли прилегающие, как *Hypogymnia physodes*, или имеющие воздушное пространство, как *Vulpicida pinastri* и *Parmeliopsis ambigua*, постоянно выделяют вторичные метаболиты с водой, просачивающейся через их талломы.

Наличие лишайниковых кислот в древесине изучали с помощью методов высокоэффективной жидкостной и тонкослойной хроматографии (ВЭЖХ и ВТСХ) в образцах древесины на глубине 0–5, 5–10 и 10–15 мм от поверхности. При сравнении результатов очевидно, что оба метода объективно указывают на наличие лишайниковых метаболитов в древесине.

Хроматограммы вытяжек из древесины, полученные с помощью ВТСХ, демонстрируют проникновение лишайниковых метаболи-

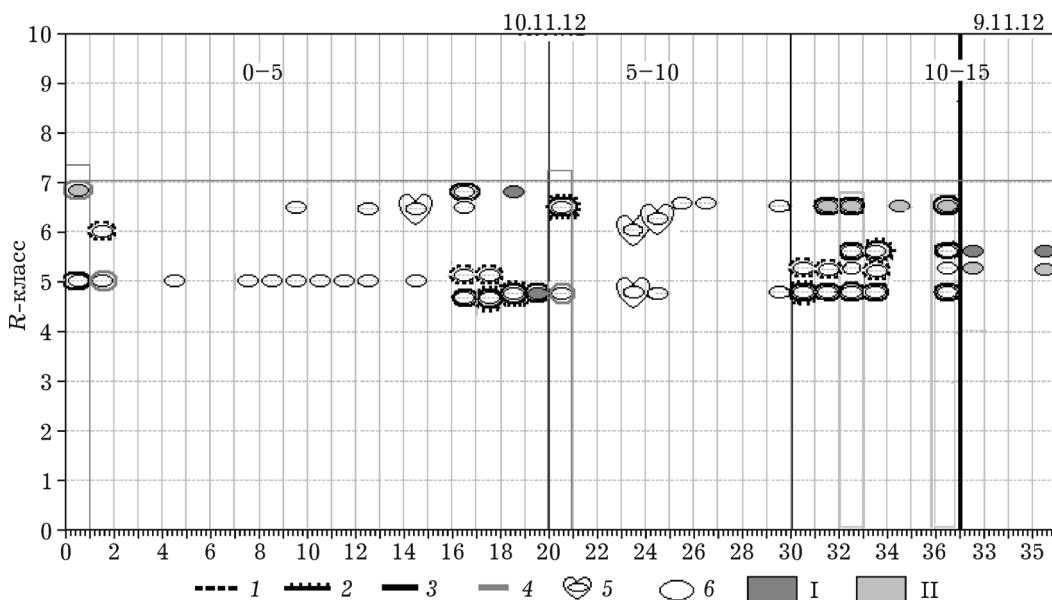


Рис. 7. Хроматограммы ВТСХ. Свечение пятна в ультрафиолете: 1 – голубой, 2 – фиолетовый, 3 – оранжевый, 4 – оранжево-красный, 5 – розово-оранжевый, 6 – белый. Цвет пятна в видимом спектре: I – фиолетовый, II – буроватый

тов на различную глубину. На хроматограмме срезов с различной глубиной образца древесины лиственницы II степени разложения под лишайником *Usnea subfloridana* прослеживаются одинаковые следы веществ (колонки хроматограммы 17, 33, 37 на рис. 7, 8). Четкие следы четырех пятен классов R_{6-7} , имеют большое сходство со следами на колонках 32, 34, 38. Если в образцах 32 (лиственница, II степень разложения, колонки 15 и 31), 34 (лиственница, 17, 33, 37), 38 (сосна, III степень разложения, колонки 20 и 35) обитает *U. subfloridana*, то в остальных случаях ее нет в образце, как в образце 38 (лиственница, III степень разложения, колонки проб 18 и 34, взятые из-под *Rinodina* sp.). Неполное сходство есть и с пятнами классов R_{6-7} в образцах, где лишайники отсутствуют вообще, как в образцах 15–20 (кедр, I степень разложения, колонки 6 и 25), либо на древесине располагались другие виды лишайников. Например, в слое 0–5 мм (образец 31, лиственница, под *Bryoria*, II степень разложения, колонка 14) не прослеживается никаких веществ, а слое 5–10 мм (тот же образец, колонка 30) прослеживаются два пятна, по расположению сходные со следами образцов, содержащих *U. subfloridana*. То же и в образце 33 из-под *Hypogymnia bitteri* (лиственница, II степень разложения, колонки

16 и 32), в верхнем слое нет веществ, определяемых этим методом, а в слое 10–15 мм есть следы, схожие со следами образца 34 из-под *Usnea subfloridana*. Вероятно, метаболиты *U. subfloridana* экстрагировались в древесину ранее, и в верхних слоях их не осталось.

Исследование на ВЭЖХ и ВТСХ образцов древесины без лишайников показывает полное отсутствие следов вторичных метаболитов лишайников в части образцов (хроматограммы 3, 4, 22, 33 (кедр, I степень разложения); 29 (пихта, II степень разложения)) (см. рис. 7, 8). Однако в некоторых случаях в образцах древесины без лишайников лишайниковые вещества обнаруживаются либо только в верхнем слое древесины, либо установлено их отсутствие в верхних, но присутствие в нижележащих слоях (как в образцах 31 и 33). Например, колонки 8 и 36 образцов 22–25 (пихта, I степень разложения) показали наличие в верхнем слое до 0–5 мм изоартотелина, характерного для лишайников семейства Lecanoraceae или рода *Buellia*, семейство Physciaceae. Изоартотелин не проник в нижележащие слои древесины, вероятно, это могут быть следы прижизненных эпифлеодных лишайников, исчезнувших с корой. Возможно, с увеличением количества лишайников на стволе увеличивается и ко-

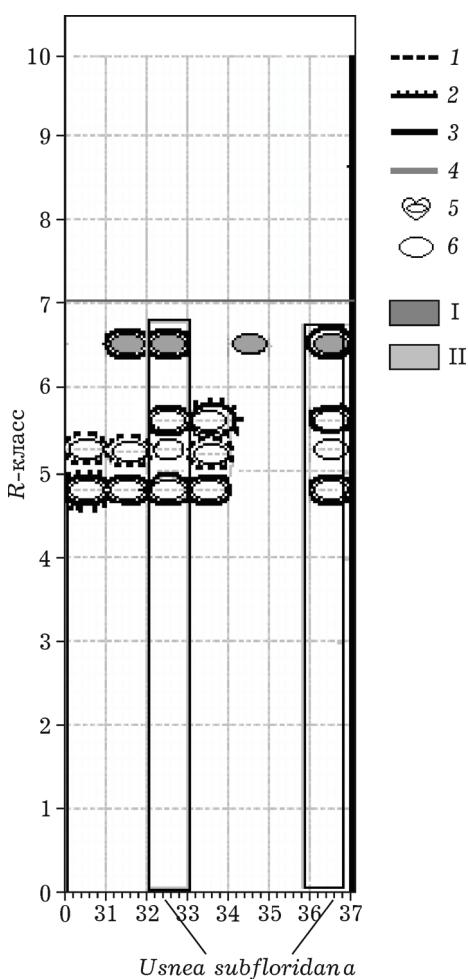


Рис. 8. Фрагмент хроматограммы древесины лиственницы (валежник II степени разложения) под лишайником *Usnea subfloridana*.

Усл. обозн см. на рис. 7

личество выделяемых вторичных метаболитов, которые, вероятно, благодаря снижению плотности, на более поздних стадиях способны проникать уже и в более глубокие слои древесины. Так, виды, обитающие на валеже пихты II степени разложения, *Parmeliopsis hyperopta* (колонки 11 и 28), *P. ambigua* (колонки 10 и 27) и *Vulpicida pinastri* (колонки 9 и 26), схожи по составу лишайниковых веществ. Древесина под этими лишайниками содержит неидентифицированное вещество класса R_5 в верхнем слое, предположительно усниновую кислоту, а *P. ambigua* еще и вещество класса R_{6-7} . В нижележащих слоях *P. ambigua* и *Vulpicida pinastri* содержат усниновую кислоту и вещество класса R_{6-7} , в отличие от *P. hyperopta*. Предполагалось, что *Parmeliopsis hyperopta* и *P. ambigua* объе-

диняются наличием диварикатовой кислоты, а *Vulpicida pinastri* отличается от них содержанием пинастровой и вульпиновой кислот [Вайнштейн и др., 1990], однако этого не показывает хроматограмма. С одной стороны, хроматограмма может указывать на различную проникаемость древесины для разных веществ или на виды, обитавшие на этом месте ранее. В то же время в древесине на более поздних степенях разложения, как показано ранее, присутствие вторичных метаболитов наблюдается до глубины 15 мм.

При работе с образцами древесины по методу ВЭЖХ взяты образцы из-под лишайников и для сравнения древесина без них. Так, хроматограмма образца 6 (Хамар-Дабан, пихта, валеж, коры нет, древесина плотная), несмотря на то, что древесина была без лишайников, показывает наличие метаболитов лишайников, вероятно обитавших ранее здесь или на коре (рис. 9, а).

Анализ хроматограмм древесины из-под лишайников рода *Bryoria* показывает наличие констиктовой (предположительно), стиктовой и алекториаловой кислот и атранорина в верхнем слое до 0,5 см. Количество лишайниковых веществ возрастает во втором и резко уменьшается в нижнем слоях 1,0–1,5 см. Во всех слоях прослеживается наличие алекториаловой кислоты и атранорина (см. рис. 9, б, в, г).

Наличие лишайниковых кислот в древесине, не заселенной в данный момент лишайниками, может свидетельствовать об устойчивости этих соединений и возможности их длительного существования в древесине разлагающегося валежа.

В чем же состоит биологический смысл продукции и выделения вторичных метаболитов талломами лишайника?

Лишайники заселяют непосредственно поверхность древесины, начиная со II степени разложения, когда она еще сохраняет свою структуру и плотность для надежного закрепления организмов. Однако по мере разложения древесина стремительно теряет свою плотность, становится рыхлой, легко фрагментирующейся, ствол перестает выполнять свою функцию надежного субстрата для закрепления и может потерять форму даже при незначительном механическом воздействии. Для закрепления на нем лишайнику требу-

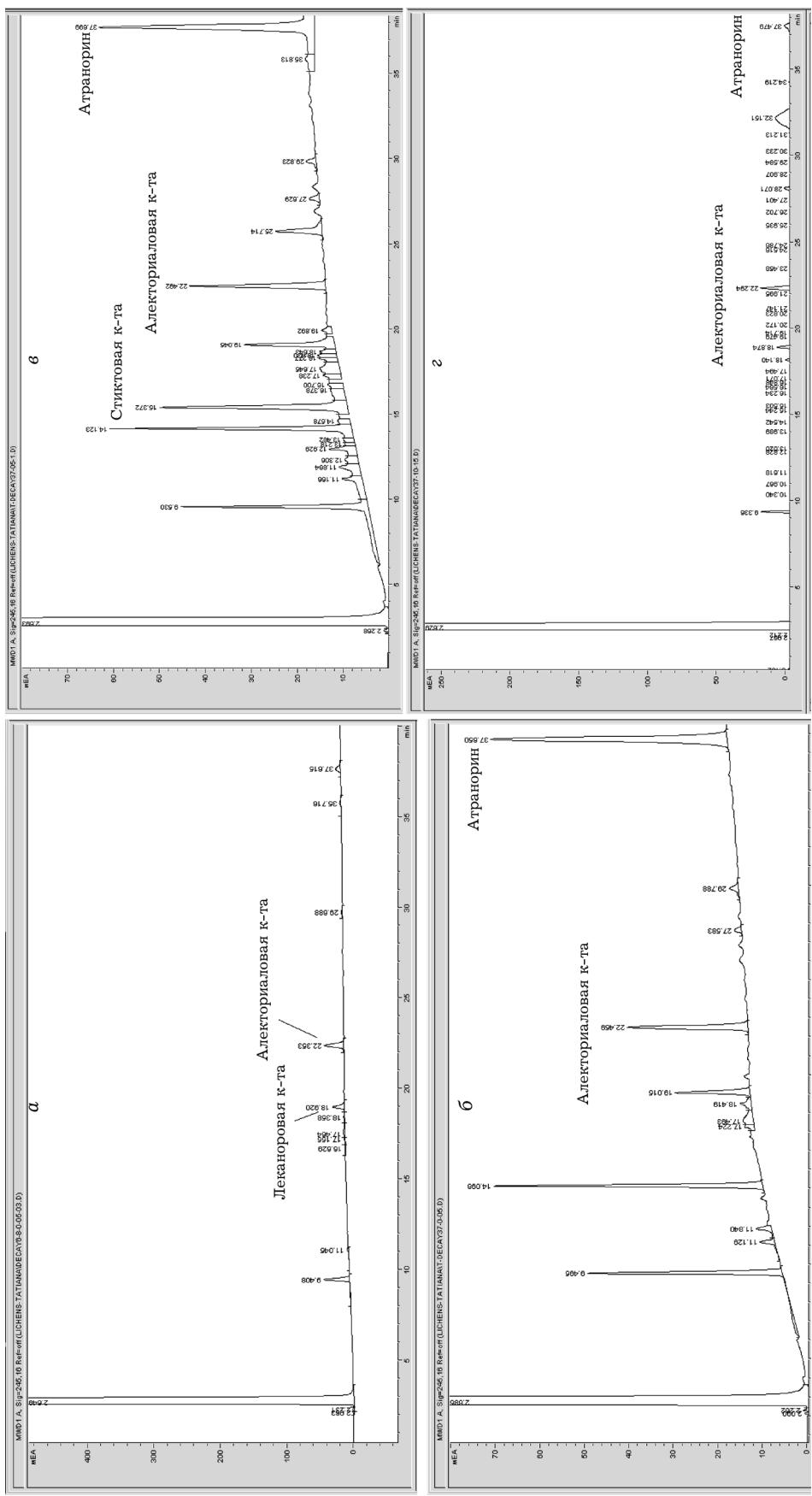


Рис. 9. Хроматограмма по методу ВЭЖХ образца валежника без лишайников (*a*), под лишайником рода *Bryoria*: слой древесины на глубине 0–0,5 см (*б*); 0,5–1,0 см (*2*); 1,0–1,5 см (*6*)

ется уже более глубокое проникновение в субстрат (на III–IV степени разложения). Скорость разложения древесины и, соответственно, снижение ее плотности зависит как от видовой принадлежности ствола и его диаметра, так и от гидротермических условий, в которых протекает разложение. По нашим данным, валеж пихты в условиях Хамар-Дабанского лесорастительного округа таежно-черневых и горно-таежных пихтовых лесов может достичь III степени разложения за 25 лет, а валежу сосны в более сухих условиях Улан-Бургасского лесорастительного округа для достижения этой степени требуется не менее 60 лет [Mukhortova, 2012а, б]. Холодные условия горно-таежных лиственничников, вероятно, также препятствуют быстрому разложению древесины. Для валежа лиственницы в этих условиях, по нашим оценкам, требуется не менее 60 лет для достижения III степени.

Основным агентом, разлагающим валежную древесину, являются ксилотрофные грибы. Для этих грибов древесина представляет собой “и стол, и дом”, т. е. грибы обитают в валежнике, получая убежище от неблагоприятных факторов среды, и пожирают свой дом, добывая из древесины необходимые им органические вещества и минеральные элементы. Лишайники и ксилотрофные грибы не имеют прямой пищевой конкуренции. Поверхность валежа для лишайников является субстратом для закрепления. Кроме того, стволы валежа на начальных этапах его разложения обычно располагаются над поверхностью почвы, давая возможность поселяющимся на них лишайникам получать большее количество света и частично избавиться от конкуренции с растительностью напочвенного покрова за свет и субстрат. Но этот субстрат и его преимущества недолговечны, а рост лишайников, в отличие от грибов, более медленный. Следовательно, между грибами и лишайниками имеет место конкуренция за экологическую нишу, смысл которой в создании постоянной фитоценотической среды обитания для последних. В ходе разложения древесины грибы изменяют среду в сторону непригодности, к чему подключаются и другие организмы: бактерии, беспозвоночные. Возникает ситуация, которая может трактоваться как стабильно экстремальные условия

жизни – субстрат с определенными экологическими условиями должен исчезнуть, и лишайники вынуждены противодействовать этому, ингибируя рост грибов-древесиноразлагателей. Таким образом, лишайники консервируют субстрат, изменения среду под себя. На первых порах влиянием лишайников незаметно, но с увеличением сомкнутости и появлением сообщества (вторая и третья стадии сукцессии) влияние лишайников растет. Тем не менее лишайники не в состоянии полностью остановить процесс разложения валежа, что видно на срезах в СЭМ. Постоянное изменение субстрата как изнутри (деструкция), так и снаружи (накопление продуктов обмена, вселение новых видов лишайников и мохобразных приводит к изменению факторов среды, таких как освещенность и влажность (за счет поступления опада, зарастания кустарничками и травами, увеличения водоудерживающей способности древесины из-за снижения ее плотности). Среда обитания становится непригодной для сообщества, которое в результате сменяется следующей сукцессионной стадией.

Ряд авторов отмечает, что видовой состав мхов и лишайников на валеже в значительной степени определяется видовой принадлежностью стволов и их диаметром. По результатам наших наблюдений не отмечено значительного расхождения видового состава лишайников на валеже пихты и кедра, с одной стороны, и лиственницы с сосной, с другой, разлагающихся в значительно отличающихся условиях климата.

Мы предполагаем, что одним из факторов, определяющих видовое богатство и проективное покрытие сообществ эпиксильных лишайников, может являться продолжительность разложения стволового валежа. Более медленное разложение позволяет закрепиться и вырасти большему количеству талломов и видов. Так, валеж пихты на Хамар-Дабане характеризуется наиболее низким видовым богатством и самой высокой скоростью разложения, вследствие относительно теплых и влажных условий, благоприятствующих деятельности древесиноразлагающих грибов. В то же время валеж лиственницы разлагается в более холодных условиях. Скорость его разложения значительно ниже, а видовое богатство эпиксильных лишайников выше.

Это наше предположение нисколько не противоречит результатам исследований других авторов, поскольку скорость разложения стволового валежа также в значительной степени зависит от видовой принадлежности ствола и его диаметра. Однако поскольку ствол служит для лишайников только субстратом для закрепления, то ни его химические особенности, ни размер не должны напрямую влиять на видовой состав и количество лишайников.

Исходя из скорости разложения валежа, вполне объяснимо большее количество видов эпиксильных лишайников на лиственнице (53 вида), хотя кедр и пихта (по 39 видов) обитают в более гумидных и теплообеспеченных условиях хр. Хамар-Дабан. Валеж пихты на Хамар-Дабане характеризуется высокой скоростью разложения (стволовой валеж достигает III степени разложения за 25 лет), так как условия благоприятствуют деятельности древесиноразлагающих грибов. В то же время валеж лиственницы разлагается в более холодных условиях. Скорость его разложения почти в 2,5 раза ниже, а видовое богатство эпиксильных лишайников в 2 раза выше. Сосна (36 видов) по количеству видов лишайников ненамного отстает от кедрового и пихтового валежа, хотя пробная площадь расположена в одном из наиболее засушливых районов Бурятии. В таком климате замедляется разложение валежа и заселение древесины грибами, а более медленное разложение позволяет закрепиться и вырасти большему количеству талломов лишайников. Хотя разнообразие лишайников на сосновом валеже меньше, и развиваются они медленнее, однако стабильная ситуация с субстратом позволяет зарегистрировать достаточно большое количество видов, в отличие от динамично разлагающегося валежа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлены стадии лишайниковой сукцессии, соответствующие разной степени разложения валежа. Выявлено, что эпиксильная лишайниковая сукцессия начинается после обнажения древесины при переходе от I ко II степени разложения. Установлены че-

тыре стадии лишайниковой сукцессии, которые взаимосвязаны со степенью разложения валежника. После отпада на стволах некоторое время сохраняется эпифитное сообщество лишайников, связанное с корой и формирующееся еще при жизни дерева. Первая стадия эпиксильной сукцессии отличается разрозненными талломами лишайников, преобладают накипные лишайники. Появляются ювенильные и стерильные талломы кустистых и листоватых лишайников (макролишайников). При переходе ко второй стадии сомкнутость талломов увеличивается, накипные виды постепенно вытесняются кустистыми. Начинают доминировать эпиксильные виды рода *Cladonia*. На третьей стадии эпигейные виды начинают замещать предшествующие им. Заключительная стадия сукцессии характеризуется эпигейно-кладониевым сообществом при полном разложении валежа.

Эпиксильная сукцессия, таким образом, проходит как постоянное увеличение числа видов на фоне медленного изменения субстрата (валежа), затем резкое снижение разнообразия при постепенном увеличении числа напочвенных видов до полной деградации субстрата. Субстрат постепенно превращается в элемент лесной подстилки, а эпиксильная растительность полностью замещается эпигейной. Видовой состав лишайников позволяет четко идентифицировать степень разложения валежа визуально: первая стадия эпиксильной сукцессии – накипная с разрозненными талломами (I-II степень разложения валежа); вторая – эпиксильная кладониево-пармелиевая (II-III степень); третья – эпиксильно-эпигейная кладониевая (III-IV степень). Завершающая четвертая стадия эпиксильной сукцессии – беломошно-кладониевая (IV степень разложения).

Не обнаружено существенного механического повреждения древесины валежа лишайниками, однако установлено, что лишайники способны химически воздействовать на верхние слои древесины, выделяя в окружающую среду вторичные метаболиты. Форма таллома и степень соприкосновения лишайников с субстратом не влияют на вымывание кислот из таллома, поскольку наличие вторичных метаболитов лишайников в дре-

весине достоверно обнаружено под всеми видами лишайников.

Экспериментально подтверждено проникновение в древесину вторичных метаболитов лишайниковых кислот в древесине, не заселенной лишайниками, в данный момент может свидетельствовать об устойчивости этих соединений. Очевидно, они продолжают "консервировать" субстрат даже после исчезновения лишайника с поверхности древесины.

Таким образом, эмпирические заключения, что слой древесины под лишайниками не подвергается деструкции на глубину до 2–3 см, а нижележащие слои древесины разрушаются, описанные в литературе [Рипачек, 1967], получают экспериментальное обоснование.

Установлено, что в эпиксильных лишайниковых сукцессиях происходит полный цикл развития с полной сменой видов, который завершается с достижением последних стадий разложения древесины, характеризующихся фрагментацией стволов. Лишайники же, в свою очередь способны замедлять разложение субстрата путем выделения вторичных метаболитов, которые подавляют развитие дереворазрушающих грибов. Ход эпиксильной сукцессии можно описать как постепенное увеличение числа сначала эпиксильных, а затем напочвенных видов до полного исчезновения субстрата, который постепенно превращается в элемент лесной подстилки.

Авторы выражают благодарность за помощь в проведении хроматографических работ И. Н. Урбановиче и В. А. Ханину (БИН РАН, г. Санкт-Петербург).

Исследования проведены при поддержке гранта РФФИ № 13-04-01128.

ЛИТЕРАТУРА

- Вайнштейн Е. А., Толпышева Т. Ю. Действие экстракта из лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. и чистых лишайниковых кислот на дереворазрушающие грибы // Микология и фитопатология. 1992. Т. 26, вып. 6. С. 448–155.
- Вайнштейн Е. А., Равинская А. П., Шапиро И. А. Справочное пособие по хемотаксономии лишайников. Л., 1990. 148 с.
- Вотинцева А. А., Мухин В. А. Влияние экстрактивных соединений лишайников и листостебельных мхов на развитие базидиоспор и мицелия настоящего трутовика // Экология. 2004. № 5. С. 323–329.
- Вотинцева А. А. Межвидовые взаимодействия дереворазрушающих грибов с эпифитными лишайниками и мхами в природе // Там же. 2007. № 4. С. 307–310.
- Загоскина Н. В., Николаева Т. Н., Лапшин П. В., Заварзин А. А., Заварзина А. Г. Водорастворимые фенольные соединения у лишайников // Микробиология. 2013. Т. 82, № 4. С. 434.
- Климченко А. В. Аккумуляция углерода в валежнике лиственничников северной тайги и средней Сибири // Лесное хозяйство. 2005. № 5. С. 33–34.
- Климатический атлас СССР. М.: Гидрометеоиздат, 1960. Т. 1. 181 с.
- Коротков И. А. Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР//Углерод в экосистемах лесов и болот России / под ред. В. А. Алексеева, Р. А. Бердси. Красноярск, 1994. С. 29–47.
- Кушневская Е. В. Эпиксильные сукцессии в ельниках Ленинградской области. Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 7. С. 917–938.
- Полубояринов О. И. Плотность древесины. М.: Лесн. пром-сть, 1976. 200 с.
- Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесн. пром-сть, 1967. 276 с.
- Стороженко В. Г. Датировка разложения крупных древесных остатков в лесах различных природных зон / Лесоведение. 2001. № 1. С. 49–53.
- Толпышева Т. Ю. Влияние экстрактов из лишайников на грибы. I. Действие водных вытяжек из *Cladina stellaris* и *C. rangiferina* на рост почвенных грибов // Микология и фитопатология. 1984. Т. 18, № 4. С. 287–293.
- Толпышева Т. Ю. Влияние экстрактов из лишайников на грибы. III. Действие усниновой кислоты и атранорина на рост почвенных грибов // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19, вып. 6. С. 482–490.
- Толпышева Т. Ю., Любимова Е. Г., Александрова А. Г. Влияние листоватых лишайников на видовой состав микромицетов древесины сосны // Там же. 2005. Т. 39, № 3. С. 81–88.
- Харпухаева Т.М. Сукцессионные стадии эпиксильных лишайников в лесных фитоценозах Республики Бурятия // Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде: мат-лы Всерос. науч. конф. (10–13 июня 2013 г., Иркутск). Иркутск: СИФИБР СО РАН, 2013. С. 436–437.
- Bunnell F. L., Spribille T., Houde I., Goward T., Bjork C. Lichens on down wood in logged and unlogged forest stands // Can. J. Forest Res. 2008. Vol. 38, N 5. P. 1033–1041.
- Caruso A., Rudolphi J. Influence of substrate age and quality on species diversity of lichens and bryophytes on Stumps // Bryologist. 2009. Vol. 112, Is. 3. P. 520–531.
- Caruso A., Thor G., Snäll T. Colonization-extinction dynamics of epixylic lichens along a decay gradient in a dynamic landscape // Oikos. 2010. Vol. 119, N 12. P. 1947–1953.
- Crawford R. H., Li C. Y., Floyd M. Nitrogen fixation in root-colonized large woody residues of Oregon coastal forests // For. Ecol. Management. 1997. Vol. 92. P. 229–234.

- Crites S., Dale M. R. T. Diversity and abundance of bryophytes, lichens, and fungi in relation to woody substrate and successional stage in aspen mixedwood boreal forests // () Canad. Journ. Bot. 1998. Vol. 76, N 4. P. 641–651. Cited 76 times.
- Dawson H. J., Hrutfiord B. F., Ugolini F. C. Mobility of lichen compounds from *Cladonia mitis* in arctic soils // Soil Sci. 1984. Vol. 138, N 1. P. 40–44.
- Feige G. B., Lumbsh H. T., Huneck S., Elix J. A. Identification of lichens substances by a standardized high-performance liquid chromatographic method // J. Chromatography 1993. Vol. 646. P. 417–427.
- Fox C. A., Preston C. M., Fyle C. A. Micromorphological and ^{13}C -NMR characterization of a Humic, Lignic and Hastic Folisol from British Columbia // Can. J. Soil Sci. 1994. Vol. 74. P. 1–15.
- Henningsson B., Lundström H. The influence of lichens, lichen extracts and usnic acid on wood destroying fungi // Material U. Organismen. 1970. Vol. 5. P. 19–31.
- Jansová, I., Soldán, Z. The habitat factors that affect the composition of bryophyte and lichen communities on fallen logs // Preslia. 2006. Vol. 78, N 1. P. 67–86.
- Jüriado I., Paal J., Liira J. Epiphytic and epixylic lichen species diversity in Estonian natural forests // Biodiversity and Conservation. 2003. Vol. 12. N 8. P. 1587–1607.
- Krankina O. N., Harmon M. E. Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests // Water Air Soil Pollut. 1995. Vol. 82. P. 227–238.
- Kushnevskaya H., Mirin D., Shorohova E. Patterns of epixylic vegetation on spruce logs in late-successional boreal forests // Forest Ecol. and Management. 2007. Vol. 250, Is. 1–2. P. 25–33.
- Land C. J., Lundström H. Inhibition of fungal growth by water extracts from the lichen *Nephroma arcticum* // Lichenologist. 1998. Vol. 30, N 3. P. 259–262.
- Muhle, H., LeBlanc, F. Bryophyte and lichen succession on decaying logs. 1. Analysis along an evaporation gradient in eastern Canada // J. Hattori Botan. Lab. 1975. vol. 39. P. 1–33.
- Mukhortova L. Carbon budget recovery and role of coarse woody debris in post-logging forest ecosystems of Southern Siberia // Bosque. 2012a. Vol. 33, N 3. P. 261–265.
- Mukhortova L. Carbon and nutrient release during decomposition of coarse woody debris in forest ecosystems of Central Siberia // Folia Forestalia Polonica. Ser. A: Forestry. 2012b. Vol. 54, N 2. P. 71–83.
- Nascimbene J., Marini L., Caniglia G., Cester D., Nimmis P. L. Lichen diversity on stumps in relation to wood decay in subalpine forests of Northern Italy // Biodiversity and Conservation. 2008. Vol. 17, N 11. P. 2661–2670.
- Nash T. H. III. Lichen biology. Chapter 12: Nutrients, elemental accumulation, and mineral cycling / ed. by T. H. Nash III. Cambridge University Press, USA, 2008. P. 234–251.
- Nave L. E., Vance E. D., Swanston Ch. W., Curtis P. S. Fire effects on temperate forest soil C and N storage // J. Appl. Ecol. 2011. Vol. 21, N 4. P. 1189–1201.
- Orange A., James P. W., White F. J. Microchemical methods for the identification of lichens // British Lichen Society. London, 2001. 101 p.
- Qian H., Klinka K., Song X. Cryptogams on decaying wood in old-growth forests of southern coastal British Columbia // J. Vegetation Sci. 1999. Vol. 10. P. 883–894.
- Söderström L. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden // Nord. J. Bot. 1988. Vol. 8. P. 89–97.
- Tinker D. B., Knight D. H. Coarse woody debris following fire and logging in Wyoming lodgepole pine forests // Ecosystems. 2000. N 3. P. 472–483.

Interaction Between Lichens and Fallen Deadwood in Forest Ecosystems of Eastern Baikal Region

T. M. KHARPUKHAeva, L. V. MUKHORTOVA

¹ Institute of General and Experimental Biology, SB RAS
670047, Ulan-Ude, Sakh'yanovoi str., 6
E-mail: takhar@mail.ru

² V. N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
E-mail: l.mukhortova@gmail.com

Succession stages of epixylic lichens in relation to decomposition of fallen deadwood were studied in Eastern Baikal region. It was found that lichens passed through four stages of epixylic succession: from epiphytic and epixylic to the epigeic stage. It was also determined that lichens could inhibit decomposition of the higher layer of deadwood which served as the substrate to them.

Key words: lichens, secondary metabolites, fallen deadwood, Baikal region.