

АНЖЕЛЛА ВАЛЕРЬЕВНА СОНИНА

доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

angella\_sonina@mail.com

ПОЛИНА АРКАДЬЕВНА МИХАЙЛИНА

магистр эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

angella\_sonina@mail.com

## ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ ЛИШАЙНИКОВ В ПРИБРЕЖНЫХ ЛИТОФИТНЫХ СИНУЗИЯХ\*

Работа выполнена на трех видах эпилитных лишайников: *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh., *Bellemerea alpina* (Sommerf.) Clauzade & Cl. Roux и *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. – в литофитных синузиях в пределах супралиторали побережья реки Суны (ГПЗ «Кивач», Кондопожский р-н, Республика Карелия). На основании анализа конкурентных отношений между лишайниками в синузиях, изучения скорости роста слоевищ, с учетом морфологических, экологических и биохимических особенностей установлены типы жизненных стратегий для изученных видов. *Lecanora muralis* проявляет себя как эксплерент, вид с R-стратегией, *Bellemerea alpina* – конкурент, вид с C-стратегией, для *Lecidea lapicida* характерен переходный тип – CS-стратегия.

Ключевые слова: эпилитные лишайники, конкуренция, жизненные стратегии, супралитораль

### ВВЕДЕНИЕ

Конкуренция между организмами является одним из важных факторов, определяющих структуру и состав сообществ [14]. Под конкуренцией понимается негативное воздействие одного организма на другой за счет захвата или контролирования доступа к ресурсу, который ограниченно содержится в среде [17]. Роль конкурентных отношений более детально изучена между высшими растениями в растительных сообществах, на основании этих исследований выделены три типа стратегий поведения растений в сообществах: стресс-толерантная (патиенты, растения с S-стратегией, выносливы к неблагоприятным условиям), конкурентная (виоленты, C-стратегия, конкурентно мощные растения) и рудеральная (эксплеренты, R-стратегия, быстро реагируют на нарушения в фитоценозе) [8], [15].

В отношении лишайников таких исследований значительно меньше, но в последнее время ученые обращают внимание на то, что в сходных условиях среды, на однотипных субстратах формируются разные по структуре лишайниковые группировки, что связано, по их мнению, с конкуренцией [9], [13], [16]. Последствием конкуренции лишайников разных видов за пространство, свет, фотобионт является механическое давление друг на друга, приводящее к нарастанию одного слоевища на другое, подрыву одного слоевища другим, химическому воздействию. Случается,

что у накипных, реже листоватых, лишайников слоевища одного и того же вида при встрече сливаются без заметного ущерба друг для друга. Встреча слоевищ разных видов обычно приводит к заметной борьбе и даже гибели одного из конкурентов [3]. При выпадении слоевищ лишайников, плотно связанных с субстратом, происходит и дезагрегация структуры субстрата, что приводит к появлению новых свойств в среде и возможности включения новых видов. Конкурентные отношения между видами, таким образом, ведут к изменению структуры субстрата и сменам лишайниковых синузий. Взаимоотношения между эпигейными и эпилитными лишайниками изучал в условиях Полярного Урала Ю. Л. Мартин [7], им разработана классификация типов взаимоотношений между лишайниками в синузиях. Конкурентные отношения между особями оказывают влияние на скорость роста слоевищ, о чем свидетельствуют опыты Р. А. Армстронга [12], [14], проводимые на видах *Parmelia saxatilis* (L.) Ach. и *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. И это, по мнению автора, определяет мозаику в эпилитных лишайниковых синузиях. Наиболее интересным и малоизученным является вопрос определения жизненных стратегий лишайников. Первая попытка определить экологические стратегии лишайников была сделана Дж. Граймом [15] и затем доработана Р. Роджерсом [20], в ее основу были положены следующие признаки: форма роста, экологическая группа по отноше-

нию к субстрату, способ размножения и разнообразие лишайниковых веществ.

Целью данного исследования является определение жизненных стратегий у эпилитных накипных лишайников в условиях прибрежных экосистем на основании анализа конкуренции видов в сложных многовидовых лишайниковых группировках.

## МЕСТО И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнялась в процессе изучения особенностей роста эпилитных лишайников на прибрежных скалах реки Суна на территории Государственного природного заповедника «Кивач» (Кондопожский р-н, Республика Карелия) в течение 2007–2014 годов. Для изучения типов взаимоотношений накипных видов лишайников в условиях побережий были использованы постоянные мониторинговые площадки (три круговые площадки радиусом до 1,5 м) [8] на фрагментах прибрежных выходов базальтов [5]. Исследование выполнено на модельных видах: *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh., *Bellemerea alpina* (Sommerf.) Clauzade & Cl. Roux и *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. [8]. Тип конкурентных отношений оценивали по шкале, предложенной Ю. Л. Мартиным [7], которая включает 10 градаций. Из них агрессивными считаются такие отношения между компонентами в лишайниковых синузиях, когда 1 – одно слоевище нарастает на другое, 2 – одно слоевище частично покрывает другое, 3 – слоевище одного вида растет на другом, 4 – слоевище одного вида растет внутри слоевища другого, 5 – в месте соприкосновения слоевищ образуется валик совместного давления. Все другие взаимоотношения между лишайниками: 6 – слоевища соседних особей не соприкасаются, 7 – слоевища соседних особей соприкасаются без формирования валика, 8 – слоевища разных видов растут смешанно, 9 – слоевище одного вида растет под слоевищем другого, 10 – слоевища разных видов растут плотно прижато (для листоватых жизненных форм) – рассматривались как индифферентные.

Для количественного выражения межвидовых отношений эпилитных лишайников был использован коэффициент агрессивности [7]. Его смысл в том, что сравнивают наблюдаемое количество агрессивных отношений с максимально возможным количеством отношений при независимом распределении партнеров в пространстве. Коэффициент агрессивности имеет следующее выражение:  $Ka = 1 - 2\sum^n X_{in}(\sum Y_{in})^{-1}$ , где  $Ka$  – коэффициент агрессивности;  $X$  – количество агрессивных отношений данного вида;  $Y$  – количество всех возможных отношений данного вида ко всем ис-

следуемым видам. Коэффициент агрессивности может иметь значения от  $-1$  до  $+1$ . Виды, имеющие значение  $-1 < Ka < -0,5$ , считаются сильными конкурентами; при  $-0,5 < Ka < +0,5$  – средними конкурентами; при  $+0,5 < Ka < +1$  – слабыми конкурентами. Таким образом, анализировалось порядка 120 слоевищ лишайников.

Названия исследованных таксонов даны в соответствии со «Списком лихенофлоры России» [10]. Образцы исследованных видов хранятся в коллекции лишайников гербария Петрозаводского государственного университета (PZV).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемые виды лишайников являются содоминантами в составе многовидовых синузий с доминированием *Rhizocarpon geminatum* Körb., которые в пределах зоны супралиторали формируют лишайниковый покров со 100 % покрытием.

*Lecanora muralis* (Schreb.) (леканора настенная) имеет тонкое диморфное слоевище в виде округлых, плотно прижатых к субстрату розеток, в центре ареолированное, а по краю мелко лопастное. На слоевище формируются многочисленные апотеции, образуются конидии, вегетативных пропагул (соредиев, изидиев) нет. Фотобионт, главным образом, одноклеточные зеленые водоросли рода *Trebouxia*. Синтезируется большой спектр вторичных метаболитов: атранориновая, муроловая, нефростериновая, усниновая кислоты, зеорин – вещества, образующиеся микобионтом. Леканора настенная предпочитает богатые азотистыми соединениями местообитания, встречается на скальном субстрате, на коре форофитов. Для этого вида отмечена толерантность к атмосферному загрязнению [2], [19].

*Bellemerea alpina* (Sommerf.) Clauzade & Cl. Roux (беллемеря альпийская) имеет довольно толстое ареолированное слоевище с уплощенными неправильной формы ареолами и погруженными в них апотециями и пикнидиями. Специальных органов вегетативного размножения нет. Фотобионт – одноклеточные зеленые хлорококкоидные водоросли. Из лишайниковых веществ в слоевище обнаружена только норстикторовая кислота. Вид является облигатным эпилитом, предпочитает кислые кварцодержащие породы и широко распространен в Северном полушарии [19].

*Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. (лецидея каменистая) характеризуется трещиновато-ареолированным слоевищем с хорошо развитым черным подслоевищем. На слоевище формируются многочисленные апотеции и пикнидии. Пропагулы вегетативного размножения не образуются. Фотобионтом выступают зеленые одноклеточные

водоросли, чаще всего из рода *Trebouxia*. В слоевище лецидеи каменистой обнаружены ароматические соединения – орцинол и его производные. Вид – облигатный эпилит, предпочитает силикатные породы, богатые соединениями железа. Широко распространен в Северном и Южном полушариях [2], [19].

На исследуемой территории слоевища *Lecanora muralis* образуют как моновидовые пятна, так и входят в состав сложных многовидовых синузий, при этом проявляют разные типы взаимоотношений. Так, установлено, что отдельные слоевища в моновидовых группировках проявляют нейтральные отношения, краевые лопасти растут смешанно, без видимых разрушений или подрывов слоевища (рис. 1). При этом зона контакта двух соседних слоевищ имеет вид практически прямой линии (то есть, контактируя, слоевища не перерастают друг друга). Слоевища начинают разрастаться в свободные стороны. Для вида характерно довольно быстрое старение слоевища, что выражается в выпадении центральной части и образовании в структуре лишайникового сообщества «окон» (см. рис. 1), которые являются удобным новым пространством для заселения лишайниками [14], [19]. «Окна», как правило, заселяются этим же видом, так как леканора настенная формирует плодовые тела и пикнидии, продуцируя большое число аскоспор и конидий, с помощью которых размножается микобионт. Споры, попадая в образовавшиеся пустоты (свободные пространства) внутри слоевищ, формируют первичное слоевище грибного бионта, который с легкостью может включать в симбиоз клетки водорослей из разрушающегося слоевища и формировать новую особь лишайника.

При контакте слоевищ этого вида со слоевищами представителей рода *Aspicilia* sp. отмечается агрессивное отношение со стороны леканоры (см. рис. 1, слоевище 3). Это проявляется в нарастании лопастей леканоры на ареолированное слоевище аспицилии. Краевая часть слоевища леканоры настенной остается целостной, без видимых нарушений, площадь слоевища аспицилии сокращается. Обращает на себя внимание тот факт, что в зоне контакта двух видов замедляется рост и слоевища леканоры, что отражено в изменении радиального очертания слоевищ. Однако при контакте слоевищ леканоры настенной с накипными видами рода беллемерея (*Bellemerea alpina*) и лецидея (*Lecidea lapicida*) леканора оказывается в угнетенном состоянии: ее слоевища изменяют очертания в сторону сокращения площади контура, в зоне контакта очевидны разру-

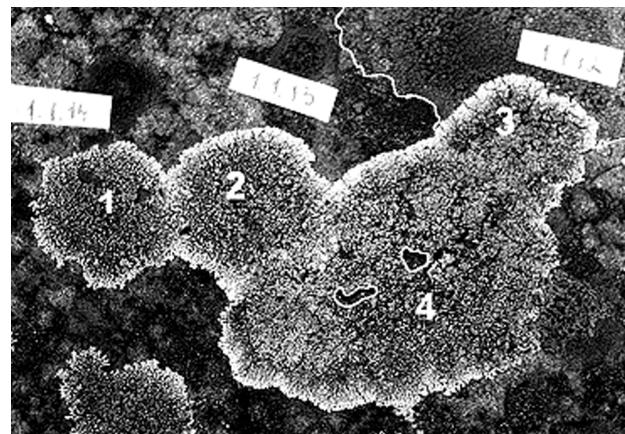


Рис. 1. Моновидовое пятно, образованное разновозрастными слоевищами (1, 2, 3, 4) вида *Lecanora muralis*. Белый контур внутри слоевищ леканоры настенной – «окна» при разрушении центральной части слоевища; белый контур вне слоевищ леканоры настенной – слоевище лишайника рода *Aspicilia*

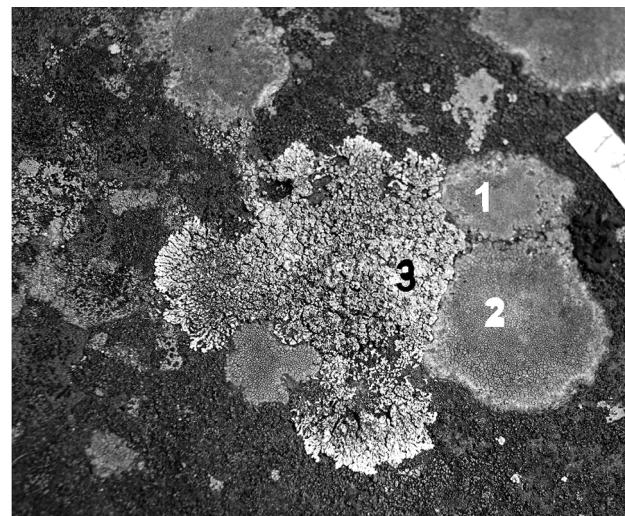


Рис. 2. Слоевища лишайников *Lecanora muralis* (3) и *Bellemerea alpina* (1, 2)

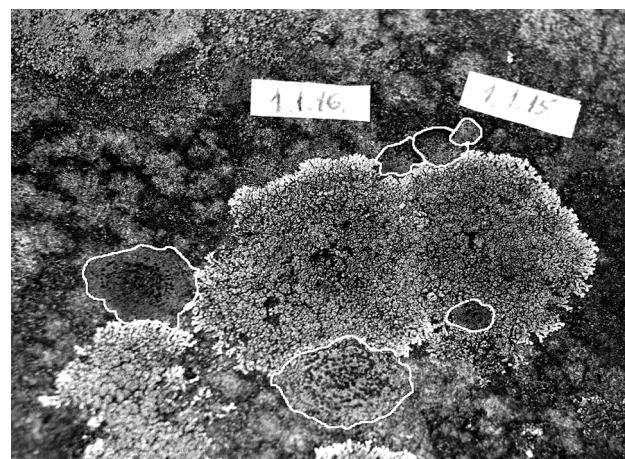


Рис. 3. Слоевища лишайников *Lecanora muralis* (1.1.15, 1.1.16) и *Lecidea lapicida* (белые контуры слоевищ)

шения лопастной части слоевища, как это видно на рис. 2, 3.

Беллемерея альпийская имеет довольно толстое ареолированное слоевище, лецидея каменистая характеризуется трещиновато-ареолированным слоевищем с хорошо развитым подслоевищем. В месте контакта этих видов со слоевищами леканоры настенной формируется четко очерченная линия, изогнутая в сторону леканоры, что свидетельствует об угнетении последнего вида.

Таким образом, на исследуемых прибрежных скалах в синузиях эпилитных лишайников *Lecanora muralis* проявляет агрессию по отношению к накипным видам рода *Aspicilia*. Однако сама оказывается в угнетенном состоянии, произрастая совместно с видами *Bellemerea alpina* и *Lecidea lapicida*.

На исследуемой территории *Bellemerea alpina* (беллемерия альпийская), как и обсуждаемый выше вид *Lecanora muralis*, образует моновидовые пятна или включается в сложные синузии, по-разному сживааясь со слоевищами разных видов лишайников.

На рис. 4 отчетливо видно, что слоевища *Bellemerea alpina* со всех сторон окружены слоевищами *Rhizocarpon geminatum*, имеющего менее плотную структуру: ареолы ризокарпона располагаются обособленно на черном подслоевище. В результате контакта слоевищ двух разных видов беллемерия занимает лидирующую позицию на исследуемом скальном фрагменте побережья и притесняет *Rhizocarpon geminatum*. Беллемерия разрастается и увеличивает свои размеры в направлении контакта со слоевищем ризокарпона.

Слоевища ризокарпона, окружающие беллемерию альпийскую, не проявляют конкурентной активности и при контакте со слоевищем беллемерии альпийской «отступают», о чем свидетельствует разрушение краевой части слоевища ризокарпона (см. рис. 4).

В моновидовых пятнах, образованных слоевищами беллемерии альпийской, внутривидовые отношения складываются таким образом, что при взаимодействии нескольких особей одна из них может перерастать другую, что заметно проявляется в контуре контакта. Однако при взаимодействии особи могут вести себя и равнозначно, тогда перерастания одного из них не происходит и линия контакта имеет вид прямой (рис. 5). Во всех случаях в местах соприкосновения слоевищ друг с другом образуется валик от совместного давления, что, по мнению Ю. Л. Мартина [7], указывает на агрессивные отношения между ними. При контакте слоевищ 1 и 2 в местах их сопри-

косновения образуется плотный валик. А между слоевищами 2 и 3 образуется пустая «канавка», не занятая лишайником. В некоторых местах «канавка» смыкается и образует валик (плотный, тактильно ощущимый). Вероятно, расположенные рядом слоевища, не имеющие контакта друг с другом, в процессе своего роста постепенно смыкаются, образуя одно пятно, состоящее из нескольких особей, различить которые можно только по плотным валикам на нем.

Более сложные отношения в лишайниковых синузиях складываются между разными видами, как, например, при контакте слоевищ вида беллемерия альпийская с накипными же слоевищами леканоры настенной. Слоевища *Bellemerea alpina* перерастают слоевища леканоры (рис. 6). При этом площадь слоевищ леканоры настенной сокращается, за счет разрушения краевых лопастей в зоне контакта слоевищ двух видов.

Таким образом, на исследуемых прибрежных скалах в эпилитном лишайниковом покрове беллемерия альпийская проявляет агрессивные отношения к накипному диморфному виду рода леканора настенная и видам рода ризокарпон.

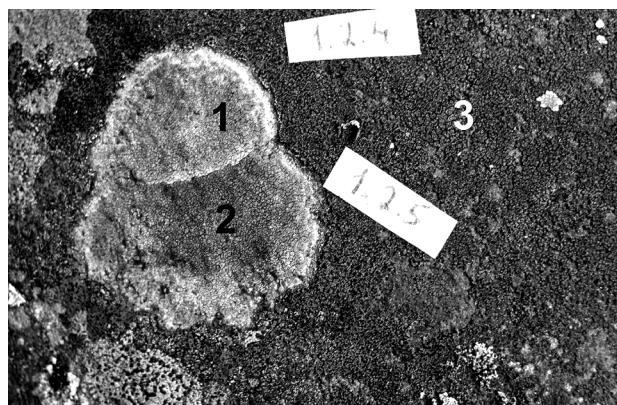


Рис. 4. Слоевища лишайников *Bellemerea alpina* (1, 2) и *Rhizocarpon geminatum* (пятно слоевищ – 3)

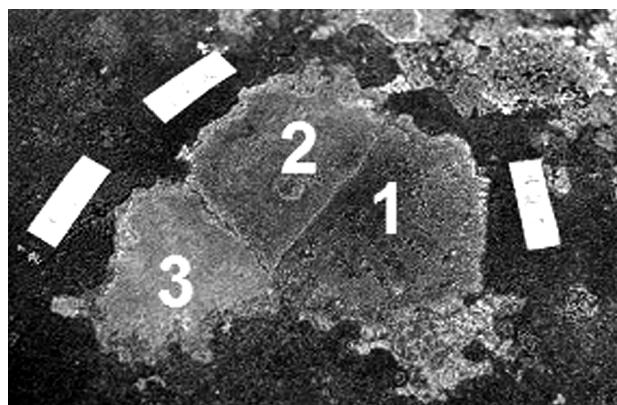


Рис. 5. Слоевища лишайника *Bellemerea alpina* (1, 2, 3) в моновидовом сообществе

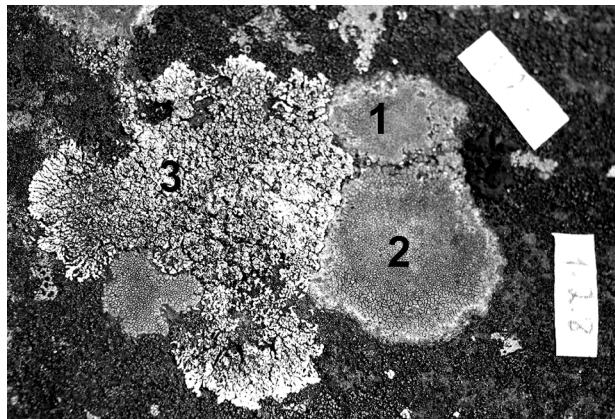


Рис. 6. Слоевища лишайников *Bellemerea alpina* (1, 2) и *Lelanora muralis* (3)

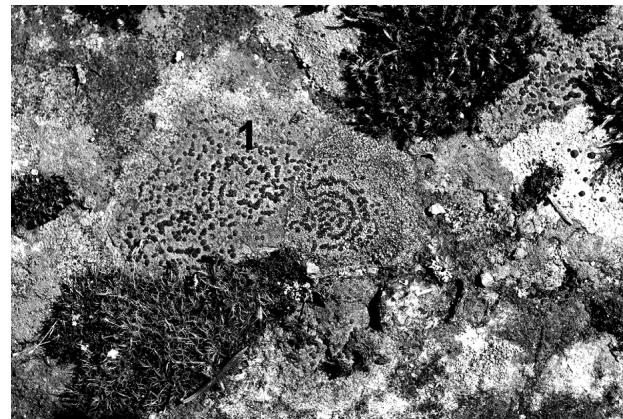


Рис. 7. Взаимоотношения слоевищ лишайника *Lecidea lapicida* (1)

При совместном произрастании особей одного вида в моновидовых группировках отмечаются конкурентные отношения, которые не позволяют формировать сплошного пятна, как это может происходить у некоторых накипных эпилитов, например у прибрежного вида гидропунктарии мавританской [6]. Конкуренция проявляется в образовании хорошо заметной зоны контакта.

Внутривидовые взаимодействия слоевищ вида *Lecidea lapicida* в условиях прибрежных скал приводят к образованию моновидовых пятен, внутри которых между особями складываются нейтральные отношения. В местах взаимодействий слоевищ границы плохо различимы, практически стерты (рис. 7).

Межвидовые отношения могут носить агрессивный характер. Так, в месте контакта слоевищ лецидеи каменистой и леканоры настенной формируется четко очерченная линия, изогнутая в сторону леканоры, что свидетельствует об угнетении со стороны лецидеи каменистой (рис. 8).

При взаимодействии слоевищ *Lecidea lapicida* и *Rhizocarpon geminatum* проявляется агрессивное отношение со стороны лецидеи – и, как результат, уменьшение площади слоевища ризокарпона (рис. 9).

В то же время при контакте с видами рода *Aspicilia* слоевища лецидеи каменистой ведут себя по-разному. Так, в синузии с видом *Aspicilia cinerea* (L.) Körb. (аспицилия серая) лецидея каменистая уступает, аспицилия серая перерастает в сторону слоевища лецидеи каменистой, сокращая ее площадь. В этом случае аспицилия проявляет себя как более сильный конкурент (рис. 10).

Иначе складываются взаимоотношения между видами *A. caesiocinerea* и *L. lapicida* (рис. 11). Слоевище лецидеи нарастает на слоевище аспицилии. Площадь слоевища аспицилии сокращается.

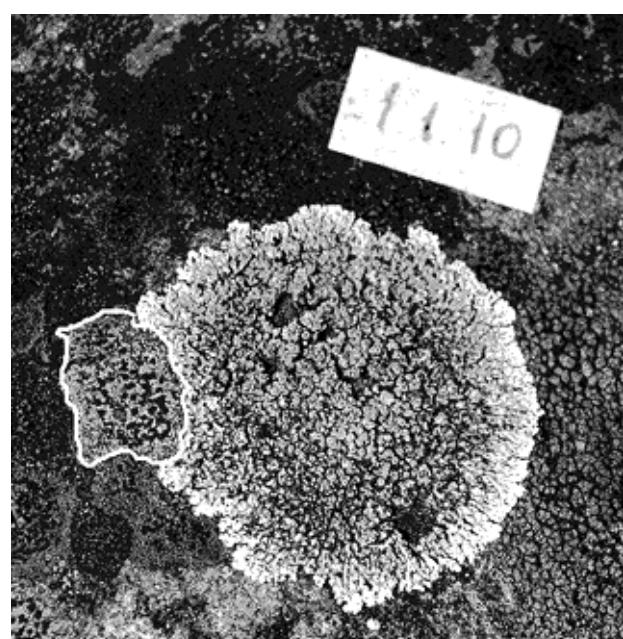


Рис. 8. Слоевища *Lecidea lapicida* (белый контур) и *Lecanora muralis* (1.1.10)

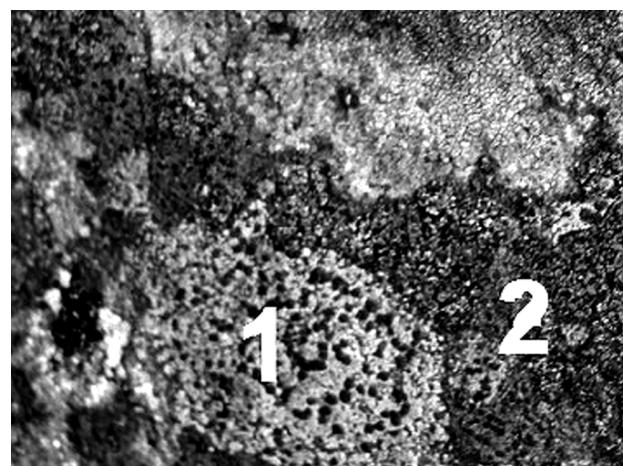


Рис. 9. Слоевища *Lecidea lapicida* (1) и *Rhizocarpon geminatum* (2)

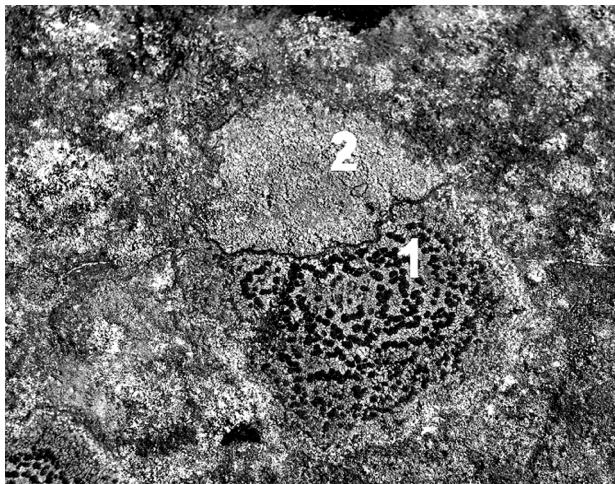


Рис. 10. Взаимоотношения слоевищ лишайников *Lecidea lapicida* (1) и *Aspicilia cinerea* (2)

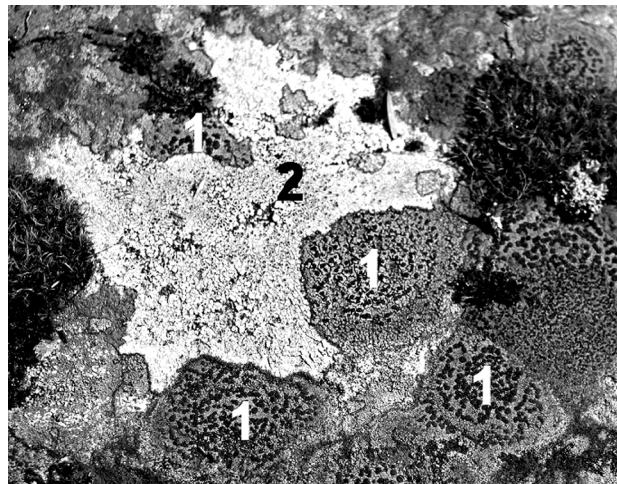


Рис. 11. Взаимоотношения слоевищ лишайников *Lecidea lapicida* (1) и *Aspicilia caesiocinerea* (2)

Рассматривая межвидовые отношения по значениям коэффициента агрессивности, рассчитанного для каждого из исследованных видов в данных условиях среды, лишайники можно выстроить в следующий ряд от слабого конкурента к сильному: *Lecanora muralis* ( $K_a = 0$ ) – *Lecidea lapicida* ( $K_a = -0,5$ ) – *Bellemerea alpina* ( $K_a = -0,8$ ). Эти три вида проявляют способность к конкуренции среди накипных лишайников, обитателей прибрежных скал.

Оценка скорости роста (по значениям прироста слоевищ), выполненная на этих же слоевищах в течение 8 лет, показала, что наиболее быстро растущей является леканора настенная: диаметр слоевища прирастает в среднем на 1 см в год ( $d = 1,0 \pm 0,2$  см при  $n = 17$ ). Прирост слоевищ у лецидеи каменистой – 0,8 см в год ( $d = 0,8 \pm 0,4$  см при  $n = 13$ ), а у беллемереи альпийской – 0,3 см в среднем за год ( $d = 0,3 \pm 0,007$  см при  $n = 15$ ).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на прибрежных скалах в условиях супралиторали между накипными видами лишайников складываются разные типы взаимоотношений. В отличие от растительных сообществ, когда внутривидовые отношения между растениями считаются более жесткими в силу сходных экологических требований к среде обитания [4], для эпилитных лишайников прибрежных территорий таких однозначных закономерностей не было выявлено. Нами отмечены конкурентные или нейтральные отношения между слоевищами внутри моновидовых сообществ у вида *Bellemerea alpina*, нейтральные отношения между слоевищами *Lecanora muralis* и не выявлено конкурентных отношений между слоеви-

щами вида *Lecidea lapicida*. Слоевища лецидеи сформировали при слиянии моновидовое пятно без видимых границ между особями. Формирование моновидовых пятен у лишайников отмечается для разных видов и представителей разных жизненных форм, что расценивается некоторыми авторами как реакция на экстремальные условия среды, например обитание на камнях, корке деревьев [14]. Все лишайники изначально проявляют признаки стресс-устойчивых организмов, так как они осваивают экстремальные местообитания, порой не пригодные для других фототрофов. В таких условиях вероятность выжить и оставить потомство возрастает с увеличением численности и скорости роста популяции [1]. Для лишайников, одними из первых осваивающих новые местообитания, такая возможность реализуется при совокупном существовании особей в моновидовых сообществах.

Межвидовые отношения у наблюдавших видов лишайников характеризуются как конкурентные, а поскольку лишайники – долгоживущие и медленнорастущие организмы, то изменения, которые происходят в окружающей среде, отражаются ими с некоторым опозданием. Можно предположить, что наличие моновидовых пятен в структуре литофитного лишайникового покрова супралиторали – признаки начальных стадий в освоении скального субстрата.

С включением в сообщество новых видов лишайников плотность лишайникового населения возрастает, проявляется конкуренция между видами. В этом случае успешность видов будет связана с высокой конкурентоспособностью за счет повышения вероятности выживания каждого продуцируемого потомка (или диаспоры для

размножения) и развития более совершенных механизмов защиты особей от негативного влияния конкурента [1]. Для лишайников эта возможность достигается увеличением скорости роста слоевища и синтезом специфических веществ.

Так, анализ конкурентных отношений, показателей роста слоевищ, морфотипов, особенностей размножения, экологии и наличия вторичных метаболитов позволил в данном исследовании определить экологические стратегии трех видов лишайников в литофитном лишайниковом покрове супралиторали побережья реки Суна. *Lecanora muralis* является факультативным эпилитом, который наряду с каменистыми субстратами осваивает и кору некоторых форофитов, предпочитая богатые азотистыми соединениями местообитания [19]. Кроме того, вещества, синтезируемые этим лишайником: атранориновая, муроловая, нефростериновая, усниновая кислоты и зеорин, кроме защитной функции от внешних факторов абиотической среды (высокий уровень инсолиации на открытых участках побережья, перепад температур в связи с обитанием на скалах и пр.), выполняют функцию ингибирования развития микроорганизмов, а возможно, и некоторых видов лишайников [14]. Довольно быстрый и стабильный рост [9], а также формирование внутри

слоевищ «окон» обеспечивают этому виду возможность присутствовать в лишайниковом покрове длительное время даже при слабой конкурентной способности [14]. В дополнение к этому, сведения в литературе о толерантности данного вида к аэрополлютантам, то есть способность к нормальной жизнедеятельности в условиях нарушения среды, дают основание рассматривать данный вид как эксплерент с R-стратегией.

Высокая конкурентная способность видов *Bellemera alpina* и *Lecidea lapicida* при суммировании всех наблюдаемых отношений в литофитных синузиях на побережье, наряду с особенностями морфотипов (ареолированное, плотно срастающееся с субстратом слоевище), образование большого количества плодовых тел с аскоспорами и пикнидий с конидиями, а также наличием в слоевищах ароматических лишайниковых кислот характеризует их как виоленты, виды с С-стратегией, конкурентоспособные виды. А наличие в эпилитном лишайниковом покрове моновидовых пятен, образованных особями лецидии каменистой, с нейтральными отношениями внутри этих структур, позволяет говорить о нем и как о стресс-устойчивом виде. *Lecidea lapicida*, таким образом, имеет переходный (вторичный) тип стратегии, по Дж. Грайму [15], как CS тип.

\* Исследование выполнено в рамках проекта № 6.724.2014/К Государственного задания Минобрнауки РФ.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.
2. Дембецкий В. М., Толстиков Г. А. Органические метаболиты лишайников. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2005. 135 с.
3. Жизнь растений / Под ред. М. М. Голлербаха. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. С. 425–426.
4. Ипатов В. С., Кирюкова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.
5. Куликова В. В., Куликов В. С. Геологическое строение докембрийского фундамента территории заповедника «Кивач» // Геология и полезные ископаемые Карелии. Петрозаводск: ИГ КарНЦ РАН, 2008. Вып. 11. С. 103–119.
6. Марковская Е. Ф., Сергиенко Л. А., Шляревич Г. А., Сонина А. В., Стародубцева А. А., Смолькова О. В. Природный комплекс побережий Белого моря: Учеб. пособие. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2010. 85 с.
7. Мартин Ю. Л. Формирование лишайниковых синузий на моренах ледников Полярного Урала: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1967. 22 с.
8. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозиздат, 1938. 620 с.
9. Сонина А. В., Михайлина П. А., Сачук Н. В. Изучение прироста талломов лишайников в условиях прибрежных скал реки Суна на территории заповедника «Кивач» // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2013. Вып. 6. С. 19–23.
10. Список лихенофлоры России / Сост. Г. П. Урбанович. СПб.: Наука, 2010. 200 с.
11. Armstrong R. A. The response of lichen growth to transplantation to rock surfaces of different aspects // New Phytologist. 1977. № 78. P. 473–478.
12. Armstrong R. A. Competition between three saxicolous species of *Parmelia* (Lichens) // New Phytologist. 1982. № 90. P. 67–72.
13. Armstrong R. A. The effect of rock surface aspect on growth, size structure, and competition in the lichen *Rhizocarpon geographicum* // Environmental and Experimental Botany. 2002. № 48. P. 187–194.
14. Armstrong R. A., Welch A. R. Competition in lichen communities // Symbiosis. 2007. № 43. P. 1–12.
15. Grime J. P. The role of seed dormancy in vegetation dynamics // Annals of Applied Biology. 1988. Vol. 98. P. 555–558.
16. John E. A. Fine scale patterning of species distributions in a saxicolous lichen community at Jonas Rockslide, Canadian Rocky Mountains // Holarctic ecology. 1990. № 13. P. 187–194.
17. Keddy P. A. Competition. Population and community. Kluwer Academic Publishers, 2001. P. 1–59.
18. Pentecost A. Aspects of competition in saxicolous lichen communities // Lichenologist. 1980. № 12. P. 135–144.
19. Purvis O. W., Coppins B. J., Hawkesworth D. L., James P. W., Moore D. M. Lichen Flora of Great Britain and Irelands / Natural History Museum. London, 1992. 710 p.
20. Rogers R. W. Ecological strategies of lichens // Lichenologist. 1990. Vol. 22. № 2. P. 149–162.

**Sonina A. V.**, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)  
**Mikhaylova P. A.**, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

## VITAL STRATEGIES OF LICHENS IN LITTORAL SAXICOLOUS LICHEN COMMUNITIES

Saxicolous communities were studied within a supralittoral zone of the shore of the river Suna (Nature Reserve "Kivach", Kon-dopoga district, Republic of Karelia). Based on the results of analysis of competitive relations between species in the lichen communities, as well as studying of growth rate of thalli, including their morphological, ecological and biochemical features, the vital strategies of 3 lichens have been established. *Lecanora muralis* Schreb. Rabenh. proves to be a ruderal species with R-strategy, *Bellemerea alpina* Sommerf. Clauzade & Cl. Roux is a competitive species with S-strategy and *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. is characterized by a transitional type of CS-strategy.

Key words: epilithic lichens, competition, vital strategy, supralittoral zone

### REFERENCES

1. Bigon M., Harper D. zh., Townsend K. *Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva* [Ecology. Individuals, populations and communities]. Moscow, 1989. Vol. 1. 667 p.
2. Dembitskiy V. M., Tolstikov G. A. *Organicheskie metabolity lishaynikov* [Organic metabolites of lichens]. Novosibirsk, Izd-vo SO RAN, filial "Geo" Publ., 2005. 135 p.
3. Zhizn' rasteniy [The life of plants] / By ed. M. M. Gollerbach. Moscow, Prosveshchenie Publ., 1977. Vol. 3. P. 425–426.
4. Ipatov V. S., Kirikova L. A. *Fitotsenologiya* [Phytocoenology]. St. Petersburg, 1997. 316 p.
5. Kulikova V. V., Kulikov V. S. Geological structure of the Precambrian basement of the "Kivach" reserve area [Geologicheskoe stroenie dokembriyskogo fundamenta territorii zapovednika "Kivach"]. *Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii*. Petrozavodsk, IG KarNTs RAN Publ., 2008. Issue 11. P. 103–119.
6. Markovskaya E. F., Sergienko L. A., Shklyarevich G. A., Sonina A. V., Starodubtseva A. A., Smol'kova O. V. *Prirodnyy kompleks poberezhiy Belogo morya: Uchebnoe posobie* [Natural complex of the White Sea coast]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2010. 85 p.
7. Martin Yu. L. *Formirovaniye lishaynikovykh sinuziy na morenakh lednikov Polyarnogo Urala: Diss. ... kand. biol. nauk* [Formation of lichen communities on moraines of the Polar Ural Mountains glaciers. Dr. biol. sci. diss.]. Sverdlovsk, 1967. 22 p.
8. Ramenskiy L. G. *Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe issledovaniye zemel'* [Introduction to complex soil and geobotanical research of lands]. Moscow, 1938. 620 p.
9. Sonina A. V., Mikhaylova P. A., Savchuk N. V. The analysis of increments of lichen thalli on the coastal cliffs of the river Suna in the reserve "Kivach" [Izuchenie prirosta tallomov lishaynikov v usloviyakh pribrezhnykh skal reki Suna na territorii zapovednika "Kivach"]. *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Kivach"*. Petrozavodsk, 2013. Issue 6. P. 19–23.
10. Spisok lichenoflory Rossii [The list of lichenoflora of Russia] / Compiler G. P. Urbanavichyus. St. Petersburg, 2010. 200 p.
11. Armstrong R. A. The response of lichen growth to transplantation to rock surfaces of different aspects // New Phytologist. 1977. № 78. P. 473–478.
12. Armstrong R. A. Competition between three saxicolous species of *Parmelia* (Lichens) // New Phytologist. 1982. № 90. P. 67–72.
13. Armstrong R. A. The effect of rock surface aspect on growth, size structure, and competition in the lichen *Rhizocarpon geographicum* // Environmental and Experimental Botany. 2002. № 48. P. 187–194.
14. Armstrong R. A., Welch A. R. Competition in lichen communities // Symbiosis. 2007. № 43. P. 1–12.
15. Grime J. P. The role of seed dormancy in vegetation dynamics // Annals of Applied Biology. 1988. Vol. 98. P. 555–558.
16. John E. A. Fine scale patterning of species distributions in a saxicolous lichen community at Jonas Rockslide, Canadian Rocky Mountains // Holarctic ecology. 1990. № 13. P. 187–194.
17. Keddy P. A. Competition. Population and community. Kluwer Academic Publishers, 2001. P. 1–59.
18. Pentecost A. Aspects of competition in saxicolous lichen communities // Lichenologist. 1980. № 12. P. 135–144.
19. Purvis O. W., Coppins B. J., Hawsworth D. L., James P. W., Moore D. M. Lichen Flora of Great Britain and Irelands / Natural History Museum. London, 1992. 710 p.
20. Rogers R. W. Ecological strategies of lichens // Lichenologist. 1990. Vol. 22. № 2. P. 149–162.

Поступила в редакцию 03.11.2015