

УДК 574.24

КОРА ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ КАК СУБСТРАТ ДЛЯ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ (НА ПРИМЕРЕ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ)¹

© 2013 Д.М. Иржигитова, М.А. Мошкова, Е.А. Петрова, Е.С. Корчиков²

В статье рассмотрена разница в химическом составе коры деревьев и кустарников. Кора кустарников содержит как минимум в 10 раз большее количество доступных форм азота, чем кора деревьев, имеет повышенное значение pH, более чем в 10 раз богаче фенольными веществами. Чем меньше доступных форм азота и водорастворимых углеродсодержащих веществ в коре, тем больше специфичных для данного субстрата видов лишайников.

Ключевые слова: кора деревьев, кора кустарников, кислотность, нитраты, нитриты, аммоний, фенольные вещества, эпифитные лишайники.

Древесная кора — комплекс высокоспециализированных клеток и тканей, располагающихся с внешней стороны от камбия и выполняющих защитную и проводящую функции. По проводящим элементам коры осуществляется транспорт питательных веществ, образующихся в листьях. Древесная кора защищает дерево от повреждения животными, дереворазрушающими насекомыми и организмами, вызывающими гниение [1].

Возникшая при вторичном утолщении кора состоит из луба и перидермы [2]. Непосредственно с эпифитными лишайниками (растущими на поверхности деревьев и кустарников) взаимодействует перидерма, хотя из луба при поранении или при небольшой толщине перидермы в молодом возрасте могут выделяться различные метаболиты растения-форофита. Оценим экологические условия местообитания эпифитных лишайников вообще — химический состав коры.

Кора деревьев по химическому составу резко отличается от соответствующей древесины (ксилемы). Кора содержит больше минеральных, экстрактивных веществ и лигнина и меньше полисахаридов — целлюлозы и гемицеллюлоз. Экстрактивные вещества коры часто более разнообразны. Здесь, в отличие от ксилемы, содержится суберин — комплекс гидрокси- и фенольных кислот, связанных между собой простыми эфирными и сложноэфирными связями с образованием сетчатой полимерной структуры — полиэстолида. В состав этого комплекса входит также связанный с кислотами глицерин. Кроме того, для коры характерно присутствие полифенольных кислот [3].

¹Работа подготовлена в рамках Программы развития деятельности студенческих объединений "Интеграция студентов классического университета в науку, социально-проектную деятельность и гражданское общество — гарантия стабильного развития государства".

²Иржигитова Джанай Муратовна (dzhanaichik@mail.ru), Мошкова Мария Александровна (happy_beast@mail.ru), Петрова Елена Анатольевна (elenka-88-88@mail.ru), Корчиков Евгений Сергеевич (evkor@inbox.ru), кафедра экологии, ботаники и охраны природы Самарского государственного университета, 443011, Российская Федерация, г. Самара, ул. Акад. Павлова, 1.

В коре содержатся таниды, дубильные вещества [4], галловая и эллагаловая кислоты, флавоноиды, пентозаны, пектиновые вещества, сахара, жиры [5], три-терпеноиды, кумарины, лейкоантоцианы, катехины, стероиды [6], фенольные гликозиды, высшие жирные кислоты, алифатические спирты и их производные [7].

Химический состав древесной коры при произрастании в степной зоне может несколько отличаться качественно и количественно от указанных в литературе данных, а для подробного описания экологических условий обитания эпифитных лишайников весьма важен точный химический состав субстрата. В этой связи представляет интерес изучение химического состава коры деревьев и кустарников при произрастании в условиях экологического несоответствия деревьев и кустарников. К степной зоне мы относим все ее подзоны, включая подзону луговых степей и остепненных лугов (лесостепь).

Материалы и методы исследования

Наши исследования осуществлялись в характерных и типичных для степной зоны в пределах Самарской области лесных массивах — в Жигулевском государственном заповеднике им. И.И. Спрыгина и в Красносамарском лесном массиве. В преобладающих типах лесных сообществ закладывали пробные площади, на которых выявляли полный видовой состав эпифитных лишайников, проводили общее геоботаническое описание с указанием жизненности древостоя по шкале В.А. Алексеева [8] и осуществляли выбор двух модельных деревьев преобладающей породы, с которых по всей окружности на высоте 130–140 см собирали образцы корки толщиной 2–3 мм для лабораторного анализа. Изучали кору осины (*Populus tremula* L.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березы повислой (*Betula pendula* Roth), клена остролистного (*Acer platanoides* L.).

Затем на пробных площадях всесторонне исследовались следующие кустарники: клен татарский (*Acer tataricum* L.), лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.), крушина ломкая (*Frangula alnus* L.), черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.) и терн колючий (*Prunus spinosa* L.). У выбранных особей был определен общий возраст по количеству годичных приростов. Для лабораторного исследования в трехкратной повторности были выбраны участки побега пятилетнего возраста каждого вида кустарника для последующего снятия коры. Для оценки возрастных изменений химического состава коры изучались две возрастные группы кустарников каждого вида: старше 15 лет, 15-летние или младше.

После тщательного измельчения скальпелем растительный материал заливали дистиллированной водой в соотношении 1:10 на сутки при температуре +24 °С. Затем вытяжку фильтровали и с полученным фильтратом проводили дальнейшие манипуляции в тот же день, чтобы исключить возможное заселение микроорганизмами.

Кислотность определяли потенциметрически на преобразователе ионометрическом И-500. Для изучения содержания аммонийного азота проводился опыт с тетраидомеркуратом калия в щелочной среде (реактив Несслера) с образованием коричневой, нерастворимой в воде соли основания Милона, переходящей в коллоидную форму при малых концентрациях ионов аммония [9]. Метод определения нитратов основан на их взаимодействии с салициловой кислотой с образованием желтого комплексного соединения [10]. Определение нитритов основано на их

способности диазотировать сульфаниловую кислоту и на образовании красно-фиолетового красителя диазосоединения с α -нафтиламином [11]. Определение фенольных соединений в коре определяли по методу Т. Свейна и У. Хиллиса [12].

Результаты и их обсуждение

Химический состав коры деревьев и кустарников. Кора деревьев и кустарников представляет особую среду для развития эпифитных лишайников: кислую, бедную доступными формами азота, с примесью водорастворимых углеродсодержащих веществ, в том числе фенольных соединений (табл. 1). Для лишайников как особой экологической группы грибов важным является наличие в субстрате углеродсодержащих веществ как потенциальных источников питания, а также нитратов, нитритов и ионов аммония. В этом отношении среди деревьев выделяется осина, кора которой содержит в 1,47–3,75 раз больше водорастворимых углеродсодержащих веществ, чем любая другая древесная порода.

Специфика используемого нами метода позволяет суммарно выявлять углеродсодержащие соединения разной химической природы независимо от функциональной группы. Известно, что растения активно и пассивно выделяют фенольные вещества, аминокислоты, белки, спирты, органические кислоты, витамины, углеводы [13].

Сравнивая химический состав коры деревьев и кустарников, наблюдается большее количество водорастворимых питательных для эпифитных лишайников веществ в коре кустарников (в частности доступных форм азота), более чем в 10 раз превышающее таковое в коре основных лесообразующих пород.

Повышенная концентрация среди азотсодержащих веществ ионов аммония приводит к повышению значения рН коры кустарников в среднем на 0,5 единицы. Вместе с тем кора кустарников более чем в 10 раз богаче фенольными веществами, воздействующими на микобионт в лишайнике, однако это не мешает некоторым видам образовывать проективное покрытие до 100 % [14] на наклонных стволах, например, клена татарского. Скорее всего, концентрация биологически активных фенольных веществ 2 мг/г коры несущественно влияет на развитие эпифитной лишайнофлоры.

Рассмотрим развитие эпифитных лишайников на изученных в химическом отношении видах деревьев и кустарников на примере Жигулевского государственного заповедника им. И.И. Спрыгина (табл. 2). Ввиду значительно большего периода существования такого субстрата для эпифитных лишайников, как кора деревьев, видовое разнообразие здесь до 6 раз больше такового на коре кустарников, где поселяются преимущественно широко распространенные эврисубстратные виды из родов *Phaeophyscia* и *Physcia*.

На каждом из рассматриваемом типе субстрата, кроме коры *Padus avium* Mill., встречаются специфичные лишайники, характерные только для данного дерева или кустарника. Более всего присутствует доля специфичных видов на коре березы, лещины и сосны (свыше 8,7 %), кора которых как лишайниковый субстрат содержит минимальное количество доступных форм азота (лещина и береза) и водорастворимых углеродсодержащих веществ (сосна и береза) при максимальной кислотности (сосна) (табл. 1).

Таблица 1
Некоторые данные химического состава преобладающих пород деревьев и кустарников в Красносамарском лесном массиве (отмечены *) и Жигулевском государственном заповеднике им. И.И. Спрыгина

Вид растения	рН, ед.	Концентрация водорастворимых веществ, мг/г коры						углеродсодержащих (в пересчете на углерод)
		доступных форм азота			фенольных	всего	углеродсодержащих (в пересчете на углерод)	
		аммония	нитритов	нитратов				
Деревья								
<i>Populus tremula</i> L.	5,91 ± 0,11*	0,50 ± 0,04*	0,0057 ± 0,0007*	0,14 ± 0,01*	0,65 ± 0,05*	0,79 ± 0,11*	16,86 ± 2,47*	
	6,39 ± 0,39	0,41 ± 0,03	0,0076 ± 0,0005	0,14 ± 0,01	0,55 ± 0,03	0,33 ± 0,05		
<i>Quercus robur</i> L.	4,86 ± 0,11*	0,28 ± 0,04*	0,0028 ± 0,0003*	0,11 ± 0,01*	0,39 ± 0,04*	0,30 ± 0,04*	12,21 ± 1,00*	
<i>Betula pendula</i> Roth	4,66 ± 0,09*	0,22 ± 0,04*	0,0014 ± 0,0003*	0,11 ± 0,01*	0,33 ± 0,05*	0,10 ± 0,02*	11,67 ± 1,00*	
	5,45 ± 0,19	0,33 ± 0,01	0,002 ± 0,001	0,09 ± 0,01	0,42 ± 0,02	0,19 ± 0,03		
<i>Pinus sylvestris</i> L.	4,06 ± 0,07*	0,38 ± 0,03*	0,0013 ± 0,0003*	0,12 ± 0,01*	0,50 ± 0,03*	0,18 ± 0,06*	10,07 ± 0,35*	
	4,61 ± 0,12	0,45 ± 0,02	0,0039 ± 0,0005	0,14 ± 0,01	0,33 ± 0,03	0,59 ± 0,03		
<i>Acer platanoides</i> L.	5,80 ± 0,23	0,35 ± 0,02	0,0097 ± 0,0006	0,11 ± 0,01	0,48 ± 0,04	0,13 ± 0,01	—	
Кустарники								
<i>Acer tataricum</i> L.	5,31 ± 0,21*	5,23 ± 0,16*	0,0025 ± 0,0004*	0,69 ± 0,01*	5,92 ± 0,15*	2,09 ± 0,07*	—	
<i>Corylus avellana</i> L.	5,76 ± 0,26	1,13 ± 0,52	0,0034 ± 0,0001	0,18 ± 0,02	1,31 ± 0,33	1,13 ± 0,09	—	
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	5,72 ± 0,13*	1,55 ± 0,11*	0,0043 ± 0,0006*	0,51 ± 0,02*	2,06 ± 0,12*	1,78 ± 0,07*	—	
<i>Frangula alnus</i> L.	4,82 ± 0,12*	1,95 ± 0,07*	0,0179 ± 0,0024*	0,72 ± 0,01*	2,68 ± 0,08*	1,87 ± 0,05*	—	
<i>Radus avium</i> Mill.	5,99 ± 0,19*	2,35 ± 0,11*	0,0049 ± 0,0013*	0,71 ± 0,02*	3,06 ± 0,11*	2,07 ± 0,05*	—	
<i>Prunus spinosa</i> L.	5,16 ± 0,10*	2,85 ± 0,30*	0,0026 ± 0,0007*	0,68 ± 0,01*	3,52 ± 0,31*	2,23 ± 0,06*	—	

Скорее всего, на наиболее бедном биогенными элементами субстрате в условиях с экстремально низким значением pH (на отдельных стволах ниже 4) проективное покрытие эпифитных видов невелико, меж- и внутривидовая конкуренция за субстрат минимальна, что дает возможность большему числу специфичных видов лишайников здесь поселиться. Напротив, в более благоприятной для микобионта химической среде доля участия лишайников резко повышается. Действительно, мы наблюдаем высокое проективное покрытие на коре дуба и осины и минимальное — на коре сосны [14].

Таблица 2

Особенности эпифитной лишайнофлоры некоторых деревьев и кустарников Жигулевского государственного заповедника им. И.И. Спрыгина

Вид растения	Общее число лишайников	Число специфичных видов	
		абс.	%
<i>Acer platanoides</i> L.	66	4	6,06
<i>Quercus robur</i> L.	53	2	3,77
<i>Populus tremula</i> L.	49	1	2,04
<i>Pinus sylvestris</i> L.	23	2	8,70
<i>Betula pendula</i> Roth	66	7	10,61
<i>Padus avium</i> Mill.	25	0	0
<i>Corylus avellana</i> L.	11	1	9,09
<i>Acer tataricum</i> L.	25	1	4,00

Проследим влияние химического состава древесной коры на соотношение классов жизненных форм обитающих на них эпифитных лишайников (см. рисунок). Для большинства древесного субстрата характерно преобладание накипных форм. Исключение составляет кора клена татарского, содержащего максимальное из изученных нами кустарников и деревьев количество доступных форм азота (5,92 мг/г коры), на котором более разнообразны листоватые и кустистые лишайники. Скорее всего, крупным кустистым и листоватым талломам требуется существенно большее количество биогенных элементов по сравнению с накипными, что и приводит не только к большему их проективному покрытию, но и к увеличению их разнообразия.

Бородавчато- или чешуйчато-кустистые формы лишайников, относящиеся к эколого-субстратной группе эпифито-эпиксиллов (произрастающих на коре живых высших растений и мертвом органическом субстрате), обнаруживают явную зависимость видового разнообразия от содержания в субстрате доступных форм азота, концентрация которых свыше 1 мг/г коры лимитирует их развитие. Действительно, эпифито-эпиксиллы, по существу, обитают на гниющей древесине, лишенной легкодоступных водорастворимых веществ, изредка заходят на основания старых деревьев, кора которых по химическому составу уже приближается к гниющей.

Заключение

Таким образом, кора деревьев и кустарников как субстрат для эпифитных лишайников является кислой (pH ниже 6,4), бедной доступными формами азота (не более 6 мг/г коры), с примесью водорастворимых углеродсодержащих веществ

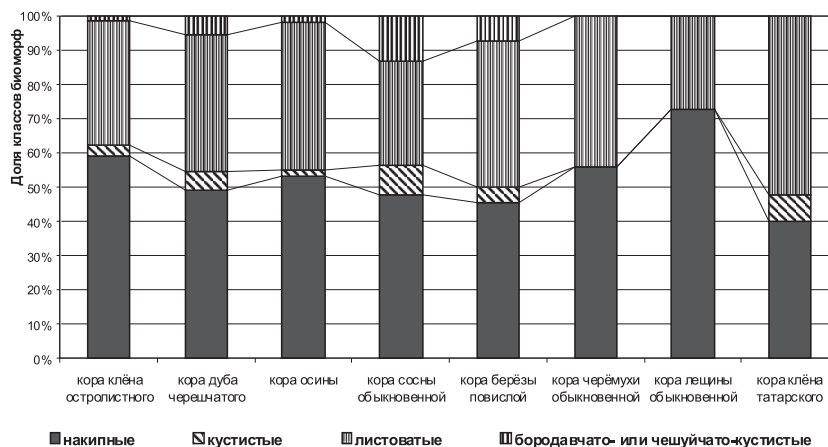


Рис. Соотношение классов жизненных форм эпифитных лишайников по числу видов в зависимости от типа форофита

(до 17 мг/г коры), в том числе фенольных соединений (до 2,23 мг/г коры). Кора кустарников содержит как минимум в 10 раз большее количество биогенных элементов, чем кора деревьев, имеет повышенное значение pH, более чем в 10 раз богаче фенольными веществами.

Видовое разнообразие эпифитных лишайников на коре деревьев до 6 раз больше такового на коре кустарников. Чем меньше доступных форм азота и водорастворимых углеродсодержащих веществ в коре, тем больше специфичных для данного субстрата видов лишайников.

Видовое разнообразие листоватых и кустистых форм лишайников увеличивается, а бородавчато- или чешуйчато-кустистых форм уменьшается с повышением количества доступных форм азота в субстрате, что можно использовать при биоиндикации и мониторинге химического состава древесной коры.

Литература

- [1] Дейнеко И.П., Дейнеко И.В., Белов Л.П. Исследование химического состава коры сосны // Химия растительного сырья. 2007. № 1. С. 19–24.
- [2] Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. промышленность, 1983. 484 с.
- [3] Оболенская А.В., Ельницкая З.П., Леонович А.А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы. М.: Экология, 1991. 320 с.
- [4] Овчинников Б.Н., Знаменская Л.А. Дубильные растения СССР // Растительное сырье СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 301–348.
- [5] Медведев С.С. Физиология растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 336 с.
- [6] Растительные ресурсы России: дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Семейства *Magnoliaceae*, *Juglandaceae*, *Ulmaceae*, *Moraceae*, *Cannabaceae*, *Urticaceae* / отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. Т. 1. 421 с.
- [7] Шарков В.И. Химический состав древесной коры // Бумажная промышленность. М.: Гослестехиздат, 1938. С. 32–36.

- [8] Матвеев Н.М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны). Самара: Изд-во "Самарский университет", 2006. 311 с.
- [9] Методика выполнения измерений массовой концентрации ионов аммония в природных и сточных водах фотометрическим методом с реактивом Несслера. М., 2004. 20 с.
- [10] Методика выполнения измерений массовой концентрации нитрат-ионов природных и сточных водах фотометрическим методом с салициловой кислотой. М., 1995. 16 с.
- [11] Методика выполнения измерений массовой концентрации нитрит-ионов в природных и сточных водах фотометрическим методом с реактивом Грисса. М., 2004. 16 с.
- [12] Swain J., Hillis W.E. The phenolic constituents of *Prunus domestica*. The quantitative analysis of phenolic constituents // *Journal science food and agriculture*. 1959. V. 10. № 1. P. 63–68.
- [13] Колесниченко М.В. Биохимические взаимодействия древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1976. 184 с.
- [14] Корчиков Е.С. Лишайники Самарской Луки и Красносамарского лесного массива. Самара: Изд-во "Самарский университет", 2011. 320 с.

Поступила в редакцию 26/XI/2013;
в окончательном варианте — 26/XI/2013.

BARK OF TREES AND BUSHES AS THE SUBSTRATUM FOR EPIPHYTIC LICHENS IN THE STEPPE ZONE (ON THE EXAMPLE OF THE SAMARA REGION)

© 2013 D.M. Irzhigitova, M.A. Moshkova, E.A. Petrova, E.S. Korchikov³

In this article difference in chemical characteristics of bark of trees and bushes is viewed. Bark of bushes contains at least in 10 larger quantity of available forms of nitrogen, than bark of trees, it has the increased value of pH, it is more than 10 times richer with phenolic substances. The less there are available forms of nitrogen and water-soluble carboniferous matters in bark, the more specific to this substratum of types of lichens there are.

Key words: bark of trees, bark of bushes, pH, nitrates, nitrite, ammonium, phenol substances, epiphyte lichens.

Paper received 26/XI/2013.

Paper accepted 26/XI/2013.

³Irzhigitova Dzhana Muratovna (dzhanaichik@mail.ru), Moshkova Maria Alexandrovna (happy_beast@mail.ru), Petrova Elena Anatolyevna (elenka-88-88@mail.ru), Korchikov Evgeniy Sergeevich (evkor@inbox.ru), the Dept. of Ecology, Botany and Nature Protection, Samara State University, Samara, 443011, Russian Federation.