

УДК 574.24

НЕКОТОРЫЕ ХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ ДЕРЕВЬЕВ КАК СУБСТРАТА ДЛЯ РАЗВИТИЯ ЛИШАЙНИКОВ (НА ПРИМЕРЕ КРАСНОСАМАРСКОГО ЛЕСНОГО МАССИВА)

© 2011 Д.М. Иржигитова, Е.С. Корчиков¹

Кора деревьев как субстрат для эпифитных лишайников содержит, с одной стороны, определенный запас необходимых нитратов, нитритов, аммония, а с другой — лимитирующие рост лишайников протоногенные компоненты. Содержащиеся в коре деревьев фенольные вещества не ограничивают рост лишайников.

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

Древесная кора, несмотря на многочисленные попытки ее использования, до последнего времени обычно является отходом производства. Это в значительной степени объясняется отсутствием сведений о химическом составе древесной коры. Отдельные, отрывочные сведения, имеющиеся в специальной литературе по этому вопросу, касаются почти исключительно химического состава бутылочной пробки и коры хинного дерева. Экстрактивные вещества древесной коры (дубильные вещества, смолы, алкалоиды, гликозиды и др.) неоднократно подробно изучались. Что же касается клеточных стенок, составляющих главную массу древесной коры, то их химический состав до сих пор не изучен. Древесная кора по химическому составу резко отличается от древесины [1].

Материалы и методы исследования

Наши исследования осуществлялись на биомониторинговом стационаре Самарского госуниверситета в Красносамарском лесном массиве (Самарская область). Для изучения некоторых химических особенностей коры деревьев летом 2007–2008 гг. были выбраны для исследования 8 типичных сообществ в пойме р. Самары и 8 — на надпойменной песчаной (арена) террасе. После общего геоботанического описания на каждой пробной площади выявляли видовой состав лишайников, а затем осуществляли выбор двух модельных деревьев [2], с которых по всей окружности на высотах 10–20 и 130–140 см собирали образцы корки толщиной 2–3 мм для лабораторного анализа. После тщательного измельчения

¹Иржигитова Джанай Муратовна (irzhigitova.dzhanai@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.

растительного материала вручную скальпелем заливали его дистиллированной водой в соотношении 1:10 и выдерживали сутки при температуре +24 °С в термостате. Полученную вытяжку фильтровали, с фильтратом проводили дальнейшие манипуляции. Кислотность определяли потенциометрически на иономере универсальном "ЭВ-74". 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 [3]. Метод определения нитратов основан на их взаимодействии с салициловой кислотой с образованием желтого комплексного соединения [4]. Определение нитритов основано на их способности диазотировать сульфаниловую кислоту и на образовании красно-фиолетового красителя диазосоединения с α -нафтиламином [5]. Определение фенольных соединений в коре определяли по методу Т. Свейна и У. Хиллиса [6].

Результаты и их обсуждение

Кислотность коры. Проведенное нами изучение коры основных лесобразующих пород Самарской Луки и Красносамарского лесного массива показало, что значения рН носят видоспецифичный характер. Как видно из рис. 1, суточная вытяжка из измельченной коры всех деревьев имеет кислую реакцию ($\text{pH} < 7$). Это объясняется присутствием в коре органических кислот разной природы: пальмитиновой, стеариновой, олеиновой, линолевой, арахидиновой, докозановой и тетракозановой в количестве 1,7–1,8 % от сухого вещества [7], а также галловой и эллаговой [8], смоляных [9] уксусной, пропионовой [10], ванилиновой, сиреневой, феруловой кислот [11].

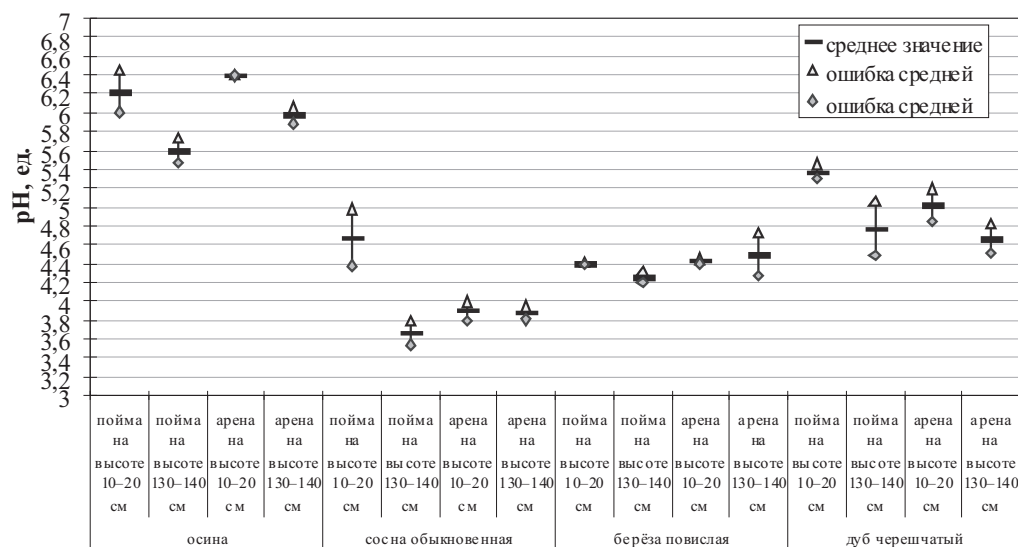


Рис. 1. Кислотность суточной водной вытяжки коры основных лесобразующих пород Красносамарского лесного массива, $n = 4$ (2007–2008 гг.)

Анализируя pH суточной водной вытяжки из коры, отметим, что независимо от высоты по стволу наименее кислой является кора осины (*Populus tremula* L.) —

5,60–6,40; наиболее кислой — кора сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) — 3,67–4,68. Кора дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и кора березы повислой (*Betula pendula* Roth) характеризуются промежуточной кислотностью: 4,66–5,38 и 4,26–5,15 соответственно (рис. 1).

Для всех изучаемых древесных пород выявляется следующая тенденция, а для березы повислой, осины и дуба черешчатого — закономерность. В комлевой части (10–20 см высотой) средние значения рН суточной водной вытяжки коры несколько ближе к нейтральным, что связано с вымыванием протоногенных компонентов талыми водами и дождевыми потоками. Также это связано со свойствами органического субстрата: живые ткани растений в силу своих защитных приспособлений оказывают выщелачиванию определенное сопротивление, а вымывание соединений из мертвой корки деревьев происходит пассивно и находится поэтому в прямой зависимости от их содержания в коре [12]. Вот почему кислотность коры в комлевой части ближе к нейтральным значениям, чем на высоте 130–140 см, для всех древесных пород независимо от вида. В результате в основании стволов деревьев кора по кислотности несколько приближается к гниющей древесине, что и обуславливает возможность произрастания здесь эпифито-эпиксильных видов лишайников, которые, как оказалось, предпочитают гниющую древесину, а произрастают в комлевой части деревьев только потому, что кора здесь действительно близка, по крайней мере по кислотности, к гниющему субстрату.

Анализируя кислотность коры деревьев в пойменных и аренных насаждениях, можно заметить следующую тенденцию. Значения рН коры стволов в пойменных сообществах несколько ниже таковых на арене р. Самары (рис. 1). Исключение составляют насаждения с участием дуба черешчатого, что может быть связано с повышенной влажностью воздуха и низкой температурой в дубравах на арене. В этих условиях развиваются целлюлозоразрушающие грибы, поднимающиеся до высоты 150 см на некоторых стволах, при метаболизме которых выделяются органические кислоты [13]. Кроме того, при объяснении данной закономерности нужно учитывать изменения рН коры, наблюдаемые с возрастом дерева. Действительно, содержащиеся в коре органические кислоты с течением времени при разрушении верхних слоев корки выходят на поверхность, обуславливая более кислую реакцию среды [12]. Видимо, выявленные различия между пойменными и аренными сообществами в химическом составе субстрата вносят вклад наряду с климатическими факторами в 1,1–3-кратное превышение проективного покрытия эпифитных лишайников на арене р. Самары.

Выявленные межвидовые различия в значениях кислотности коры деревьев, произрастающих даже в одном сообществе, обусловлены спецификой архитектуры крон, их облиствением. Они зависят также от угла прикрепления ветвей к стволу и их изгиба на всем протяжении. Кроме того, определенное влияние оказывает сомкнутость древостоя и ветровой режим в период выпадения осадков [12], что непосредственно определяет интенсивность микробиологических процессов, протекающих на поверхности коры и обуславливающих конкретный режим кислотности, то есть, чем выше влажность воздуха и температура, тем более кислую реакцию суточной водной вытяжки из коры следует ожидать. Кроме того, на кислотность коры влияет возраст дерева. Совокупность указанных факторов наряду с типом лесонасаждения и определяет в целом формирование эпифитных лишайносинузий в сообществах с разными трофотопом, гигротопом, гелиотопом и термотопом.

Содержание доступных форм азота. Эпифитные лишайники не могут прямо использовать для своей жизнедеятельности инертный азот воздуха, а усваива-

ют его преимущественно в виде минеральных солей аммония, нитритов и особенно нитратов [14].

Содержание доступной формы азота в виде ионов аммония в суточной водной вытяжке из коры деревьев не превышает 0,45 мг/г сухой коры. Достоверные различия в содержании ионов аммония на высоте 10–20 и 130–140 см выявили в коре осины в пойменном вязово-липово-осиновом насаждении. Это обусловлено кратковременным затоплением сообщества в весенний период, при котором из комлевой части ствола вымываются водорастворимые химические соединения.

Анализируя полученные данные, нужно учитывать, во-первых, климатические особенности места произрастания исследуемых пород деревьев, так как известно, что "засуха и высокая температура вызывает у растений распад белков и аминокислот и выделение аммиака" [15]. Во-вторых, на содержание ионов аммония влияют возрастные изменения: происходит постепенное вымывание всех продуктов метаболизма растения из мертвой корки. Наконец, нужно иметь в виду, что в биогеоценозе непрерывно протекают процессы аммонификации, интенсивность которых зависит от количества опада и температурных условий.

Второй доступной формой азота для эпифитных лишайников в коре деревьев являются нитриты. Наибольшее их содержание отмечается в коре осины (0,0047 мг/г сухой коры), что примерно в 1,2–2 раза превышает содержание нитрит-ионов в коре других изучаемых древесных пород, наименьшее — в коре березы, а промежуточное положение занимает кора дуба и сосны. Повышенное содержание нитрит-ионов в коре осины в пойме объясняется тем, что в комлевой части скапливаются остатки опада и травянистого яруса, которые задерживаются на стволе во время половодья весной. Летом же эти остатки разлагаются с выделением промежуточного продукта — нитрит-ионов. Также, как и содержание ионов аммония, концентрация нитрит-ионов минимальна в бересте. Вообще же содержание нитритов в коре примерно в 100 раз уступает содержанию водорастворимых аммонийных веществ для каждой древесной породы и в целом слабо влияет на формирование эпифитных лишайников.

Содержание нитрат-ионов в суточных водных вытяжках из коры изучаемых деревьев колеблется от 0,09 до 0,23 мг/г сухой коры.

Наибольшее количество нитратов зафиксировано в коре дуба черешчатого в сообществе на арене. Наименьшее количество нитратов содержится в коре березы повислой (до 0,10 мг/г сухой коры). Концентрация нитратов в коре осины занимает промежуточное положение.

Пониженное в целом содержание доступных форм азота в виде ионов аммония, нитрат- и нитрит-ионов в коре исследуемых пород деревьев на высоте 10–20 см можно отчасти объяснить их вымыванием из комлевой части коры талыми водами и дождевыми потоками.

В целом содержание доступных форм азота для эпифитных организмов в коре основных лесообразующих пород Красносамарского лесного массива крайне мало — менее 0,8 мг/г коры (рис. 2). Наибольшее содержание доступных форм азота в комлевой части зафиксировано в коре сосны обыкновенной (0,48–0,73 мг/г сухой коры), а на высоте 130–140 см — в коре осины (0,53–0,62 мг/г сухой коры). Наименьшее количество — в коре березы повислой (0,25–0,26 мг/г сухой коры). Промежуточное положение занимает кора дуба черешчатого (0,30–0,41 мг/г сухой коры). Прежде всего, наблюдаемые различия связаны с видовыми особенностями деревьев и с микроклиматическими условиями в сообществах. Отметим, что содержание ионов аммония, нитрат- и нитрит-ионов в коре зависит от положения в

рельефе и существенно отличается на высоте 10–20 и 130–140 см, а суммарное количество доступных форм азота достоверных различий по указанным параметрам в целом не обнаруживает (рис. 2).

В общем прослеживается указанная в литературе [12] закономерность: деревья с растрескавшейся, бугристой поверхностью стволов дают более богатый сток, чем стволы с гладкой корой, а среди всех доступных форм азота в нашем случае концентрация ионов аммония в 10–100 раз превышает концентрацию других доступных форм азота, что, однако, более чем в 20 раз ниже порога чувствительности нитрофильных лишайников [16]. Вот почему мы наблюдаем большее число видов эпифитных лишайников именно на грубоморщинистой коре дуба черешчатого, нижней части стволов березы повислой (см. таблицу).

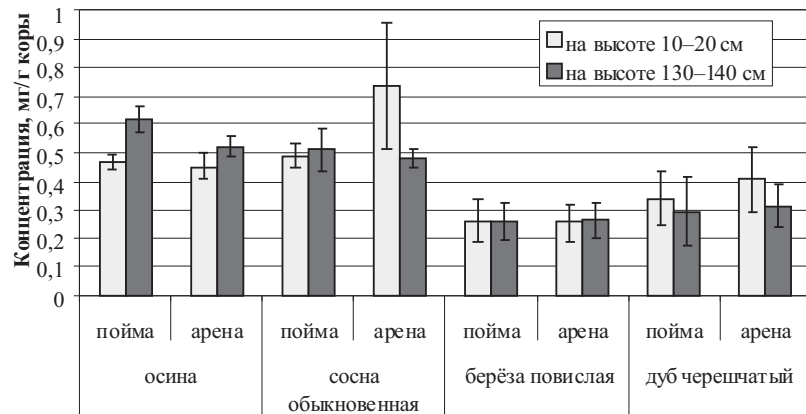


Рис. 2. Суммарное содержание доступных форм азота в коре основных лесобразующих пород Красносамарского лесного массива, $n = 4$ (2007–2008 гг.)

Подчеркнем, что именно аммонийные вещества являются основным источником неорганического азота для эпифитных лишайников. В этом отношении для эпифитов более значимы дождевые выщелачивания из кроны в вегетационный период, в которых содержится целый ряд физиологически активных, питательных веществ как органической, так и неорганической природы [17; 18], а количество вымываемого аммонийного азота может достигать 3,3 кг/га в сосновом лесу [12].

Таблица

**Видовое разнообразие лишайников некоторых пород деревьев
Красносамарского лесного массива**

Древесная порода	Число видов лишайников
<i>Quercus robur</i> L.	58
<i>Betula pendula</i> Roth	49
<i>Populus tremula</i> L.	37
<i>Pinus sylvestris</i> L.	26
<i>Acer platanoides</i> L.	14

Некоторые химические элементы (например, калий, магний, кальций и др.) довольно быстро вымываются из листьев и, соответственно, могут поступить в тела эпифитов [19]. Двухвалентные катионы (Mn^{2+} , Zn^{2+}) вымываются легче, чем

трехвалентные (Fe^{3+}) [20]. Таким образом, вода, стекающая по стволам деревьев во время дождя, может содержать больше химических элементов, чем дождевая вода непосредственно из атмосферы. Она включает минеральные [21], растворенные органические вещества с поверхности листьев (выделения листьев), а также экскременты листогрызущих фитофагов [10].

Содержание фенольных веществ. Проведенные нами исследования измельченной коры основных лесобразующих пород Красносамарского лесного массива показали, что содержание водорастворимых фенольных веществ носит видоспецифичный характер и убывает в ряду: осина > сосна обыкновенная > дуб черешчатый > береза повислая (рис. 3).

Содержание фенольных веществ зависит от физиологической активности, интенсивности ростовых процессов, степени целостности органов растения [22], а также от физико-химических особенностей коры. Однако, несмотря на то, что содержание фенольных веществ в коре как структурных компонентов достаточно велико (в коре березы повислой содержится до 15 % дубильных веществ [23]; в коре дуба черешчатого — 10–20 % дубильных веществ [23]), в суточную вытяжку они переходят в незначительном количестве, где, в основном, представлены подвижные формы.

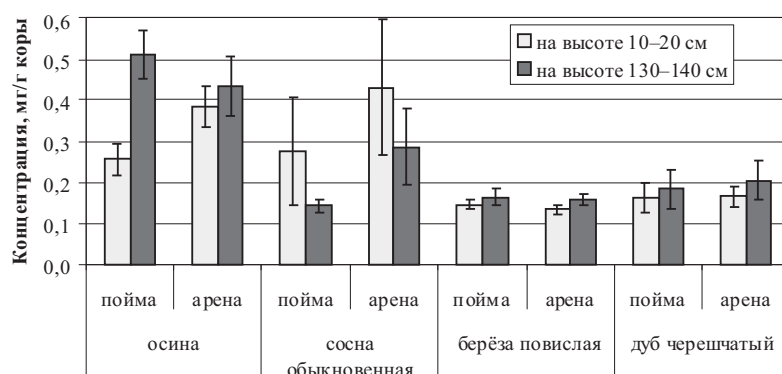


Рис. 3. Содержание водорастворимых фенольных веществ в коре основных лесобразующих пород Красносамарского лесного массива, $n = 4$ (2007–2008 гг.)

Для всех изученных древесных пород, кроме сосны обыкновенной, содержание водорастворимых фенольных веществ на высоте 10–20 см ниже, чем на высоте 130–140 см. Скорее всего, это также, как и содержание доступных форм азота, связано, с одной стороны, с вымыванием фенольных веществ из коры в комлевой части тальми водами и дождевыми потоками, а с другой — с интенсивным их образованием именно в кроне, причем более существенным, чем соединения азота.

Однако если сравнить значения проективного покрытия эпифитными лишайниками стволов деревьев с данными содержания в коре водорастворимых фенольных веществ, то выясняется, что фенольные вещества не только не ограничивают рост лишайников, но даже наоборот, косвенно способствуют их развитию, ослабляя рост других эпифитных организмов. Так, например, в Красносамарском лесном массиве при 2,7-кратном превышении содержания фенольных веществ в коре осины по сравнению с корой березы повислой, именно на стволах осины мы наблюдаем проективное покрытие лишайников в 2 раза большее. Действительно,

эпифитные лишайники произрастают на коре деревьев, в химической структуре которой обильны фенольные радикалы.

Заключение

На территории, изолированной безлесными пахотными пространствами, в подзоне разнотравно-типчачово-ковыльных степей Красносамарский лесной массив подвергается существенному воздействию экстремальных климатических факторов, несомненно, ослабляющих состояние его эдификаторов [24]. Для лишайников небольшое угнетение дерева-форофита имеет как положительное, так и отрицательное значение. С одной стороны, формируются лесонасаждения с усиленным световым режимом. За счет обильного опада и отпада при высоких температурах воздуха в лесонасаждениях степи активно протекает процесс минерализации, в результате чего лишеносинузии получают усиленное питание. С другой стороны, следует учитывать большее поражение фитофагами и фитопаразитами ослабленных деревьев, выделения которых наряду с выщелачиваниями из кроны и коры формируют особый аллелопатический режим — среду для развития лишайников. Наши исследования выявили в коре осины 1,13-кратное, сосны обыкновенной 1,24-кратное, превышение доступных форм азота в сообществах Красносамарского лесного массива по сравнению с фитоценозами Самарской Луки [25]. В этом заключается больший потенциал для развития эпифитных лишайников, который они отчасти реализуют, образуя проективное покрытие, превышающее характерное для сообществ Самарской Луки более чем в 2 раза. Отрицательное влияние угнетения форофита на, прежде всего, эпифитные лишеносинузированные грибы заключается лишь в усиленном стволовом стоке дождевой воды через изреженную крону дерева, при котором из талломов активно вымываются необходимые лишайнику низкомолекулярные водорастворимые углеводы [26].

Таким образом, кора деревьев как субстрат для эпифитных лишайников содержит определенный запас доступных форм азотного питания, с одной стороны, а с другой — лимитирующие рост лишайников протоногенные компоненты. На наш взгляд, более или менее константные морфологические, физические и некоторые химические (рН) характеристики коры дерева определяют видовой состав возможных эпифитных лишеносинузий, а от постоянно меняющегося содержания доступных форм азота, комплексного влияния дождевых выщелачиваний из кроны и коры с резко, но кратковременно колеблющейся кислотностью [27], наряду с трюфотопом, гигротопом, гелиотопом и термотопом конкретного местообитания зависят реальный, наблюдаемый в природе видовой состав и степень развития лишайников, в частности, их проективное покрытие.

Литература

- [1] Шарков В.И. Химический состав древесной коры // Бумажная промышленность. М.: Гослестехиздат, 1938. С. 32–36.
- [2] Матвеев Н.М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны). Самара: Изд-во "Самарский университет", 2006. 311 с.
- [3] Методика выполнения измерений массовой концентрации ионов аммония в природных и сточных водах фотометрическим методом с реактивом Несслера. М., 2004. 20 с.

- [4] Методика выполнения измерений массовой концентрации нитрат-ионов природных и сточных водах фотометрическим методом с салициловой кислотой. М., 1995. 16 с.
- [5] Методика выполнения измерений массовой концентрации нитрит-ионов в природных и сточных водах фотометрическим методом с реактивом Грисса. М., 2004. 16 с.
- [6] Swain J., Hillis W.E. The phenolic constituents of *Prunus domestica*. The quantitative analysis of phenolic constituents // Journal science food and agriculture. 1959. Vol. 10. № 1. P. 63–68.
- [7] Дейнеко И.П., Дейнеко И.В., Белов Л.П. Исследование химического состава коры сосны // Химия растительного сырья. 2007. № 1. С. 19–24.
- [8] Погребняк П.С. Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.
- [9] Носов А.М. Лекарственные растения. М.: Эксмо, 2005. 350 с.
- [10] Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
- [11] 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.
- [12] Мина В.Н. Выщелачивание некоторых веществ атмосферными осадками из древесных растений и его значение в биологическом круговороте // Почвоведение. 1965. № 6. С. 7–17.
- [13] Никитин Н.И. Химия древесины и целлюлозы. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 711 с.
- [14] Культиасов И.М. Экология растений. М.: Изд-во Московского ун-та, 1982. 384 с.
- [15] Волкова М.В. Эколого-физиологическое обоснование расчета критических нагрузок аммиака для лесных насаждений Европейской территории России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1994. 21 с.
- [16] Ammonium uptake in the nitrophytic lichen *Xanthoria parietina* and its effects on vitality and balance between symbionts / G. Gaio-Oliveira [et al.] // The Lichenologist. 2004. Vol. 36. Pt. 1. P. 75–86.
- [17] Вайнштейн Е.А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. 3. Минеральное питание // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 5. С. 561–571.
- [18] Колесниченко М.В. Биохимические взаимодействия древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1976. 184 с.
- [19] Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2002. 336 с.
- [20] Булыгин Н.Е. Дендрология. М.: Агропромиздат, 1985. 280 с.
- [21] Запрометов М.Н. Основы биохимии фенольных соединений. М.: Высшая школа, 1974. 214 с.
- [22] Высочина Г.И. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишных. Новосибирск: Наука, 2004. 240 с.
- [23] Курочкин Е.И. Лекарственные растения Среднего Поволжья. Куйбышев: Кн. изд-во, 1984. 240 с.
- [24] Розно С.А., Кавеленова Л.М. Итоги интродукции древесных растений в лесостепи Среднего Поволжья. Самара: Изд-во "Самарский университет", 2007. 228 с.

- [25] Корчиков Е.С. Биоэкологическая характеристика лишайников пространственно изолированных территорий (на примере Самарской Луки и Красносамарского лесного массива в Самарской области): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2009. 20 с.
- [26] Голубкова Н.С., Трасс Х.Х. Лишайники // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. С. 379–470.
- [27] Корчиков Е.С. Роль дождевых выщелачиваний из кроны и коры во взаимодействии эпифитных лишайников с субстратом // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: матер. XI Перфильевских научн. чтений, посвященных 125-летию со дня рождения И.А. Перфильева. Архангельск: Изд-во Архангельского государственного технического ун-та, 2007. С. 134–138.

Поступила в редакцию 20/V/2011;
в окончательном варианте — 20/V/2011.

SOME CHEMICAL CHARACTERISTICS OF BARK AS A SUBSTRATE FOR LICHEN'S DEVELOPING (KRASNOSAMARSKY FOREST AS AN EXAMPLE)

© 2011 D.M. Irzhigitova, E. S. Korchikov²

On the one hand, there are some nitrate, nitrite and ammonium substances in the bark which are very important for lichen's developing. On the other hand, genetic proton components limit the growth of lichens. Phenol substances which are present in the bark of trees are indifferent for lichen's developing.

Key words: bark, acidity, nitrate, nitrite, ammonium, phenol substances, epiphyte lichens.

Paper received 20/V/2011.
Paper accepted 20/V/2011.

²Irzhigitova Dzhanai Muratovna (irzhigitova.dzhanai@mail.ru), Korchikov Evgeniy Sergeevich (evkor@inbox.ru), the Dept. of Ecology, Botany and Protection of Nature, Samara, Samara State University, 443011, Russian Federation.