

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

---

ACADEMIA SCIENTIARUM URSS  
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ  
НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

1974

Том 11

NOVITATES SYSTEMATICAE  
PLANTARUM NON VASCULARIUM

MCMLXXIV

Tomus XI



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ЛЕНИНГРАД (LENINGRAD) · 1974

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ  
ЛИШАЙНИКОВ АНТАРКТИДЫ  
DE BIOMORPHIS LICHENUM  
ANTARCTIDIS NOTULA

Большинство известных в лихенологии классификаций жизненных форм лишайников основано на типах морфологического строения их слоевищ и является по сути дела системами форм роста этих растений. Таковы системы жизненных форм лишайников Фрея (Freu, 1924), Гилитцера (Hilitzer, 1925), Окснера (Ochsner, 1928), Шульца (Schulz, 1931), Томаселли (Tomaselli, 1949), Омуре (Omura, 1950), Клемента (Klement, 1955). В их основу положено подразделение Ахариуса по формам роста на корковые, листоватые и кустистые лишайники. Лишь немецкий ученый Маттик (Mattick, 1951), а вслед за ним Баркман (Barkman, 1958) указали на необходимость различия понятий «форма роста» и «жизненная форма» у лишайников, предложив в своих работах как системы форм роста этих растений, так и системы их жизненных форм.

Остановимся на краткой характеристике известных классификаций жизненных форм лишайников.

Впервые предложил группировать виды лишайников по жизненным формам Фрей (1924) при описании лишайниковых на скальных сообществах в Альпах. Для эпилитных лишайников он выделяет жизненную форму корковые лишайники, форму кустистые лишайники, для листоватых — *Parmelia-Form*, *Umbilicaria-Form* и др. Далее Гилитцер (Hilitzer, 1925) и Окснер (Ochsner, 1928) публикуют системы форм роста криптогамных растений, среди которых одно из ведущих мест занимают формы роста лишайников. 20 форм роста лишайников устанавливает Шульц (Schulz, 1931). Вышеупомянутые классификации имели между собой много общего. В их основу были положены вегетативные признаки — типы морфологического строения слоевища лишайников, а для обозначения каждой жизненной формы авторы использовали систематические названия родов лишайников, наиболее ярко характеризующие эти формы. Например, для листоватых лишайников выделялись *Parmelia-форма* (тип *Parmelia*), *Lobaria-форма* (тип *Lobaria*) и др., для кустистых — *Usnea-форма*, *Cetraria-форма* и т. д. Клемент (Klement, 1955) предложил подробно разработанную им систему жизненных форм всех известных лишайников. Эта система имела много общего с предыдущими, при ее построении был использован тот же морфолого-систематический принцип. Лишь для форм роста корковых лишайников Клемент предлагает

несколько иную классификацию, сделав попытку, на наш взгляд, не совсем удачную, употребить описательные термины для обозначения морфологических типов накипных лишайников. Такие названия, как «Innenkrusten» (дословный перевод «внутрикорочковые») и «Aussenkrusten» (дословный перевод «внешнекорочковые»), вряд ли можно считать приемлемыми. Заслугой Клемента является то, что, описывая основные морфологические признаки выделенных форм, он пытался дать им и экологическую характеристику. Он указывает отношение лишайников, входящих в состав жизненной формы, к свету, влажности, субстрату, отмечает ее конкурентную способность в растительных сообществах.

Томаселли (Tomaselli, 1949) опубликовал для эпифитных лишайников упрощенную систему из 7 типов форм роста. При обозначении их автор применил латинские описательные термины: *gelatinosae* (слизистые), *atallicae* (бесслоевидные), *leprosoeae* (лепрозные), *crustaceae* (корочковые), *foliacea-squamosae* (листовато-чешуйчатые) и *filamentosae* (нитевидные). Омура (Omura, 1950) предложил систему форм роста для эпифитных лишайников Японии, используя для их обозначения также описательные термины. Рассматривая корочковые лишайники как единственную неизменную форму и не останавливаясь подробно на классификации кустистых лишайников, Омура разработал систему форм роста для листоватых лишайников. В основу этой интересной и оригинальной системы легли морфологические признаки строения слоевища и главным образом способы прикрепления листоватых лишайников к субстрату.

Большой вклад в изучение жизненных форм лишайников сделал немецкий ученый Маттик (Mattick, 1951). Он указал на различие понятий жизненная форма и форма роста лишайников. Маттик предложил прекрасную разработанную классификацию форм роста лишайников, основанную на морфологическом строении их слоевищ, и дал удачные описательные названия биологическим типам лишайников. При выделении типов форм роста корочковых лишайников он считал главным признаком наличие или отсутствие ясного слоевищного края, а не развитие слоевища внутри субстрата или на поверхности субстрата.

В этой же работе Маттик сделал попытку создать систему жизненных форм этих растений. В основу ее он положил способы прикрепления лишайников к субстрату. Так, Маттик различает 3 группы жизненных форм лишайников: 1) мочущие лишайники, 2) приросшие лишайники и 3) укоренившиеся лишайники. Для каждой из этих групп он выделяет ряд форм.

Баркман (Barkman, 1958) при изучении эпифитных криптогамных растений Нидерландов также проводит различие между понятием жизненная форма растений и их форма роста. Он предложил классификацию форм роста криптогамных эпифитов,

из них 12 типов форм роста лишайников в основном уже упомянутых в других системах, особенно в системе Клемента (Klement, 1955). В отношении же форм роста корковых лишайников Баркман следует за Маттиком (Mattick, 1951).

В этой же работе Баркман дает 2 системы жизненных форм криптогамных эпифитных растений, в том числе и лишайников. Свою первую систему он основывает на водном режиме эпифитов, однако отмечает, что она является предварительной, так как водный режим этих растений изучен крайне недостаточно. Все исследованные виды криптогамных эпифитов Баркман делит на 3 группы в зависимости от их способности впитывать воду. Первая группа — *Atmophyta* с относительно низкой влагоемкостью, 50—250% сухого веса (сюда входят лепрозные лишайники, а из кустистых — сильно соредиозные виды). Вторая группа лишайников — *Amphiphyta* со средней влагоемкостью 300—500% сухого веса и очень высоким осмотическим давлением (800—1300 атм.) (из лишайников — нелепозные корковые и листоватые лишайники) и третья группа — *Ombrophyta* с высокой влагоемкостью, 650—1700% сухого веса и относительно низким осмотическим давлением — 10—100 атм. (слизистые лишайники).

В основу второй системы жизненных форм эпифитных криптогамов легли способы их прикрепления к субстрату и высота растений. Термины для обозначения этих жизненных форм были заимствованы Баркманом из известной системы Раункиера, хотя и применены им в несколько ином смысле. Баркман предложил 4 основных типа жизненных форм: 1) эндофлеофиты (сюда относятся эндофлеодные накипные лишайники); 2) гемикриптофиты (в их составе эпифлеодные лишайники, но прижатые к субстрату, высота растений 0.5—2 мм); 3) хамефиты (сюда входят слабо прикрепленные к коре лишайники, с высотой слоевища 0.5—1 см); 4) фанерофиты (кустистые лишайники, с высотой растений более 1 см). Среди 2-го и 4-го типов на основании высоты растений он выделил еще несколько подтипов.

В 1969 г. на I конференции по спорным растениям Украины крупнейший советский лишайнолог А. Н. Окснер (1971) предложил подробно разработанную систему жизненных форм. В ее основу положен ряд признаков как внешне морфологических (основные формы слоевища, их внешние особенности), так и структурных (характер и расположение плектенхим, кроющие и механические структуры), а также учтены экологические и биологические особенности, способ прикрепления слоевищ, характер диаспор, образование гоноцист. Как и большинство других лишайнологов, А. Н. Окснер не разграничивает понятия «жизненная форма» и «форма роста» у лишайников. К сожалению, эта система целиком не опубликована автором.

Целью настоящего исследования было выяснение основных жизненных форм лишайников Антарктиды, их приуроченности

к определенным экологическим условиям, роли в растительном покрове и географического распространения на континенте.

Как известно, жизненные формы образуются в результате сложного взаимодействия растений и условий абиотической и биотической среды, в которой они живут. Жизненная форма — это результат сложных и длительных реакций растений на условия среды, выражающийся в определенных биоморфах. В процессе длительного приспособления лишайников к природным условиям Антарктиды на ее территории адаптировались те виды, которые по своим эколого-биологическим особенностям наиболее соответствовали экологическим режимам, которые установились в этом районе.

Условия существования лишайников в Антарктиде крайне суровы. Вся ее поверхность покрыта мощным слоем льда. Площадь свободных от ледяного покрова участков составляет лишь 5% от общей площади. Это наиболее высокие участки коренного рельефа, возвышающиеся над поверхностью льда в виде отдельных скал (нунатаков) или более крупных участков, не покрытых льдом, называемых в Антарктиде «оазисами».

Нунатаки и оазисы, разбросанные на фоне сплошной ледяной пустыни, и являются местами обитания лишайников. Здесь они произрастают на поверхности скал, мелкоземе и дерновинках мхов. Лишайников в Антарктиде довольно много, их систематический список насчитывает более 350 видов.

В условиях холодных пустынь Антарктиды наибольшее влияние на растения оказывают климатические факторы. Именно эти факторы являются определяющими и ограничивающими развитие растительности и именно они, по-видимому, оказали решающее влияние на формирование жизненных форм лишайников. Из климатических факторов одним из самых критических для растений здесь является температура. Среднегодовая температура воздуха в Антарктиде отрицательная ( $-15^{\circ}$ ). 10 месяцев в году, когда длится зима, температуры круглосуточно отрицательные (падают до  $-45^{\circ}$ ), средняя температура  $-16-18^{\circ}$ . Летом, которое длится в Антарктиде 2 месяца, температура воздуха днем поднимается выше  $0^{\circ}$ , в среднем до  $5^{\circ}$ , ночью падает до  $-10^{\circ}$ . Каждодневные заморозки и очень короткий период вегетации — в этом в основном проявляется влияние отрицательных температур на растения. В результате низких температур воздуха вегетационный период для лишайников в Антарктиде сокращается до нескольких часов в день в течение летних месяцев — декабря и января. Вторым неблагоприятным фактором для развития лишайников в Антарктиде является крайняя сухость их местообитаний, недостаток влаги. Осадки, которые здесь очень малы (200—300 мм в год), выпадают в виде снега, т. е. в таком виде, в котором они не могут использоваться растениями. Мала и относительная влажность воздуха — 50—60%, в оазисах

в отдельные дни она падает до 10%. В этом отношении исключение составляет лишь район Антарктического полуострова, Южных Шетландских и Южных Оркнейских островов, где выпадает до 500 мм осадков в год, относительная влажность воздуха доходит до 85% и характерны постоянные туманы. Третий неблагоприятный фактор — это постоянные сильные ветры, дующие в течение всего года и достигающие в среднем 6—11 м/сек. Из-за этих ветров скалы в Антарктиде, где обитают лишайники, обычно не покрыты снегом круглый год. Постоянного защитного снежного покрова, предохраняющего растения от промерзания, не образуется. Отсутствие его и превышение испарения над осадками приводят к крайней сухости местообитаний лишайников. Однако изучение микроклиматических условий отдельных районов Антарктиды, проведенное отечественными и зарубежными учеными, показало, что на участках антарктического материка, свободных от снега и льда, создаются более мягкие микроклиматические условия (Benes, 1959; Rudolph, 1965; Симонов, 1969). Оказалось, что каменистые поверхности оазисов в летнее время аккумулируют значительное количество солнечного тепла. Оазисы имеют положительный радиационный баланс порядка 20—40 ккал./см<sup>2</sup>, в то время как над ледником он всегда отрицательный, изредка 5—10 ккал./см<sup>2</sup>. Большая напряженность прямой солнечной радиации вызывает прогрев тонкого слоя горных пород и при отрицательных температурах воздуха, причем поглощенная радиация достигает 65—70 ккал./см<sup>2</sup>. Поглощая большое количество тепла, поверхность грунта в оазисах нагревается до 41°, нагревая в свою очередь приземный слой воздуха. Следовательно, температурные условия, в которых произрастают лишайники в Антарктиде, не столь суровы, и хотя бы 2 месяца в году они имеют положительные температуры для нормальной вегетации. Благодаря сильному нагреву в летние дни скальных поверхностей разрешается другая проблема существования растений — снабжение водой. На сильно нагретых скалах всегда есть вода от таяния снега. Сильные ветры, характерные для Антарктиды, с одной стороны, уменьшают влажность воздуха и увеличивают дефицит влаги, иссушают и повреждают растения, но, с другой стороны, зимние ветры сносят снег в понижения, образуя сугробы, которые летом снабжают растения водой. Они же увеличивают влажность почвы, снося летом снег с ледников на непокрытые льдом участки (Короткевич, 1972).

Влияние эдафических факторов, физических и химических свойств субстрата на развитие лишайников в Антарктиде практически совершенно не изучено. Большинство их произрастает на скалах, и только сравнительно небольшое количество видов обитает на мелкоземке и дерновинках мхов.

Из биотических факторов на развитие лишайников оказывает влияние лишь азотистый фактор, что связано с развитием

особых жизненных форм лишайников вблизи птичьих базаров. Конкуренция между растениями в Антарктике практически отсутствует. Это объясняется как вообще слабым развитием растительного покрова в этом районе, так и небольшим покрытием растений в сообществах. Оно может быть всего 5—30%, только иногда достигая 50—100%. Нередко встречаются разбросанные отдельные растения или группы растений. Грин (Greene, 1967) отмечал, что на материке Антарктиды сформированные растительные сообщества распространены гораздо реже, чем разьединенные популяции одного единственного вида. Благодаря разобщенности особей внутри популяций конкуренция между ними ослаблена или полностью отсутствует. Как отмечал Грин, вследствие этого взаимодействие видов с окружающей средой составляет тот единственный фактор, который и определяет их становление и выживание.

Под воздействием факторов окружающей среды в процессе длительной эволюции у антарктических лишайников выработались приспособления к перенесению неблагоприятных условий их местообитаний. Они выражаются как в физиологической адаптации этих растений, так и в морфологическом и анатомическом строении их слоевищ. Уже первые исследования физиологической адаптации лишайников к перенесению низких температур дали интересные результаты (Lange, 1969; Gannutz, 1969; Ahmadjian, 1970). Оказалось, что лишайники Антарктиды способны переносить охлаждение до очень низких температур и быстро восстанавливать фотосинтез после периода замерзания. Они могут поддерживать метаболический баланс при низких температурах и даже под покровом снега, так как выработали способность усваивать  $\text{CO}_2$  при очень небольшом освещении, всего 500 лк. Снежный покров, как показали экологические наблюдения Ганнютца, обеспечивает оптимальные условия для роста лишайников. Температуры слоевищ лишайников, покрытых слоем снега в 36 см, были выше  $0^\circ$  в течение ряда солнечных дней антарктического лета.

Положительные температуры слоевищ лишайников в этих условиях обеспечиваются их морфологическими особенностями, прежде всего темной окраской. На эту характерную особенность антарктических растений указывали многие авторы (Siple, 1938; Голлербах и Сыроечковский, 1958; Dodge, 1965; Filson, 1966; Голубкова, 1969; Ahmadjian, 1970). Как отмечал М. М. Голлербах, благодаря темной окраске слоевищ за счет солнечной радиации происходит быстрый нагрев растений, а также таяние покрывающего их снега даже при отрицательной температуре воздуха. Эта приспособительная темная окраска, как считает В. Ахмаджан (Ahmadjian, 1970), является в большей степени отражением природной селекции окрашенных лишайников, чем отражением реакции на интенсивность освещения. В. Ахмаджан пред-

полагает, что в условиях антарктического света могли выжить только те лишайники, которые имеют большую концентрацию пигментов или лишайниковых кислот в наружных слоях слоевища. Кроме того, для довольно многих антарктических лишайников характерны так называемые диморфные формы слоевища, когда ассимилирующее слоевище развито в виде маленьких, обычно светлоокрашенных бугорков или зернышек, разбросанных на хорошо развитом аморфном или древовидно разветвленном черном прототаллусе, или подслоевище. Эти диморфные слоевища антарктических лишайников также можно рассматривать как приспособление к притягиванию тепловых лучей.

Как уже указывалось выше, благодаря большой напряженности прямой солнечной радиации, существующей в Антарктиде, поверхности скал, на которых произрастают лишайники, нагреваются до довольно высоких температур даже при отрицательных температурах воздуха. Другая характерная особенность строения слоевищ антарктических лишайников — их небольшая высота. Большинство лишайников Антарктиды имеет слоевище в форме плотно прижатых к субстрату корочек или распростертых листовидных пластинок. Высота этих слоевищ обычно равна нескольким миллиметрам, лишь иногда достигает 0.5—1 см. Из 350 видов антарктических лишайников около 250 имеют форму слоевища в виде тонкой корки, плотно сросшейся с субстратом. Жизненные формы корковых лишайников чрезвычайно жизнеспособны. Плотно прижатые к скалам слоевища этих лишайников прекрасно противостоят иссушающему и эродирующему действию ветра, легко используют для своей жизнедеятельности положительные температуры нагретых солнцем скал и требуют небольшого количества влаги. Широко распространенные по всему континенту, они были встречены в крайних пределах существования растительности, всего в 300 км от южного полюса, в районе Антарктического горста ( $86^{\circ}58'$  ю. ш.), а также в горах, на высоте 2400 м над ур. м. Из кустистых лишайников значительное распространение в Антарктиде получают лишайники со стелющейся формой слоевища, образующие плотно прижатые к субстрату корочки, состоящие из сильно деформированных, перепутанных цилиндрических лопастей. Немногочисленные прямо стоячие кустистые лишайники Антарктиды, возвышающиеся над поверхностью скал, вегетируют обычно в толще пригрунтового слоя воздуха, их высота, как правило, не превышает 40 см.

Воздействие постоянных сильных ветров привело к тому, что в антарктических условиях смогли выжить лишь лишайники с таким типом прикрепления к субстрату и формой слоевища, которые способны выдержать силу этих ветров. Большинство лишайников Антарктиды плотно прикреплены к субстрату, на котором они растут. Корковые лишайники срастаются с субстратом всей нижней поверхностью или при помощи прототаллуса.

Из листоватых и кустистых лишайников приспособились главным образом лишайники, плотно прикрепленные к субстрату при помощи гомфа и псевдогомфа. Лишь немногие из них прикрепляются с помощью ризоидов, ризин и прототаллуса. У стелющихся форм кустистых лишайников каждая ветвь слоевища прикреплена в нескольких местах маленькими подошвочками. Прямо стоячие кустистые лишайники наиболее сильно подвержены действию ветра. В Антарктиде наибольшее распространение получают кустистые формы, прикрепляющиеся к субстрату с помощью псевдогомфа, а также те кустистые лишайники, которые в центральной части слоевища имеют плотный механический тяж, состоящий из удлиненных, склеенных между собой гиф с сильно утолщенными стенками. На материке Антарктиды, районе более суровом по своим природным условиям, встречаются кустистые формы лишайников лишь с таким анатомическим строением. Форма слоевища в виде плотных, прижатых к субстрату корочек или в виде толстых кожистых листовидных пластинок, рост прямо стоячих кустистых лишайников густыми дернинами, развитие среди кустистых лишайников форм со стелющимся слоевищем — все это можно рассматривать также как приспособление против сильных антарктических ветров.

Фактор влажности определяет географическое распространение жизненных форм лишайников на территории Антарктиды и их распределение по различным местообитаниям. Рудольф (Rudolph, 1963) отмечал, что после нанесения на карту распространения растительности получалось, что ее характер в первую очередь определяется доступностью воды. При общей средней сумме осадков, выпадающих в Антарктиде, равной 175 мм в год, их распределение крайне неравномерно. Наиболее богат осадками район Антарктического полуострова, Южных Шетландских и Южных Оркнейских островов, где их количество достигает 500 мм в год, при относительной влажности воздуха до 85% и постоянных туманах. Этот район характеризуется пышной лишайниковой растительностью с обильным развитием листоватых и кустистых форм. На материке Антарктиды, где годовое количество осадков достигает всего 200—300 мм и относительная влажность воздуха лишь 50%, резко сокращается как общее покрытие лишайниковой растительности, так и роль в растительном покрове кустистых и листоватых жизненных форм. Причем, эти жизненные формы встречаются лишь в прибрежных районах, совершенно отсутствуя в глубине материка и в горах.

При общей крайней сухости местообитаний лишайников в Антарктиде можно выделить несколько экологических ниш, которые характеризуются специфическими условиями среды и прежде всего разной степенью увлажненности.

1. Местообитания, характеризующиеся крайне ксеротическими условиями для произрастания растений. Это вершины и

склоны скал, круглый год лишённые снежного покрова, не защищенные от действия ветра. Единственным источником влаги в этих местообитаниях являются атмосферные осадки, выпадающие в виде снега, тающего днем на поверхности лишайников и сильно нагретых солнцем скал.

II. Более благоприятные местообитания с умеренным увлажнением. Это поверхности скал, расположенные вблизи тающих летом снежников и ледников, или участки, на которые летом непрерывно наносится ветром снег с расположенного вблизи ледника или снежника. В этих местообитаниях постоянно имеется талая вода.

III. Наиболее благоприятные местообитания — дерновинки мхов и влажный мелкозем в расщелинах скал или в понижениях между валунами и скалами, где скапливается влага от тающего ледника. Это обычно хорошо защищенные от ветра местообитания.

IV. Питрогенные местообитания вблизи птичьих базаров. Приспособление к питрогенным местообитаниям связано как с физиологической адаптацией лишайников, их способностью, например, ассимилировать азот в виде аммония (Ahmadjian, 1970), так и с морфологическим строением этих растений. Как заметил Шрерд (Shreard, 1964), виды лишайников, характеризующиеся строго питрогенным обитанием, имеют тенденцию образовывать преувеличенно бородавчатые талломы. Ламб (Lamb, Henssen, 1968) также отмечал, что у этих лишайников наряду с их физиологической адаптацией к крайне орнитокопрофильным условиям местообитания появляется тенденция образовывать кустистые талломы. Эти орнитокопрофильные жизненные формы лишайников мы называем кустистоподобными.

В каждой из этих экологических ниш произрастают лишайники определенных жизненных форм, приспособленные к специфическим условиям этих местообитаний. Как и следовало ожидать, наиболее экологически пластичными являются жизненные формы корковых лишайников, которые широко представлены в первых трех типах местообитаний. Однако их роль особенно велика в растительном покрове I экологической ниши, где они нередко являются единственными представителями. Во II типе местообитания к жизненным формам корковых лишайников обычно присоединяются некоторые жизненные формы листоватых и кустистых лишайников. И, наконец, III экологическая ниша, которая объединяет наиболее увлажненные и защищенные от ветра местообитания, характеризуется наибольшим богатством жизненных форм кустистых и листоватых лишайников, играющих основную роль в растительном покрове этих местообитаний.

Ниже описываются важнейшие жизненные формы антарктических лишайников. При их выделении мы основывались на морфологических признаках растений: форме роста, способе прикреп-

ления к субстрату, анатомическом строении слоевищ. Для каждой жизненной формы указывается характерное местообитание, роль в растительном покрове, распространение на континенте.

## А. КОРКОВЫЕ ЛИШАЙНИКИ

1. **Однообразно-корковая.** Слоевище в виде тонких или толстых однообразно-накипных корочек, без ясно очерченного края, прикрепляется к субстрату гифами сердцевины или незаметного при внешнем осмотре прототаллуса.

1. **Лепрозная.** Слоевище в виде однообразно-накипной, соредиозной, гомемерной корочки, состоящей из клубочков

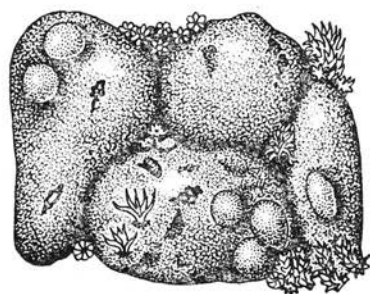


Рис. 1. *Protoblastenia citrina* Dodge, произрастающая на дерновинках мхов (по: Filson, 1966).

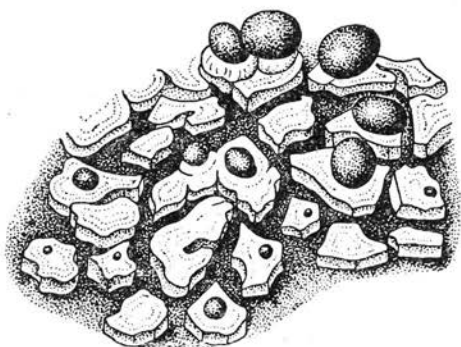


Рис. 2. *Rinodina sordida* Dodge et Baker (по: Dodge a. Baker, 1938).

водорослей, окруженных сильно септированными гифами и не покрытых коровым слоем. Представлена в Антарктиде видами родов *Lepraria*, *Protoblastenia*, некоторыми видами родов *Crocynia*, *Pyrenodesmia* (рис. 1).

Наиболее характерно для этой жизненной формы обитание на дерновинках мхов, реже мелкоземле и поверхностях скал, в умеренно увлажненных, защищенных от ветра местообитаниях (III экологическая ниша). Распространение лишайников этой жизненной формы чаще всего связано с прибрежными районами Антарктиды, однако они заходят и в горные районы. В растительном покрове не играют большой роли.

2. **Плотнокорковая.** Слоевище в виде однообразно-накипных, цельных или потрескавшихся корочек, иногда в виде разбросанных зернышек или бугорков, обычно гетеромерного строения, с хорошо развитым коровым слоем. Представлена некоторыми видами родов *Lecidea*, *Catillaria*, *Lecanora*, *Acarospora*, *Rinodina*, *Buellia* и др. (рис. 2). Лишайники этой жизненной формы

широко распространены по всей территории Антарктиды и встречаются в различных местообитаниях (I—IV экологические ниши). Однако они не играют большой роли в растительных сообществах Антарктиды, встречаясь как примесь к доминирующим видам.

II. Диморфная. Слоевище розетковое, с ясно очерченным краем, образованным либо выступающим по краю прототаллусом, либо листовидными лопастями самого таллома.

1. Фигурно-прототаллусовая. Слоевище с хорошо развитым подслоевищем, или прототаллусом, обычно черного цвета, образующим по краям слоевищных розеток черную кайму или край, состоящий из дендройдно разветвленных нитей.

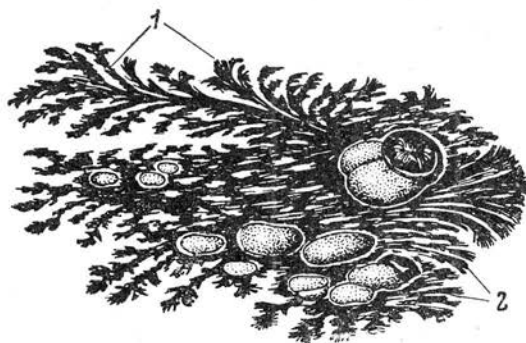


Рис. 3. *Buellia dendritica* Dodge et Baker: 1 — прототаллус, 2 — ассимилирующее слоевище (по: Dodge a. Baker, 1938).

Нередко весь таллом лишайника состоит из дендройдного подслоевища, на котором разбросаны бугорки ассимилирующего слоевища. Эта жизненная форма представлена многими видами рода *Buellia* [например, *B. nelsonii* Darb., *B. latermarginata* Darb., *B. perlata* (Hue) Darb., *B. russa* (Hue) Darb. и др.] (рис. 3) и некоторыми видами родов *Lecidea* и *Rhizocarpon*. Широко распространена по всей Антарктиде, встречается в прибрежных районах, но заходит и в глубину материка. Так, например, один из представителей этой жизненной формы — *Lecidea blackburnii* Dodge et Baker — был найден в крайних пределах существования растительности, в районе Антарктического горста, на горе Дурам, 86°03' ю. ш. (Dodge and Baker, 1938). В то же время другой представитель этой жизненной формы — *Buellia coniopsis* Th. Fr. — считается морским нитрофильным видом (Lamb, Heussen, 1968). Обитание этой жизненной формы обычно связано с гладкими поверхностями скал. Несмотря на широкое распространение, лишайники этой жизненной формы в растительном покрове не принимают большого участия, хотя в некоторых сообществах

встречаются как довольно значительная примесь к доминирующим жизненным формам.

2. **Фигурно-слоевищная.** Слоевище розетковое, в центре в виде накипной корочки, по краям с радиально расположенными листовидными лопастями. Представлена в Антарктиде видами родов *Rinodina* [например, *R. petermannii* (Hue) Darb.] и *Buellia* (*B. frigida* Darb.) (рис. 4). Эта жизненная форма чрезвычайно широко распространена по всей Антарктиде как в ее прибрежных районах, так и высоко в горах. Характерно обитание ее в крайне экстремальных условиях — на вершинах и склонах скал, круглый год лишенных снега, нередко вблизи птичьих

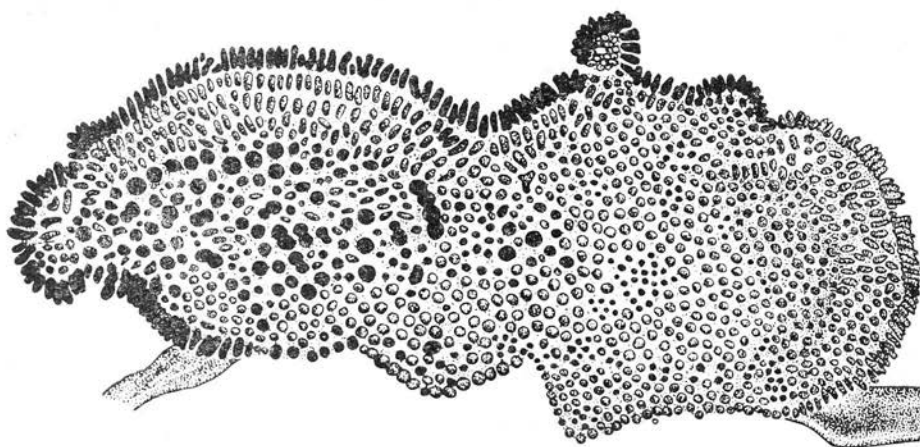


Рис. 4. *Buellia frigida* Darb. (по: Filson, 1966).

базаров, а также в более или менее благоприятных для произрастания растений местообитаниях, иногда даже на дерновинках мхов (I—III экологические ниши). Принимает большое участие в растительном покрове, особенно на материке. Наиболее широко распространенной формацией Антарктиды является буэллиевая формация (*Buella*), в которой *B. frigida* развивается в виде черно-серых пятен, иногда занимая большие пространства, часто без примеси других растений, особенно в горах, где других лишайников мало. Встречается обычно на скалах, в течение всего года лишенных снежного покрова, на наиболее обдуваемых ветром местах. Чистая буэллиевая формация ниже по склонам гор, в наиболее защищенных и благоприятных для произрастания растений местообитаниях, переходит в лишайниково-водорослевые и мохово-лишайниково-водорослевые формации. На Земле Виктории на мысе Халлетт Рудольф (Rudolph, 1965) описал ассоциацию *Prasiola crispa* — *Buellia frigida* — *Bryum argenteum*. Вдоль всего побережья Антарктиды распространены мохово-буэллиево-носто-

ковые ассоциации, которые, однако, заходят и в горы до пределов распространения мхов, например ассоциация *Nostoc commune* — *Buellia frigida* — *Sarcoleurum glaciale*, описанная на Земле Королевы Мод. В наиболее увлажненных местообитаниях, вблизи снежников и ледников, развиваются довольно редкие в Антарктиде мохово-лишайниковые ассоциации. Из них самой распространенной является ассоциация *Buellia frigida* — *Bryum algens* (Короткевич, 1972).

**III. Кустистоподобная.** Слоевище в виде маленьких, до 2—30 мм высотой, различной формы кустовидных выростов. Представлена в Антарктиде видами рода *Polyscauliona*, видами секции *Thamnolecania* (Vain.) A. Z. рода *Lecania*, секции *Hypocaulon* Lamb рода *Catillaria*, секции *Thannopsis* Lamb рода *Bacidia*. Эта жизненная форма лишайников является орнитокопрофильной. Ее распространение связано в основном с птичьими базарами в прибрежных районах Антарктиды (IV экологическая ниша). В растительном покрове, по-видимому, не играет существенной роли.

## Б. ЛИСТОВАТЫЕ ЛИШАЙНИКИ

**I. Пластинчатая гомфовая.** Слоевище в виде плотных кожистых пластинок, плотно прикрепляемых к субстрату при помощи гомфа. Представлена в Антарктиде главным образом видами рода *Omphalodiscus* (сем. *Umbilicariaceae*) (рис. 5). Наиболее широко распространенная жизненная форма листоватых лишайников. Встречается и в островной, и в материковой Антарктиде, но ее распространение ограничено главным образом прибрежными районами. Играет значительную роль в растительном покрове. В наиболее благоприятных для произрастания растений местообитаниях с достаточным увлажнением (II и III экологические ниши) образует как самостоятельные формации, так и сообщества с другими лишайниками, водорослями и мхами. Например, эта жизненная форма входит в состав одной из наиболее богатых лишайниковых формаций — неуропогон-омфалодискус-алекториевой, встречающейся в благоприятных местах в прибрежных районах материковой Антарктиды. Другая смешанная лишайниковая формация Антарктиды — алекториево-омфалодискус — встречается как на Антарктическом полуострове, так и на материке Антарктиды. На Антарктическом полуострове получила большое развитие мохово-лишайниковая формация (андреа-омфалодискус-овая). Обычной ассоциацией здесь является *Andreaea regularis* — *Omphalodiscus antarcticus*. В районах птичьих колоний на участках с умеренным увлажнением встречается ассоциация водорослево-лишайниковая (*Prasiola crispa* — *Omphalodiscus decussatus*) (Короткевич, 1972).

II. Лопастная ризоидальная. Слоевище в виде листовидных розеток, рассеченных на многочисленные тонкие лопасти, более или менее рыхло прикрепленные к субстрату ризоидами или ризинами. Представлена в Антарктиде немногочисленными видами

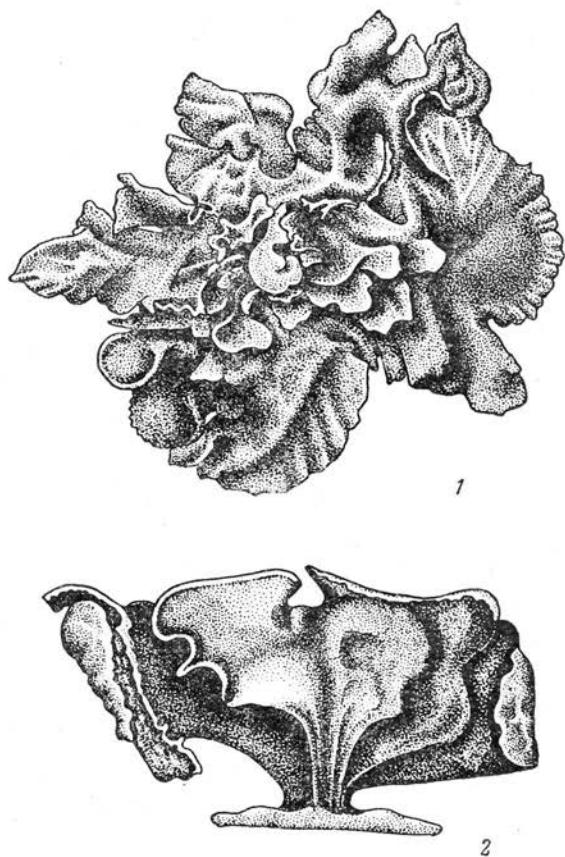


Рис. 5. *Omphalodiscus decussatus* (Vill.) Schol.:  
1 — вид слоевища сверху; 2 — вид слоевища  
снизу (по: Filson, 1966).

родов *Xanthoria*, *Physcia*, *Parmelia*, *Anzia*, *Candelaria*, *Mastodia*, *Leptogium*, *Collema* (рис. 6). Распространение ограничивается прибрежными районами Антарктиды. Обитает в наиболее благоприятных для произрастания растений местообитаниях, обычно хорошо увлажненных (III и IV экологические ниши) и чаще всего встречается на поверхности дерновинок мхов, в расщелинах скал и других защищенных от ветра местах. Многие из видов этой

жизненной формы являются явными нитрофилами и встречаются вблизи птичьих колоний, например виды родов *Mastodia*, *Xanthoria*, *Physcia* и др. В растительном покрове Антарктиды большой роли не играет. Встречается как примесь, иногда довольно значительная, особенно в районах птичьих базаров, во многих лишайниковых, мохово- и водорослево-лишайниковых формациях.

## В. КУСТИСТЫЕ ЛИШАЙНИКИ

1. **Прямостоячая.** Прикрепляются к субстрату в базальной части ветвей, высота слоевища 2—10 см.

1. **Дернино-кустистая.** Слоевище в виде плотных кустистых дернин.

а. **Псевдогомфозная.** Слоевище с округлыми лопастями, с центральным тяжем в сердцевине, плотно прикреплено к субстрату при помощи псевдогомфа. Ветроустойчивая форма. Представлена

в Антарктиде видами рода *Neuropogon* (рис. 7). Широко распространена лишь в прибрежных районах островной и материковой Антарктиды. Встречается на скалах в наиболее благоприятных и хорошо увлажненных местообитаниях, как правило, защищенных от действия ветра. В районе Антарктического полуострова в местах, наиболее благоприятных для произрастания растений, распространены чистые неуропогоновые формации, с покрытием до 100%. На материке Антарктиды в прибрежных районах образует сообщества с другими видами лишайников, например неуропогон-омфалодискус-алекторовая ассоциация, и сообщества с некоторыми видами мхов, например неуропогоново-шистидиумовая ассоциация. Вблизи птичьих базаров встречается прازیолево-неуропогоновая ассоциация (Короткевич, 1972).

б. **Прототаллусовая.** Слоевище плотно прикреплено к субстрату при помощи темного прототаллуса и имеет центральный тяж в сердцевине лентовидных лопастей. Ветроустойчивая, эндемичная для Антарктиды жизненная форма. Представлена единственным родом *Himantormia* (рис. 8), встречающимся лишь в районе Антарктического полуострова, Южных Шетландских и Южных Оркнейских островов, где обитает обычно на скалах, выступающих над поверхностью снега и льда (I и II экологические ниши). Ассоциирует с видами рода *Neuropogon* и с накипными лишайни-

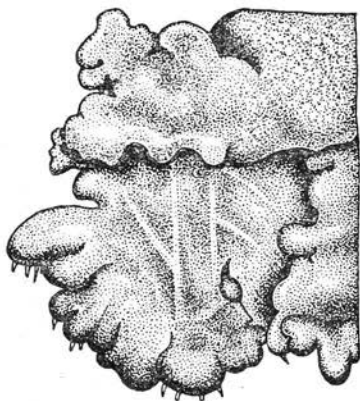


Рис. 6. *Parmelia coreyi* Dodge et Baker: часть слоевища с отходящими снизу ризоидами (по: Filson, 1966).

ками, особенно желтоокрашенными видами рода *Rhizocarpon*.

в. *Ризоидальная*. К этой жизненной форме относятся дернинокустистые лишайники, с более или менее рыхлым прикреплением к субстрату при помощи ризоидов. Представлена в Антарктиде видами родов *Ramalina*, *Stereocaulon*, *Sphaerophorus*, *Cornicularia*, *Letharia*, *Alectoria* [*A. nigricans* (Ach.) Nyl.], представителями секции *Cladina* из рода *Cladonia*. Эта жизненная форма встречается лишь в районе Антарктического полуострова, Южных Шетландских и Южных Оркнейских островов, на материке Антарктиды отсутствует. Произрастает в увлажненных, благоприятных для произрастания растений местообитаниях, чаще всего среди дерновинок мхов (III экологическая ниша). Почти все представители этой жизненной формы, кроме рода *Ramalina*, не играют большой роли в растительном покрове. Один из видов рода *Ramalina* — *R. terebrata* Hooker et Tayl. — широко встречается на крупных скалистых обрывах, на берегу моря, вблизи птичьих базаров. На Южных Шетландских островах была описана многовидовая нитрофильная лишайниковая ассоциация *Ramalinetum terebratae* с покрытием 100—150% (Follmann, 1965).

2. *Выростовидная*. Слоевище в виде отдельных, различной формы неразветвленных выростов. Представлена видами родов *Cladonia*, *Siphula*.



Рис. 7. *Neurospogon antarcticus* (DR.) Lamb: 1 — общий вид слоевища; 2 — отдельная веточка слоевища (по: Filson, 1966).

Встречается в Антарктиде лишь в ее островной части, на материке отсутствует. Произрастает в наиболее благоприятных, хорошо увлажненных местообитаниях, обычно среди дерновинок мхов (III экологическая ниша). В растительном покрове не играет существенной роли.

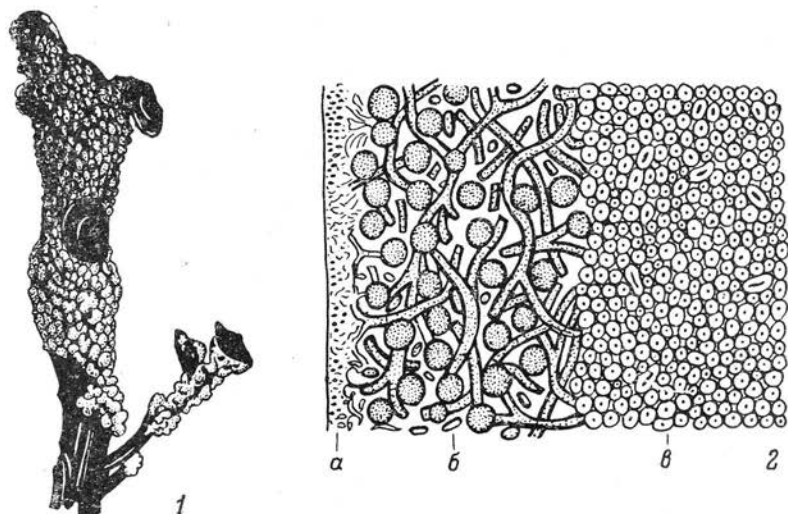


Рис. 8. *Himantormia lugubris* (Hue) Lamb: 1 — верхняя часть слоевищной веточки; 2 — поперечный разрез наружной части слоевищной веточки (а — коровой слой, б — водорослевый слой, з — центральный тяж) (по: Lamb, 1964).

II. Стелющаяся. Слоевище распростертое, прикрепляется к субстрату маленькими подошвочками в нескольких местах на протяжении каждой ветви.

1. Н и т е в и д н а я. Распростертое на субстрате слоевище состоит из отдельных веточек, между которыми всегда просматривается субстрат. Представлена видами *Alectoria pubescens* (L.) Howe, *A. minuscula* (Nyl. ex Arn.) Degel. f. *minuscula* и видами рода *Mawsonia*, эндемичного для материковой Антарктиды. Встречается в ксеротических и умеренно увлажненных (I, II экологические ниши) местообитаниях. Распространение этой формы связано в основном с прибрежными районами. В растительном покрове обычно не принимает большого участия.

2. К о р к о в и д н а я. Слоевище образует плотные корковидные розетки, состоящие из перепутанных, сильно деформированных, со множеством вторичных веточек лопастей. Представлена формами *Alectoria minuscula* (Nyl. ex Arn.) Degel.: f. *congesta* (A. Z.) Lamb, f. *biformis* (Vain.) Lamb, f. *applanata* (Lynge) Lamb.

Основное распространение этой жизненной формы связано с материком Антарктиды, в районе Антарктического полуострова и прилегающих к нему островов встречается очень редко. Широко распространена как в прибрежных районах материковой Антарктиды, так и в глубине материка, в горах и на отдельных нунатаках. Была найдена в крайних пределах существования растительности. Широко распространена в экстремальных условиях местообитания, но произрастает и в местах с умеренным увлажнением (I и II экологические ниши). Принимает большое участие в растительном покрове Антарктиды. Небольшими участками образует чистые алекторовые формации, но чаще всего ассоциирует с листоватыми лишайниками рода *Omphalodiscus* и кустистыми рода *Neurospora*, образуя алекториево-омфалодискусовые и неуропогон-омфалодискусовые ассоциации. Более редко встречается эта жизненная форма в сообществе с различными видами мхов (цератодон-алекториевые и шистидиум-алекториевые ассоциации). Эти ассоциации встречаются в наиболее благоприятных для произрастания растений местообитаниях, например на небольших скалах, куда в течение всего лета наносится с ледника снег и постоянно есть на поверхности талая вода. Эта жизненная форма образует ассоциации с водорослью *Nostoc commune*. Ассоциация *Nostoc commune* — *Alectoria minuscula* распространена в местах с хорошим увлажнением и малым количеством животных остатков (Короткевич, 1972).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как видно из вышеизложенного, у антарктических лишайников наблюдается довольно большое разнообразие жизненных форм, каждая из которых приспособлена к специфическим условиям местообитания, имеет определенное географическое распространение и играет ту или иную роль в растительном покрове (см. таблицу).

Прежде всего можно проследить связь между жизненными формами лишайников и выделенными нами экологическими нишами.

В I экологической нише, характеризующейся крайне ксеротическими условиями местообитания, широко распространены представители диморфной и плотнокорковой жизненных форм корковых лишайников. Из других жизненных форм в этих условиях встречается лишь стелющаяся корковидная форма кустистых лишайников.

Для II экологической ниши с умеренно увлажненными местообитаниями характерны представители пластинчатой гомфовой жизненной формы листоватых лишайников, стелющиеся жизненные формы кустистых лишайников, а также лепрозная, плотнокорковая и диморфная формы корковых лишайников.

Жизненные формы антарктических лишайников

	Жизненная форма	Субстрат	Местообитания	Географическое распространение	Участие в растительном покрове
А. Корковые	I. Однообразно-корковая				
	1. Лепрозная	Мхи, реже скалы	Хорошо увлажненные (III)	Прибрежные районы, реже горы	Небольшое
	2. Плотнокорковая	Различный	Различные (I—IV)	Весь континент	»
	II. Диморфная				
	1. Фигурно-прототаллусовая	Скалы	Крайне ксеротические и азотистые (I, IV)	То же	»
	2. Фигурно-слоевидная	Скалы, реже мхи	Различные (I—IV)	» »	Большое
	III. Кустистоподобная	Скалы	Азотистые (IV)	Прибрежные районы	Небольшое
Б. Листоватые	I. Пластинчатая гомфозная	»	Умеренно и хорошо увлажненные (II, IV)	То же	Большое
	II. Лопастная ризоидальная	Мхи	Хорошо увлажненные и азотистые (III, IV)	» »	Небольшое
В. Кустистые	I. Прямоостоячая				
	1. Дернинно-кустистая	Различный	Хорошо увлажненные, реже ксеротические (III, I)	» »	Большое
	а. Псевдогомфозная	Скалы	Хорошо увлажненные (III)	» »	»
	б. Прототаллусовая	»	Ксеротические и умеренно увлажненные (I, II)	Островная Антарктида	Небольшое
	в. Ризоидальная	Мхи, скалы	Хорошо увлажненные (III)	То же	»
	2. Выростовидная	Мхи	То же	» »	»
	II. Стелющаяся				
	1. Нитевидная	Скалы	Ксеротические, умеренно увлажненные (I, II)	Прибрежные районы	»
2. Корковидная	»	То же	Материковая часть	Большое	

В III экологической нише, характеризующейся наиболее благоприятными для произрастания растений местообитаниями, встречаются все формы прямостоячих дернино-кустистых лишайников, лопастная жизненная форма листоватых лишайников и лепрозная и плотнокорковая формы корковых лишайников.

С азотистыми местообитаниями (IV экологическая ниша) связаны прежде всего орнитокопрофильные кустистоподобные жизненные формы лишайников, многие представители лопастной ризоидальной жизненной формы листоватых лишайников и диморфной формы корковых лишайников.

В зависимости от географического распространения жизненных форм лишайников можно выделить 3 группы.

1-я группа включает жизненные формы лишайников, широко распространенные по всей территории Антарктиды. Они встречаются как в прибрежных районах, так и в горах и южных нунатаках в глубине материка. Такое широкое распространение имеют все жизненные формы корковых лишайников, кроме кустистоподобной, и стелющаяся корковидная форма кустистых лишайников.

2-я группа включает жизненные формы, распространенные в прибрежных районах Антарктиды. Из корковых лишайников лишь на побережье встречается кустистоподобная форма, обитающая вблизи птичьих базаров, и лепрозная, поднимающаяся в горы, до границы распространения мхов. В основном в прибрежных районах Антарктиды распространены все жизненные формы листоватых лишайников и большинство жизненных форм кустистых лишайников: дернино-кустистая (псевдогомфовая) и стелющаяся.

3-я группа — это жизненные формы, распространение которых ограничено районом Антарктического полуострова, Южных Шетландских и Южных Оркнейских островов. Только в этом районе встречаются многие жизненные формы кустистых лишайников: выростовидная и дернино-кустистая (прототаллусовая и ризоидальная).

В растительном покрове Антарктиды лишь 4 жизненные формы играют значительную роль: 1) диморфная (фигурно-слоевищная) корковых лишайников; 2) пластинчатая гомфовая листоватых лишайников; 3) дернино-кустистая (псевдогомфовая) кустистых лишайников; 4) стелющаяся (корковидная) кустистых лишайников.

Эти жизненные формы лишайников образуют как чистые лишайниковые формации, так и сообщества с мхами и водорослями. Ввиду их широкого распространения на территории Антарктиды и большой роли в ее растительном покрове, можно предположить, что эти жизненные формы являются и наиболее приспособленными к местным условиям.

## Л и т е р а т у р а

- Голлербах М. М., Е. Е. Сыроечковский. Биогеографические исследования в Антарктиде в 1957 г. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 6, 1958. — Голубкова Н. С. Лишайники. В кн.: Атлас Антарктики. II. Л., 1969. — Короткевич Е. С. Полярные пустыни. Л., 1972. — Окснер А. Н. Жизненные формы лишайников. Матер. I конф. по спорным раст. Украины, Киев, 1971. — Симонов И. М. Оазисы Восточной Антарктиды (физико-географическая характеристика). Автореф. канд. дисс. Л., 1969. — Ahmadjian V. Adaptations of antarctic terrestrial plants. *Antarctic Ecology*, 2, 1970. — Barkman I. I. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen, 1958. — Venes N. S. Inside Antarctica. The Hallet story. *Weatherwise*, 12, 1959. — Dodge C. W. Lichens. In: *Biogeography and ecology in Antarctica*. The Hague, 1965. — Dodge C. W. and G. E. Baker. II. Lichens and lichen parasites. *Botany of second Byrd Antarctic Expedition*. Ann. Missouri Bot. Gard., 25, 1938. — Filson R. B. The lichens and mosses of Robertson Land. *Antarct. Divis. Depart. Extern. Affairs Australia*, 1966. — Follmann G. Una asociación nitrófila de líquenes epitéricos de la Antártica Occidental con *Ramalina terebrata* Tayl. et Hook. como especie caracterizante. *Inst. Antart. Chileno*, Publ. 4, 1965. — Frey E. Die Berücksichtigung der Lichenen in der soziologischen Pflanzengeographie, speziell in den Alpen. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel*, 1924. — Gantuz T. P. Effects of environmental extremes on lichens. *Bull. Soc. Bot. France*, 1968 (1969). — Greene S. W. The changing pattern of antarctic botanical studies. *Proceed. Symp. Pacific-Antarct. Sci., JARE Sci. Rep., Special issue*, 1, 1967. — Hilitzer A. Etude sur la vegetation epiphyte de la Boheme. *Publ. de la facult. des sciences de Univ. Charles*, Prag., 41, 1925. — Klement O. Prodomus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. *Fed. Repert.*, 1, 135, 1955. — Lamb I. M. Antarctic lichens. I. The Genera *Usnea*, *Ramalina*, *Himantormia*, *Alectoria*, *Cornicularia*. *Brit. Antarct. Survey, Sci. Rep.*, 38, 1964. — Lamb I. M., A. Hensen. Antarctic lichens. II. The Genera *Buellia* and *Rinodina*. *Brit. Antarct. Survey, Sci. Rep.*, 61, 1968. — Lange O. L. Die funktionellen Anpassungen der Flechten an die ökologischen Bedingungen arider Gebiete. *Ber. Dtsch. bot. Ges.*, 82, 1—2, 1969. — Mattick Fr. Wuchs- und Lebensformen, Bestand und Gesellschaftsbildung der Flechten. *Bot. Jahrb.*, 75, 3, 1951. — Ochsner F. Studien über Epiphytenvegetation der Schweiz. *Jahrb. der St. Gall. Naturwiss. Ges.*, 63, 1928. — Omura M. Life-forms of epiphytic lichens. *Bot. Mag. Tokyo*, 63, 1950. — Rudolph E. D. Vegetation of Hallet station area, Victoria Land, Antarctica. *Ecology*, 44, 3, 1963. — Rudolph E. D. Lichen ecology and microclimate studies at Cape Hallett, Antarctica. *Proceed. Third Intern. Biometeorol. Congress*, France, 1963. Oxford, 1965. — Schulz K. Die Flechtenvegetation der Mark Brandenburg. Berlin, 1931. — Shreard I. W. The genus *Buellia* de Notaris in the British Isles. *Lichenologist*, 2, 1964. — Siple P. A. I. Ecology and geographical distribution. *Botany of second byrd Antarctic Expedition*. Ann. Missouri Bot. Gard., 25, 1938. — Tomaselli R. Licheni epifiti degli Olivi della zona di Montpellier. *Atti Inst. Bot. della Univ. Pavia*, 6, 1949.