

И. Н. Урбанавичене¹, В. А. Андросова², А. В. Сони́на²
Экология лишайников — terra incognita?

I. N. Urbanavichene, V. A. Androsova, A. V. Sonina

Lichen ecology — terra incognita?

¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
urbanavichene@gmail.com

² Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск
vera.androsova28@gmail.com; angella_sonina@mail.ru

Представлено обобщение по актуальным проблемам в изучении экологии лишайников. Приведен краткий обзор современных и исторических исследований. Выделены превалирующие экзо- и эндогенные экологические факторы, имеющие наибольшее значение для изучения вопросов экологии лишайников.

Ключевые слова: лишайники, экология.

В современной лихенологии вопросам изучения экологии лишайников посвящено значительное число работ, как отечественных, так и зарубежных (Голубкова, 2001; Макрый, 1990, 2014; Равинская, 1991; Равинская, Вайнштейн, 1975; Сони́на и др., 2013; Шапиро, 1991; Gauslaa, Solhaug, 1996; Gauslaa et al., 2006; Hauck, 2011; Kummerova et al., 2007; Mikhailova, 2007; Nelson et al., 2013; Paoli et al., 2013; и др.). Тем не менее, до настоящего времени наиболее сложными моментами остаются сбор и интерпретация данных, полученных в ходе полевых исследований экологических и ценологических особенностей лишайников.

В качестве первых в России публикаций, касающихся экологии лишайников, можно привести работы основателя Санкт-Петербургской и Российской лихенологической школы А. А. Еленкина (1901, 1904 и др.), который главной задачей одной из крупнейших своих экспедиций в Саяны назвал «исследование лишайниковых формаций в зависимости от экологических условий страны». В работе 1904 г. он, в частности, основываясь на преобладании видов лишайников кустистых жизненных форм в альпийском (гольцовом) поясе Восточных Саян, обсуждает вопрос морфолого-анатомических адаптаций высокогорных лишайников к суровым условиям горных поясов, расположенных выше границы леса, приводя в качестве предположительного объяснения ортотропности лишайников — «утолщения коры» (защищающие фотосинтезирующий, водорослевый слой) «...против излишнего испарения». Формации лишайников Еленкин (1901) понимает в качестве естественных ботанико-географических единиц, рассматривая их как «лесные, скальные, степные и т. п.», выделяя на скалах формации гранитов и известняков, в сообществах хвойных и лиственных лесов — формации коры и лесной почвы и т. д. В этой же работе 1901 г. Еленкин впервые в Российской лихенологии разработал экологическую классификацию (см.

рис.), объединив в ней в единое целое среду обитания (выделив водные и воздушные лишайники), место произрастания (фактически — место прикрепления; либерофиты у него — неприкрепленные, кочующие) и жизненную форму (эндофиты — накипные — гипофлеоидные и эндолитические виды; полуэпифиты — эпифлеоидные и эпилитные; эпифиты листоватые и кустистые, крепящиеся к субстрату ризоидами или гомфом; кочующие).

Формационные подходы Еленкина были развиты в работах его ученика В. П. Савича (1916, 1925 и др.), где он классифицирует сообщества лишайников в природе как «лишайниковые ассоциации», входящие в состав различных «лишайниковых формаций»: «формацию стволов», «ассоциацию на ветвях». По словам В. П. Савича (1925), «Все эти формации и ассоциации... переходят одна в другую, ...вторгаясь одна в пределы другой...», изменяются от освещенности, влажности, возраста пород, вмешательства человека. Но как бы ни были обособлены ассоциации эпифитов (лишайниково-моховые), обособленная классификация лишайниковых ассоциаций искусственна и преследует утилитарные задачи самой лихенологии». Естественным Савич считает «изучение и классификацию растительных сообществ, включающих все растения, населяющие ту или иную местность». Таким образом, уже более ста лет назад отечественными лихенологами были обозначены наиболее важные факторы, воздействующие на лишайники.

Исходя из основных положений как исторических, так и современных исследований, предлагаем весь спектр факторов, обуславливающих экологические особенности лишайников, рассматривать в составе двух групп — *эндо-* и *экзогенных*.

Под *эндогенными факторами* мы понимаем анатомо-морфологические особенности лишайников, их биохимические и экофизиологические особенности, а также популяционно-генетические.

К *экзогенным факторам*, непосредственно воздействующим на лишайники, мы относим комплекс абиотических факторов (свет, влага, температурный, ветровой режим, химизм субстрата, атмосферных осадков и т. д.), трансформированных фитоценозом.

В целом, комплексный подход в изучении экологии лишайников важен по ряду причин. Например,

Схематическая таблица распределения лишайников по отношению к субстрату.

I. <i>Hydrophyta</i> (<i>Lichenes aquae marinae et aquae dulcis</i>).	{	1. <i>Endophyta</i> (<i>Lichenes endolitici</i>).
		2. <i>Semiepiphyta</i> (<i>Lichenes epilatici</i>).
		3. <i>Epiphyta</i> .
II. <i>Aërophyta</i> .		
1. <i>Endophyta</i>	{	a. <i>Formae hypophloeodeae</i> .
		b. <i>Formae endoliticae</i> .
2. <i>Semiepiphyta</i>	{	a. <i>Formae epiphloeodeae</i> .
		b. <i>Formae epilaticae</i> .
3. <i>Epiphyta</i>	{	Thallo ad substratum rhizinis aut gompho affixo.
4. <i>Liberophyta</i>	{	Thallo libero, ad substratum nullo modo affixo.

Рис. Первая в отечественной лихенологии классификация эколого-субстратных групп лишайников (Еленкин, 1901).

до сих пор нерешенной, но очень актуальной проблемой является выявление закономерностей видовой дифференциации лихенофлор от ценогического уровня до макрорегионального. Яркий и простой пример — *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf — широко известный представитель бореальной голарктической лихенофлоры, легко узнаваемый в полевых условиях макролишайник, описанный еще К. Линнеем. Но до настоящего времени никто из лихенологов не может назвать предпочтительных экологических условий для его произрастания: в каждом регионе они свои, иногда кардинально отличающиеся от других.

Таким образом, широчайшие, у многих видов биополярные ареалы лишайников определяются, помимо историко-географических факторов, в значительной степени особенностями экологии и биологии (в частности, экофизиологии) этих организмов. Это доказывают и многочисленные современные исследования, открывающие все новые экофизиологические адаптации в механизмах жизнеобеспечения лишайников, направленные на максимально возможную фотосинтетическую активность его компонентов. Причем по сравнению с высшими растениями адаптационные возможности лишайников к различным окружающим условиям, в особенности экстремальным, оцениваются гораздо выше (Голубкова, 2001; Raggio et al., 2012; и др.).

Вследствие того что лишайники состоят из физиологически противоположных компонентов — гетеротрофного гриба и автотрофной водоросли (хлоробионта) или цианобионта (*Суанопрокэрыота*), они представляют сложный объект для физиологических исследований. Поэтому при изучении физиологии лишайников говорят о «тройной физиологии», т. к. приходится отдельно изучать жизнедеятельность мико- и фотобионта, обычно с помощью культур, а затем уже самого лишайника как целостного организма (Вайнштейн, 1982; Шапиро, 1991; Тарасова и др., 2012; Вой-

цехович, Надеина, 2014; Czczuga, Krukowska, 2001; Larsson et al., 2013).

Результатом активного изучения экофизиологии лишайников является накопленная на сегодняшний день значительная база данных о влиянии на эти организмы условий местообитания. В последнее время возрастает доля исследований анатомии и физиологии лишайников, особенностей фотобионта и микобионта, раскрывающих причины их реакций на действие факторов окружающей среды (Guusla et al., 2004; Hájek et al., 2006; Nybakken et al., 2007; Tretiach et al., 2013; Vondrák, Kubásek, 2013).

Когда мы планируем эксперимент в природе, нам необходимо учесть многоплановость экологического отклика организма лишайника. Например, у ряда видов эпифитных лишайников усиление солнечного освещения при подъеме в горы и по стволу дерева приводит к равнозначному ответу — увеличению проективного покрытия одних видов и к угнетению и исчезновению других (Урбанавичене, 2001). В данной ситуации мы имеем дело с проявлением фотофильности у одной экологической группы эпифитных лишайников и фотофобности — у другой. Эта экофизиологически обусловленная светочувствительность для эври- и стенобионтных видов лишайников также проявляется по-разному как при высотно-поясном распределении, так и при широтно-зональном их распространении.

И тем не менее, в большинстве случаев в современной лихенологии, не только отечественной, но и зарубежной, при всей многогранности и высоком общем уровне исследований, однозначно увязать экспериментальные данные, полученные в лабораторных условиях, с «ответом» лишайников, полученном при полевых исследованиях, достаточно сложно и не всегда возможно. Важной проблемой при изучении экологии лишайников по-прежнему остается оценка влияния группы эндогенных факторов, трансформированных фитоценозами различных природных зон (Сонина и др., 2013;

Domaschke et al., 2013; Gauslaa et al., 2006; Gauslaa, Coxson, 2011; McEvoy et al., 2007; Nelson et al., 2013; Nybakken, Gauslaa, 2007; и др.). Наиболее актуальным на наш взгляд в этой ситуации является изучение пространственной структуры обследуемого фиточеноза (от пустынного до лесного), имеющей значение для определения характера распределения лишайников через раскрытие их функциональных связей и выявление механизмов эколого-ценотической адаптации видов.

Поэтому необходимо планировать и проводить исследования с учетом, в первую очередь: 1) общих закономерностей распределения лишайников в рассматриваемом сообществе; 2) характерных особенностей организации сообществ лишайников; 3) индивидуальной характеристики экологических предпочтений вида.

Наиболее актуальным на сегодняшний день является изучение организма лишайника как «экосистемы», включающей разные функциональные структуры, обеспечивающие стабильное его существование. Современные экспериментальные возможности, кроме наличия новейшей приборной базы, практически ничем не ограничены. Исследования, обеспеченные многоплановыми, в том числе и молекулярно-генетическими методами, проводятся в самых разнообразных направлениях: изучаются геномы, метаболомы и отдельных компонентов, и лишайников как организмов в целом, широко используются популяционно-генетические подходы (Domaschke et al., 2013; Root, Nelson, 2011; Scheidegger, 2009; Scheidegger, Werth, 2009; Widmer et al., 2012; и др.), при оценке данных полевых экологических исследований активно используются новейшие методы ординации, кластерного анализа и др.

При исследовании состояния фотосинтезирующих организмов, их адаптивного потенциала большое значение имеет изучение пластичности фотосинтетического аппарата, его способности приспосабливаться к изменяющимся внешним условиям (Тужилкина, 2012). Например, установлена связь содержания хлорофилла и каротиноидов в талломах лишайников и характеристик местообитания, главным образом, определяющих условия освещения (экспозиция склона, параметры кроны дерева и др.), а также связь с формируемым видами проективным покрытием (Андросова, неопубл.). Возрастает активность исследований содержания фотосинтетических пигментов у лишайников в качестве показателя реакции этих организмов на изменения условий окружающей среды (Андросова и др., 2008; Вержбицкая, Андросова, 2008; Шмакова, Марковская, 2010; Kidron, Temina, 2013; Strzalka et al., 2011; Singh et al., 2012; Сони́на, Марковская, 2013; Domaschke et al., 2013; Paoli et al., 2013; Tretiach et al., 2013; и др.), в том числе под воздействием разного уровня атмосферного загрязнения (Ва́квор et al., 2003; Wakefield, Bhattacharjee, 2012; и др.).

Именно комплексные исследования как видového разнообразия, так и син- и аутэкологических особенностей лишайников помогут изучить закономерности

пространственной и локальной организации ценофлор различных природных зон, истории их формирования и современной динамики.

Список литературы

- Андросова В. И., Вержбицкая Е. В., Слободяник И. И. Содержание фотосинтетических пигментов в талломе лишайника *Hypogymnia physodes* L. в разных условиях местообитания // Материалы Всерос. конф. «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» в рамках XII съезда Рос. ботан. о-ва. (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Петрозаводск, 2008. Т. 6. С. 10–12.
- Вайнштейн Е. А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. III. Минеральное питание // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 5. С. 561–571.
- Вержбицкая Е. В., Андросова В. И. Содержание фотосинтетических пигментов в талломе лишайника *Hypogymnia physodes* L. в естественных и антропогенно-нарушенных местообитаниях. // Тез. докл. 2-го съезда микологов России. М., 2008. С. 524.
- Войцехович А. А., Михайлюк Т. И., Дариенко Т. М. Фотобионты лишайников. 1: Разнообразие, экологические особенности, взаимоотношения и пути совместной эволюции с микобионтом // Альгология. 2011. Т. 21, № 1. С. 3–26.
- Войцехович А. А., Надеина О. В. Фотобионты лишайников // Флора лишайников России: биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М.; СПб., 2014. С. 124–141.
- Голубкова Н. С. Лишайники пустыни Гоби (Монголия) и их адаптивная стратегия // Новости систематики низших растений. Т. 35. С. 129–140.
- Еленкин А. А. Лишайниковые формации в Крыму и на Кавказе // Тр. С.-Петербур. о-ва естествоиспытателей. 1901. Т. 32, вып. 1. С. 1–10.
- Еленкин А. А. Лишайниковые формации в Саянах // Тр. С.-Петербур. о-ва естествоиспытателей. 1904. Т. 35, вып. 1. С. 44–51.
- Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 200 с.
- Макрый Т. В. Экология лишайников // Флора лишайников России: биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М.; СПб., 2014. С. 187–203.
- Равинская А. П. Изменчивость содержания лишайниковых кислот и вопросы хемотаксономии лишайников: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 19 с.
- Равинская А. П., Вайнштейн Е. А. Влияние некоторых экологических факторов на содержание лишайниковых веществ // Экология. 1975. № 3. С. 82–85.
- Савич В. П. Результаты лихенологических исследований 1923 года в Белоруссии // Зап. Белорус. гос. ин-та сел. и лесного хоз-ва. Вып. 4. Минск, 1925. С. 1–33.
- Савич В. П. Формации споровых растений (преимущественно лишайников) Кисловодского курортного парка и Синих гор (Терской области) // Изв. Имп. ботан. сада Петра Великого. 1916. Т. 16, вып. 1. С. 112–132.
- Сони́на А. В., Марковская Е. Ф. Видовое разнообразие прибрежных эпилитных лишайников и эколого-физиологические особенности отдельных видов в условиях острова Большого Соловецкого (Архангельская область) // Фундаментальные исследования. 2013. № 10, ч. 6. С. 1275–1279.

- Сонина А. В., Михайлина П. А., Савчук Н. В. Рост эпилитных лишайников в изучении жизненных стратегий прибрежных видов // Современная ботаника в России: Тр. XIII Съезда Рус. ботан. о-ва и конф. «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сентября 2013). Т. 1: Эмбриология. Структурная ботаника. Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Палеоботаника. Биосистематика. Тольятти, 2013. С. 212–213.
- Тарасова В. Н., Андросова В. И., Сонина А. В. Лишайники: Учеб. пособие. Ч. 2: Физиология, экология, лихеноиндикация. Петрозаводск, 2012. 268 с.
- Тужилкина В. В. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах европейского Северо-Востока // Лесоведение. 2012. № 4. С. 16–23.
- Урбанавичене И. Н. Экология эпифитных лишайников, произрастающих на *Abies sibirica* в Южном Прибайкалье // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 9. С. 80–90.
- Шаниро И. А. Загадки растения-сфинкса: Лишайники и экологический мониторинг. Л., 1991. 80 с.
- Шмакова Н. Ю., Марковская Е. Ф. Фотосинтетические пигменты растений и лишайников арктических тундр западного Шпицбергена // Физиология растений. 2010. № 6. С. 819–825.
- Bačkor M., Pauliková K., Geralská A., Davidson R. Monitoring of air pollution in Kosice (eastern Slovakia) using lichens // Polish J. Environm. Stud. 2003. Vol. 12(2). P. 141–150.
- Czczuga B., Krukowska K. Effect of habitat conditions of phycobionts and the content of photosynthesizing pigments in five lichen species // J. Hattori Bot. Lab. 2001. № 90. P. 293–305.
- Domaschke S., Vivas M., Sancho L. G., Printzen C. Ecophysiology and genetic structure of polar versus temperate populations of the lichen *Cetraria aculeata* // Oecologia. 2013. Vol. 173(3). P. 699–709.
- Gauslaa Y., Coxson D. Interspecific and intraspecific variations in water storage in epiphytic old forest foliose lichens // Botany. 2011. Vol. 89(11). P. 787–798.
- Gauslaa Y., Lie M., Solhaug K. A., Ohlson M. Growth and ecophysiological acclimation of the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* in forests with contrasting light climates // Oecologia. 2006. Vol. 147(3). P. 406–416.
- Gauslaa Y., Solhaug K. A. Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and young boreal forest stands // Funct. Ecol. 1996. Vol. 10. P. 344–354.
- Hájek J., Barták M., Dubov J. Inhibition of photosynthetic processes in foliose lichens induced by temperature and osmotic stress // Biol. Pl. 2006. Vol. 50(4). P. 624–634.
- Hauck M. Site factors controlling epiphytic lichen abundance in northern coniferous forests // Flora. 2011. Vol. 206. P. 81–90.
- Kidron G. J., Temina M. The effect of dew and fog on lithic lichens along an altitudinal gradient in the Negev Desert // Geomicrobiol. J. 2013. Vol. 30(4). P. 281–290.
- Larsson P., Solhaug K. A., Gauslaa Y. Seasonal partitioning of growth into biomass and area expansion in a cephalolichen and a cyanolichen of the old forest genus *Lobaria* // New Phytol. 2012. Vol. 194(4). P. 991–1000.
- McEvoy M., Gauslaa Y., Solhaug K. A. Changes in pools of depsidones and melanins, and their function, during growth and acclimation under contrasting natural light in the lichen *Lobaria pulmonaria* // New Phytol. 2007. Vol. 175(2). P. 271–282.
- Mikhailova I. N. Populations of epiphytic lichens under stress conditions: survival strategies // Lichenologist. 2007. Vol. 39. P. 83–89.
- Nelson P. R., McCune B., Wheeler T., Geiser L., Crisafulli C. Lichen community development along a disturbance gradient at Mount St. Helens // Ecological responses revisited 35 years after the 1980 eruptions of Mount St. Helens / Eds. V. H. Dale, C. Crisafulli. New York, 2013. P. 95–108.
- Nybakken L., Asplund J., Solhaug K. A., Gauslaa Y. Forest successional stage affects the cortical secondary chemistry of three old forest lichens // J. Chem. Ecol. 2007. Vol. 33(8). P. 1607–1618.
- Nybakken L., Gauslaa Y. Difference in secondary compounds and chlorophylls between fibrils and main stems in the lichen *Usnea longissima* suggests different functional roles // Lichenologist. 2007. Vol. 39(5). P. 491–494.
- Paoli L., Munzi S., Pisani T., Guttova A., Loppi S. Freezing of air-dried samples of the lichen *Evernia prunastri* (L.) Ach. ensures that thalli remain healthy for later physiological measurements // Pl. Biosyst. 2013. Vol. 147(1). P. 141–144.
- Raggio J., Green T. G. A., Crittenden P. D., Pintado A., Vivas M., Perez-Ortega S., De Los Raos A., Sancho L. G. Comparative ecophysiology of three *Placopsis* species, pioneer lichens in recently exposed Chilean glacial forelands // Symbiosis. 2012. Vol. 56(2). P. 55–66.
- Root H. T., Nelson P. R. Does phylogenetic distance aid in detecting environmental gradients related to species composition? // J. Veg. Sci. 2011. Vol. 22. P. 143–148.
- Scheidegger C. Flechten: Bioindikatoren für Veränderungen in der Umwelt // Ökologische Rolle der Flechten. München, 2009. S. 143–159 (Rundgespräche der Kommission für Ökologie. Bd 36).
- Scheidegger C., Werth S. Conservation strategies for lichens: insights from population biology // Fungal Biol. Rev. 2009. Vol. 23(3). P. 55–66.
- Singh J., Gautam S., Pant A. B. Effect of UV-B radiation on UV absorbing compounds and pigments of moss and lichen of Schirmacher Oasis region, east Antarctica // Cell. Molec. Biol. 2012. Vol. 58(1). P. 80–84.
- Strzalka K., Szymanska R., Suwalsky M. Prenyl lipids and pigments content in selected antarctic lichens and mosses // J. Chil. Chem. Soc. 2011. Vol. 56(3). P. 808–811.
- Tretiach M., Bertuzzi S., Carniel F. C., Virgilio D. Seasonal acclimation in the epiphytic lichen *Parmelia sulcata* is influenced by change in photobiont population density // Oecologia. 2013. Vol. 173(3). P. 649–663.
- Vondrák J., Kubásek J. Algal stacks and fungal stacks as adaptations to high light in lichens // Lichenologist. 2013. Vol. 45(1). P. 115–124.
- Wakefield J. M., Bhattacharjee J. Effect of air pollution on chlorophyll content and lichen morphology in northeastern Louisiana // Evansia. 2012. Vol. 29(4). P. 104–114.
- Widmer I., Dal Grande F., Excoffier L., Holderegger R., Keller C., Mikryukov V. S., Scheidegger C. European phylogeography of the epiphytic lichen fungus *Lobaria pulmonaria* and its green algal symbiont // Molec. Ecol. 2012. Vol. 21(23). P. 5827–5844.