

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

ACADEMIA SCIENTIARUM URSS
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ
НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

1975

Том 12

NOVITATES SYSTEMATICAE
PLANTARUM NON VASCULARIUM
MCMLXXV

Tomus XII



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД (LENINGRAD) · 1975

ЛИШАЙНИКИ ВОСТОЧНОГО ПАМИРА

LICHENES PAMIRI ORIENTALIS

Восточный Памир расположен между $39^{\circ}05'$ и $37^{\circ}20'$ с. ш. и $75^{\circ}10'$ и $72^{\circ}40'$ в. д., в восточной части Горно-Бадахшанской авт. обл. Таджикской ССР. Его северная граница идет по гребню Заалайского хребта к востоку от пика Ленина. Западная проходит с юга на север от верховьев р. Мац к перевалу Кой-Тезек, к западной оконечности оз. Яшил-Куль, по р. Мургаб к урочищу Мадьяны, по хр. Музкол, через урочище Кок-Джар, по хр. Биляндкиик до перевала Каинды, по хр. Зулум-Арт до пика Ленина. Восточная и южная границы совпадают с административной границей Советского Союза с Китайской Народной Республикой и Афганистаном.

Памирское нагорье самое высокое из горных поднятий Советского Союза. Восточный Памир в целом страна, поднятая в среднем на высоту 3500—4500 м над ур. м. Рельеф Памира напоминает среднегорную страну. Для него характерны широкие долины, расположенные на высоте 3600—4000 м над ур. м., и относительно невысокие хребты с абсолютными высотами 5000—6000 м над ур. м. Большие абсолютные высоты и особенности географического положения обуславливают континентальность и суровость климата Восточного Памира, что выражается в низких температурах воздуха, малом количестве осадков и сильных ветрах. Ряд авторов считает Восточный Памир холодной сухой высокогорной пустыней центральноазиатского типа (Баранов, 1936; Бородин, Райкова, 1963). Средняя годовая температура воздуха отрицательная. Зимой она падает до -46° , а в летние месяцы может подняться в воздухе до $25-30^{\circ}$, а на почве до $50-58^{\circ}$. Годовые амплитуды температур воздуха достигают 73° , а на поверхности почвы 102° . По количеству осадков Восточный Памир является одним из немногих мировых «минимумов» (Баранов, 1936). Осадков здесь выпадает в среднем 58—60 мм за весь год с максимумом, падающим на весенние и летние месяцы. Средняя годовая величина относительной влажности воздуха очень мала: 42—52% (Литвинова, 1969). Характерны иссушающие сильные ветры, достигающие 15 м/сек. В результате сильных ветров, малого количества осадков снежный покров, который мог бы защитить растения от холода, отсутствует. Сухость и холод, ветры и резкие колебания температуры вызывают очень сильную разреженность растительного покрова Восточного Памира (Станюкович, 1949). Для Восточного Памира характерно господство пустынь. Пустынная растительность занимает огромные площади по дну долин, озерных котловин и нижних частей склонов горных хребтов. Здесь преобладают терескеновые и полынные пустынные сообщества растений. Верх-

ние части склонов горных хребтов и днища ледниково-аккумулятивных долин также заняты пустынными формациями с доминированием растений-подушек. Лишь очень незначительные пространства на Восточном Памире заняты степями и лугами.

Лишайники в растительном покрове Восточного Памира играют значительную роль. Они в изобилии произрастают на поверхности почвы между разреженной цветковой растительностью, на щебне и гальке, покрывающих поверхность каменистых почв Восточного Памира, на многочисленных валунах на дне долин, каменистых осыпях и скалах. Они поселяются на веточках полукустарников и мхах.

Суровые природные условия Восточного Памира наложили отпечаток на флору лишайников этого района. Остановимся на некоторых ее особенностях.

Прежде всего следует указать на бедность видового состава флоры лишайников Восточного Памира. Несмотря на обилие лишайников на поверхности скал, валунов, почвы, флора бедна в видовом отношении. В результате обработки коллекций, содержащих свыше 3000 образцов лишайников, собранных автором в 1964—1966 гг. на Восточном Памире, был составлен систематический список лишь 115 видов лишайников (Голубкова, 1973а). Эти лишайники относятся к 15 семействам и 36 родам (табл. 1).

Далее нужно отметить, что во флоре лишайников Восточного Памира преобладают лишайники с корковой формой роста слоевища (107 видов). Листоватые лишайники насчитывают всего 7 видов. Из кустистых лишайников на Восточном Памире был встречен лишь один вид: *Teloschistes montanus*, причем высота его слоевища не превышала 1.5 см. Основные формы роста восточно-памирских лишайников представлены в табл. 2.

Как видно из табл. 2, наиболее богато представлены и играют заметную роль в растительном покрове Восточного Памира лишайники со следующими формами роста слоевища: ареольчато потрескавшейся (33 вида), диморфной (22 вида), чешуйчатой (13 видов). Каждая группа этих лишайников более или менее приспособлена к определенному местообитанию. Так, лишайники с аре-

Т а б л и ц а 1

Распределение родов и видов лишайников по семействам

№ п/п	Семейство	Количество родов	Количество видов
1	<i>Verrucariaceae</i> . . .	2	3
2	<i>Dermatocarpaceae</i> . . .	1	8
3	<i>Pyrenulaceae</i>	4	8
4	<i>Endocarpaceae</i>	1	1
5	<i>Pyrenopsidaceae</i> . . .	3	6
6	<i>Collemataceae</i>	1	2
7	<i>Pannariaceae</i>	1	1
8	<i>Peltigeraceae</i>	1	1
9	<i>Lecideaceae</i>	4	14
10	<i>Acarosporaceae</i>	4	23
11	<i>Lecanoraceae</i>	5	32
12	<i>Caloplacaceae</i>	3	7
13	<i>Teloschistaceae</i>	2	2
14	<i>Buelliaceae</i>	2	5
15	<i>Physciaceae</i>	2	2
	Итого	36	115

Основные формы роста слоевища лишайников Восточного Памира

Форма роста слоевища	Местообитание	Растительный пояс	Участие в растительном покрове	Количество видов
I. Кorkовая				
А. Эндосубстратная	Известковые породы.	Пояс подушечников (4400—4500 м).	Слабое.	2 (<i>Microthelia cartilaginosa</i> , <i>Sarcogyne regularis</i>).
Б. Эписубстратная:				
1) однообразно-кorkовая:	Каменные породы, почва, веточки полкустарников.	Пояс терескеновых пустынь и пояс подушечников (3500—4700 м).	Значительное.	64 (родов <i>Lecidea</i> , <i>Aspicilia</i> , <i>Lecanora</i> , <i>Candelariella</i> , <i>Acarospora</i>).
а) мелкозернистая	Каменные породы.	То же.	Слабое.	10 (<i>Lecanora crenulata</i> , <i>L. dispersa</i> , <i>L. elenkinii</i> , <i>Sarcogyne simplex</i> , <i>Lecidea austromongolica</i> и др.).
б) гладкокorkовая	Каменные породы, часто в горных речках.	» »	»	6 (<i>Verrucaria applanata</i> , <i>Amphoroblastia quinque-septata</i> , <i>Lecidea alaiensis</i> , <i>Acarospora tuberculifera</i> и др.).
в) бородавчато-кorkовая	Каменные породы, почва.	» »	Значительное.	11 (виды рода <i>Staurothele</i> , <i>Acarospora frigidodeserticola</i> , <i>Placolecanora verruculifera</i>).
г) ареольчато-потрескавшаяся	Каменные породы.	» »	»	33 (родов <i>Aspicilia</i> , <i>Acarospora</i> , <i>Lecidea</i>).
д) пузырчатоскладчатая	Почва, реже каменные породы.	» »	Слабое.	4 (рода <i>Toninia</i>).
е) щетинистая	Каменные породы.	» »	»	3 (<i>Aspicilia aspera</i> , <i>A. sphaerospora</i> , <i>A. scabridula</i>).

Таблица 2 (продолжение)

Форма роста слоевища	Местообитание	Растительный пояс	Участие в растительном покрове	Количество видов
2) диморфная	» »	» »	Значительное.	22 (родов <i>Acarospora</i> , <i>Aspicilia</i> , <i>Placolecanora</i> , <i>Gasparrinia</i>).
3) щитообразная	» »	» »	Слабое.	3 (<i>Glypholecia scabra</i> , <i>Placolecanora peltata</i> , <i>P. melanophthalma</i>).
4) карликовокустистая	Почва у основания валунов и скал.	Пояс терескеновых и полынных пустынь (3500—4100 м).	»	3 (<i>Peccania terricola</i> , <i>Gonohymenia algerica</i> , <i>Aspicilia transbaicalica</i>).
5) чешуйчатая	Почва, реже каменные породы.	Пояс терескеновых и полынных пустынь и пояс подушечников (3500—4700 м).	Значительное.	13 (виды рода <i>Dermatocarpon</i> , <i>Endocarpon subfoliaceum</i> , <i>Acarospora reagens</i> , <i>Squamarina pami-rica</i>).
II. Листоватая				
1) широколопастная	Почва.	Пояс подушечников (4200—4700 м).	Очень слабое.	1 (<i>Peltigera rufescens</i> f. <i>incusa</i>).
2) рассеченно-узколопастная	Почва, дерновинки мхов, реже каменные породы.	Пояс терескеновых и полынных пустынь и пояс подушечников (3500—4700 м).	Значительное.	5 (<i>Xanthoria elegans</i> , <i>Anaptychia ulothricoides</i> , <i>Physcia stellaris</i> , <i>Collema minor</i> , <i>C. cristatum</i>).
3) пластинчатая, гомфоя	Каменные породы.	Пояс подушечников (4200—4700 м).	Слабое.	1 (<i>Dermatocarpon miniatum</i>).
III. Кустистая				
	Вертикальные поверхности валунов и скал, их основания.	Пояс терескеновых и полынных пустынь и пояс подушечников (3500—4700 м).	»	1 (<i>Teloschistes montanus</i>).

Всего:

корковых	107
листоватых	7
кустистых	1

ольчато потрескавшейся и диморфной формами роста (тоже в центральной части слоевища ареольчато потрескавшиеся) исключительно эпилитные виды, произрастающие на поверхности валунов, скал и припочвенных камней. Такими формами роста обладает почти половина восточнопамирских лишайников. Широкое распространение на Восточном Памире лишайников с формой слоевища в виде потрескавшейся корочки обусловлено суровыми природными условиями этого района. Еще Малиновский (Malinowski, 1911) показал, что развитие ареол на слоевище лишайников тесно связано с особенностями роста лишайников, с неравномерным ростом лопастей в толщину, а также с различной реакцией каменистой поверхности, на которой лишайник произрастает, и самого лишайника на действие факторов окружающей среды — температуры и влажности. Как уже указывалось, для Восточного Памира характерны резкие перепады температуры в течение суток и крайняя сухость. Днем благодаря солнечному нагреву температура на поверхности скал достигает 60° , при этом их поверхность сильно расширяется. Ночью же температура падает до 0° и ниже, вызывая сильное сжатие каменистых поверхностей. Утром с первыми лучами солнца и с выпадением росы на поверхности камней слоевище лишайников быстро впитывает влагу, набухает и нагревается. Такое нагретое увлажненное слоевище резко увеличивается в размере, в то время как сами камни во время холодной ночи остаются холодными и сильно сжатыми. С поднятием солнца и повышением температуры лишайники быстро высыхают, сжимаются. В результате всех этих противоположных изменений на поверхности субстрата и в слоевище лишайника в самом слоевище возникают очень сильные напряжения, что приводит к появлению на поверхности лишайника многочисленных трещинок. Если бы этого не происходило, то резкие изменения в лишайниковых слоевищах, возникшие в результате резкой смены температуры и противоположные сжатиям и расширениям каменистой поверхности, могли бы привести к отрыву слоевища от субстрата. Эти же напряжения ослабляются благодаря наличию ареольной структуры. Таким образом, форма роста слоевища в виде ареольчато потрескавшейся корочки является приспособлением к резким перепадам температуры на поверхности скал.

Чешуйчатая форма роста слоевища характерна для лишайников, произрастающих на поверхности почв. Местом произрастания этих лишайников является плотная хрупкая корка, образующаяся на поверхности почв в терескеново-полянных пустынях. Для чешуйчатой формы восточнопамирских лишайников характерно образование на нижней стороне ризоидальных тяжей, достигающих в длину 1 см.

Рассеченно-лопастная форма роста листоватых лишайников характерна для несколько более благоприятных местообитаний. Лишайники с такой формой роста слоевища обычно произрастают на почве у основания валунов и скал.

Следует указать на некоторые особенности размножения лишайников Восточного Памира. Большинство их размножается спорами. Это безусловно объясняется тем, что лишайники здесь в основном представлены накипными видами, которые, как правило, размножаются таким образом.

В условиях Восточного Памира очень немногие лишайники размножаются посредством образования соредий и изидий. Лишь 4 вида: *Gasparrinia decipiens*, *G. tominii*, *Teloschistes montanus* и *Anaptychia ulothricoides* — образуют соредии и только один вид: *Collema minor* — изидии.

Характерно, что более половины восточнопамирских лишайников (60 видов) имеют плодовые тела погруженные в слоевище. Так, у представителей родов *Dermatocarpon*, *Endocarpon*, *Staurothele*, *Verrucaria* и др. плодовыми телами являются целиком погруженные в слоевище перитеции. У многих восточнопамирских лишайников апотеции также целиком погружены в слоевище, причем апотеции такого вида в начале своего развития имеют диск обычно очень узкий, точковидный, и тогда такие молодые апотеции напоминают по внешнему облику перитеции. По мере созревания диск расширяется, но и созревшие апотеции остаются погруженными в слоевище. Такого типа апотеции имеют на Восточном Памире представители родов *Aspicilia* и *Acarospora* — лишайники, наиболее широко распространенные и богато представленные в этом районе, а также *Glypholecia scabra*, *Lecidea pavimentans*, *Rhizocarpon viridiatrum*, *Placynthium tantaleum* и многие другие. Эту особенность восточнопамирских лишайников следует рассматривать как одно из приспособлений к перенесению неблагоприятных условий окружающей среды. Споры, находящиеся внутри такого погруженного в слоевище плодового тела, надежно защищены от влияния неблагоприятных внешних условий. Кроме того, как отмечал Дюги (Dughi, 1952), у погруженных в слоевище апотециев есть преимущество перед апотециями, сидящими на слоевище: эти апотеции находятся в постоянном контакте со слоевищем, что имеет значение для их питания.

С другой стороны, многие лишайники на Восточном Памире встречаются в стерильном состоянии. Особенно часто плодовые тела отсутствуют у напочвенных лишайников субальпийских пустынь, например у *Acarospora reagens*, *A. frigidodeserticola*, *Placolecanora verruculifera*, *Dermatocarpon desertorum*, *Endocarpon subfoliaceum*, *Physcia stellaris* и некоторых других. Местом обитания большинства этих лишайников являются почвы открытых пространств терескеновых и полынных пустынь, где условия для произрастания лишайников крайне неблагоприятны. Для этих местообитаний характерны резкие колебания температуры (на поверхности почвы за сутки до 50—60°), крайняя сухость (содержание воды в поверхностном слое колеблется от 0.5 до 0%), постоянное иссушающее действие ветра. Отсутствие плодовых тел у этих лишайников говорит об угнетенности их развития.

Очень многие слоевища восточнопамирских лишайников поражены грибными паразитами. Сильное поражение лишайников грибными болезнями также говорит об их угнетенном состоянии.

Попробуем проследить закономерности высотного распределения лишайников на Восточном Памире и кратко остановимся на характеристике флоры лишайников основных местообитаний. К. В. Станюкович (1973) различает на Памире два растительных пояса: 1) высокогорных терескеновых и полынных пустынь, местами остепненный (гемикриофитный); 2) подушечников, эукриофитных пустынь и пятен разнотравных лугов (эукриофитный). Основные климатические показатели этих поясов представлены в табл. 3.

Таблица 3

Основные климатические показатели растительных поясов Восточного Памира

Растительный пояс	Среднемесячная температура вегетационного периода (°C)	Безморозный период	Годовое количество осадков (мм)	Относительная влажность воздуха (%)	Устойчивый снежный покров зимой
Пояс терескеновых и полынных пустынь (3500—4100 м)	5.7—10.5	26—70 дней.	60—125	30—40	Отсутствует.
Пояс подушечников (4200—4700 м)	3—5	Нет.	350—500 в виде снега.	40—50	Имеется.

Как видно из табл. 3, с повышением высотного уровня климатические условия на Восточном Памире становятся более суровыми, что выражается в понижении среднемесячных температур вегетационного периода и уменьшении количества безморозных дней. В поясе подушечников наблюдаются более высокая относительная влажность воздуха и значительно более высокое годовое количество осадков. Осадки выпадают здесь в основном в виде снега, создается устойчивый снежный покров, защищающий растения во время суровых памирских зим. Весеннее таяние снега обеспечивает растения в поясе подушечников достаточным количеством влаги. Содержание влаги в почвах альпийского пояса довольно высокое: в горизонтах 20—100 см до 4—6%, а после весеннего таяния снега до 10%.

Охарактеризуем лишенофлору этих поясов. Основными местообитаниями лишайников на Восточном Памире являются:

1. Почва: а) открытых пространств; б) у основания валунов и скал; в) на поверхности валунов и скал.

II. Каменистые поверхности: а) щебнисто-галечниковый панцирь на поверхности почв; б) силикатные валуны и скалы; в) известковые валуны и скалы; г) подводные валуны и мелкие камни.

III. Сухие веточки и стволы полкустарников.

IV. Дерновники мхов.

Каждое из этих местообитаний характеризуется специфическим видовым составом и характерными формами роста лишайников.

I. Почва. а) Напочвенные лишайники в терескеново-полюнных пустынях на поверхности почвы развиты в изобилии, образуя крупные серовато-беловатые, серовато-голубоватые и коричневые пятна. Под полынно-терескеновыми формациями, занимающими дно долин и нижние части склонов, располагаются щебнисто-мелкоземистые разновидности серо-бурого типа почв. Как отмечал К. В. Станюкович (1949), характерными морфологическими признаками этих почв являются полигональная трещиноватость поверхности и наличие хрупкой поверхностной корки. Разреженный растительный покров и плотная корка на поверхности почвы благоприятствуют произрастанию лишайников. В этих сообществах характерно преобладание лишайников с чешуйчатым слоевищем, обычно прикрепленным к почве длинными, до 1 см, ризоидальными тяжами. Такую форму роста слоевища имеют чрезвычайно широко распространенная здесь *Acarospora reagens* — пустынный голарктический лишайник, *Squamarina pamirica* — памирский эндемичный вид, *Endocarpon subfoliaceum* — евразийский пустынно-степной лишайник. Вместе с ними в изобилии развиваются *Acarospora frigidodeserticola* — памирский эндем, *Placolecanora verruculifera* — памиро-тянь-шаньский вид, а также *Collema minor* и *Dermatocarpon desertorum* — пустынно-степные евразийские лишайники.

Под формациями растений-подушек располагаются почвы глубокие мелкоземистые с достаточно высоким содержанием влаги. Характерными лишайниками на этих почвах являются *Dermatocarpon desertorum*, *Endocarpon subfoliaceum*, *Collema minor*. У основания растений-подушек нередко произрастают *Candelariella kansuensis* и *Fulgensia bracteata*. Напочвенные лишайники *Acarospora reagens*, *A. frigidodeserticola*, *Squamarina pamirica*, *Placolecanora verruculifera*, характерные для почв полынно-терескеновых сообществ, в этом поясе встречены не были.

На высоте 4700—4800 м были найдены крайне редкие на Восточном Памире лишайники *Thrombium epigaeum* — напочвенный широко голарктический вид, *Peltigera rufescens* f. *incusa*, *Toninia coeruleonigricans* — широко распространенные на земном шаре.

б) Почва у основания валунов и скал характеризуется более благоприятными условиями для произрастания лишайников. Здесь лишайники несколько защищены от иссушающего влияния ветра и имеют лучшие условия увлажнения. В этих местообитаниях преимущественно встречаются листоватые лишайники с рас-

сеченно-узколопастной формой роста: *Xanthoria elegans*, *Anaptychia ulothricoides*, *Physcia stellaris*. В терескеново-полюнных пустынях вместе с ними нередко обильно развиваются чешуйчатые *Squamarina pamirica* и *Acarospora reagens*. В поясе растений-подушек у основания валунов и скал в основном преобладают *Xanthoria elegans* и *Anaptychia ulothricoides*.

в) На тонких почвенных наносах на поверхности валунов и скал характерно развитие лишайников с чешуйчато-корковой формой роста. Это прежде всего наскальные виды рода *Dermatocarpon*. Наиболее часто встречаются *D. altimontanum* — памирский эндемичный вид, а также нередки *D. bohlinii*, *D. inaequale* — центральноазиатские лишайники. Вместе с ними довольно часто развивается также *Toninia kelleri* — пустынно-степной евразийский вид. В поясе подушечников на тонких почвенных наносах скал и валунов наиболее характерно развитие видов рода *Dermatocarpon*, особенно *D. bohlinii* и *D. inaequale*.

II. Каменистые поверхности. а) Как уже отмечалось, почвы полюнно-терескеновых формаций сильно щебнистые; мелкий и более крупный щебень покрывает сплошным панцирем почву этих пустынь. Мелкие камни на поверхности почвы сплошь покрыты лишайниками. Доминирующим видом таких местообитаний является пустынный вид *Acarospora strigata*. Голубовато-сероватое слоевище этого лишайника в изобилии растет на щебнисто-галечниковом панцире на поверхности почвы. Вместе с *A. strigata* на мелких припочвенных камнях субальпийского пояса нередко развиваются другие типичные пустынные лишайники, например *Caloplaca paulsenii*, *Aspicilia desertorum* — представители флоры лишайников пустынь юго-восточной Европы и Азии. Вместе с ними обычны центральноазиатские виды рода *Aspicilia*: *A. maculata*, *A. tortuosa*, а также памирский эндемичный вид *Acarospora rufa*.

Флора лишайников припочвенных камней альпийского пояса несколько отличается по составу. Нужно отметить исчезновение таких видов, как *A. strigata* и *A. rufa*, *Aspicilia maculata*, *A. tortuosa*. Наиболее характерными представителями альпийской флоры являются *A. desertorum*, *Caloplaca paulsenii*, *Gasparrinia hedinii*, *Candelariella aurella*.

б) На поверхности силикатных валунов, в изобилии разбросанных по дну долин и каменистым склонам, преобладают лишайники родов *Acarospora* и *Aspicilia*. Из видов рода *Acarospora* наиболее широко распространены *A. strigata* и *A. rufa*. Вместе с ними нередко также встречаются *A. stapfiana* — высокогорный ирано-памирский вид, *A. placenta* — пустынный палеарктический лишайник. Из видов рода *Aspicilia* доминируют вместе с широко распространенной *A. desertorum* центральноазиатские виды *A. ochraceoalba*, *A. maculata*, *A. determinata* и др. На поверхности валунов выделяются беловатые пятна, образуемые слоевищами центральноазиатских видов рода *Lecidea*: *L. pavimentans* и *L. sub-*

smaragdula. Очень обычна *Xanthoria elegans* — арктоальпийский широко распространенный на земном шаре лишайник. Повсеместно развита *Gasparrinia hedinii* — высокогорный центральноазиатский вид. Очень часто встречаются *Staurothele clopima* и виды рода *Dermatocarpon*: *D. altimontanum*, *D. bohlinii*, *D. inaequale*. На вертикальной поверхности скал и валунов, как правило, развивается маленький кустистый лишайник *Teloschistes montanus* — высокогорный азиатский вид. В поясе растений-подушек на силикатных валунах и скалах основная роль в лишенофлоре принадлежит видам родов *Aspicilia* и *Placolecanora*.

На высоте 4200 м над ур. м. на Восточном Памире впервые появляются такие арктоальпийские виды, как *Placolecanora pelata* и *P. melanophthalma* — характерные представители лишайников горных районов Азии и других областей земного шара. На высоте 4800 м эти виды становятся одними из доминантов лишайниковой наскальной растительности. Вместе с ними очень обычны и другие виды рода *Placolecanora*: *P. hieroglyphica*, *P. kukunorensis*, *P. pachyphylla* — центральноазиатские высокогорные лишайники, *P. baicalensis* — высокогорный вид, широко распространенный в горах Монголии и южной Сибири. Помимо видов рода *Placolecanora* преобладающими лишайниками на поверхности валунов и скал в поясе подушечников являются представители рода *Aspicilia*. Из аспидий наиболее широко распространены следующие высокогорные виды: *A. sphaerospora* — среднеазиатский лишайник, *A. asiatica* — центральноазиатский вид, *A. thjanschanica* — памиро-тянь-шаньский лишайник, *A. hartliana* — известная из высокогорий Малой Азии, Кавказа и Центральной Азии. Вместе со *Staurothele clopima*, лишайником, широко распространенным как в поясе терескеново-полынных пустынь, так и в поясе подушечников, на высоте 4200—4700 м над ур. м. широко встречается *S. levinae* — высокогорный памиро-тянь-шаньский лишайник. Особенно распространен этот вид в юго-восточном районе Восточного Памира, в бассейне р. Аксу. Роль видов рода *Acarospora* в поясе подушечников уменьшается по сравнению с поясом терескеново-полынных пустынь. Наиболее часто встречаются здесь *A. freyji* — арктоальпийский евразийский лишайник, *A. gyrosa* — памирский эндемичный вид и *A. stapfiana*.

На верхней поверхности скал и валунов очень обычны *Xanthoria elegans* и *Gasparrinia hedinii*, на вертикальных широко распространены *Teloschistes montanus*. Характерно, что в этом районе силикатные скалы и валуны при действии на них соляной кислотой обнаруживают вскипание в поверхностном слое. Но, как правило, эта реакция не обнаруживается на изломе пород, что, вероятно, объясняется наличием на поверхности камня тончайшего наносного почвенного слоя, обогащенного известью.

в) Известковые валуны и скалы в условиях Восточного Памира встречаются довольно редко. В юго-восточном районе Памира, в бассейне р. Аксу, на высоте 4500 м над ур. м. среди разно-

травных степей на поверхности этих скал были встречены очень редкие на Памире лишайники с эндолитной формой роста слоевища: *Microthelia cartilaginosa*, *Sarcogyne regularis*, развивались также *Verrucaria muralis*, *Staurothele levinae*.

г) На подводных валунах и камнях в горных речках Восточного Памира развивается особая флора лишайников, не встречающаяся в других местообитаниях (Голубкова, 1973б). Лишайники на подводных валунах и камнях развиваются в основном на высоте 4200—4700 м над ур. м., т. е. в поясе растений-подушек, там, где русла рек постоянны, узки и загромождены валунами. Наиболее характерными видами подводной флоры лишайников являются *Placynthium tantaleum* и *Verrucaria applanata* — высокогорные евразийские лишайники, широко распространенные в реках, по берегам озер Средней и Южной Европы. Вместе с ними часто встречаются *Staurothele aquatica* и *Gonohymenia reophila* — памирские эндемичные виды. Кроме того, на подводных валунах развивались *Amphoroblastia quinquesepata*, *Psorotichia pelodes*, *Staurothele rufa*, *Polyblastia intermedioides* и некоторые другие. Для большинства этих лишайников характерны корковая форма роста слоевища и примитивное анатомическое строение, без обособленных анатомических слоев.

III. Сухие веточки и стволы полукустарников. На засохших веточках и стволиках терескена и полыни развивается бедная флора, в основном из накипных лишайников. Из них наиболее часто встречаются *Lecanora hagenii* и *Caloplaca pyracea*.

IV. Дерновинки мхов. На дерновинках мхов, произрастающих обычно в щелях валунов и у их основания, развиваются листоватые лишайники с рассеченно-узколопастной формой роста. В поясе терескеново-полюнных пустынь на дерновинках мхов растут *Xanthoria elegans*, *Physcia stellaris*, *Anaptychia ulothricoides*. В поясе подушечников на мхах произрастают те же виды лишайников, однако *Physcia stellaris* не встречается.

Изучение закономерностей распределения лишайников на Восточном Памире по высотным ступеням показало, что около 30 лишайников встречается одинаково часто как в поясе терескеново-полюнных пустынь, так и в поясе подушечников, т. е. в пределах высот 3500—4700 м. Это прежде всего такие широко распространенные на Восточном Памире лишайники, развивающиеся на каменистых поверхностях, как *Xanthoria elegans*, *Caloplaca paulsenii*, *Candelariella aurella*, *Aspicilia desertorum*, *Sarcogyne simplex*, *Lecanora elenkinii*, *Placolecanora hieroglyphica*, *Acarospora stapfiana*, *Toninia candida*, *Teloschistes montanus*, *Gasparrinia hedinii*, *Dermatocarpon inaequale*, *D. bohlinii*, *Placolecanora radiosa*. На почве как в поясе терескеново-полюнных растительных формаций, так и в поясе формаций растений-подушек широко встречаются *Dermatocarpon desertorum*, *Endocarpon subfoliaceum*, *Collema minor*, а у основания валунов *Anaptychia ulothricoides*. Из более редких

лишайников в пределах высот 3600—4700 м были найдены также *Sturothele lazorenkoi*, *Peccania terricola*, *Collema cristatum*, *Lecidea alaiensis*, *L. bohlinii*, *Catillaria kansuensis*, *Acarospora gyrosa*, *A. tuberculifera*, *Placolecanora pachyphylla*, *Fulgensia bracteata*.

Большинство же лишайников Восточного Памира связаны в своем распространении с определенными растительно-климатическими поясами и являются характерными для тех или иных растительных сообществ.

В поясе терескеновых и полынных пустынь (3500—4100 м) было найдено 70 видов лишайников, из которых 41 являются специфичными только для этого пояса. Наиболее широко распространенными лишайниками являются виды родов *Acarospora* и *Aspicilia* — характерные представители флоры лишайников пустынных областей земного шара. Основу лишенофлоры этого пояса составляют высокогорные виды лишайников (50% от числа видов, найденных в этом поясе), большинство из которых являются центральноазиатскими лишайниками. Кроме того, большое участие в лишенофлоре этого пояса принимают пустынные виды лишайников (28%). Высокогорные центральноазиатские и пустынные лишайники играют заметную роль в растительном покрове этого пояса. Многие из них связаны в своем распространении только с терескеново-полынными растительными сообществами, нередко играя в них доминантную роль. К таким лишайникам относятся высокогорные центральноазиатские виды: *Lecidea pavimentans*, *L. subsmaragdula*, *Aspicilia maculata*, *A. ochraceoalba*, *A. determinata*, *Placolecanora verruculifera*.

С терескеново-полынными растительными группировками связано распространение и ряда эндемичных памирских видов: *Acarospora frigidodeserticola*, *A. rufa*, *Squamarina pamirica*. Целый ряд пустынных и пустынно-степных лишайников встречается только в терескеново-полынных сообществах Восточного Памира: *Acarospora strigata*, *A. reagens* (доминантные виды), *A. placenta*, *Toninia tabacina*, *T. kelleri*, *Aspicilia aspera*, *A. transbaicalica*, *Rinodina terrestris*, *Gonohymenia algerica*. Только в этом поясе были найдены также *Sarcogyne regularis*, *Acarospora nevadensis*, *A. picea*, *Placolecanora alphoplaca*, *P. reuteri*, *Physcia stellaris*.

10 видов лишайников вместе с терескеново-полынными сообществами поднимались до высоты 4300 м, где эти сообщества теряют свое поясное простираие и встречаются фрагментарно. К этим лишайникам относятся памирский эндемичный вид *Dermatocarpon altimontanum*, центральноазиатские лишайники *D. atrocinereum*, *Candelariella kansuensis*, *Acarospora brevilobata*, *Psorotichia kansuensis*, *Placolecanora kukunorensis*, *Rinodina kansuensis* и пустынный азиатско-североафриканский вид *Acarospora interrupta*. Распространение таких видов, как *Lecanora hagenii* и *Caloplaca pyracea*, тесно связано с распространением терескена, на веточках которого они развиваются.

Остальные 5 видов, найденные как в поясе терескеновых и полынных пустынь, так и на высотах 4200—4500 м, более тяготеют в своем распространении на Восточном Памире к поясу подушечников. Это такие высокогорные виды, как *Glypholecia scabra*, *Acarospora compacta*, *A. elbursensis*, *Rhizocarpon viridiatrum*, а также *Lecanora dispersa*.

В поясе подушечников (4200—4700 м) выявлено 83 вида лишайников. Из них 39 видов оказались специфичными для этого пояса, 29 — общими с поясом терескеновых и полынных пустынь и 15 — те виды лишайников, которые вместе с терескеново-полынными группировками поднимались до высоты 4300 м.

Для пояса подушечников характерно широкое распространение видов родов *Aspicilia* и *Placolecanora*. В противоположность поясу терескеново-полынных пустынных сообществ представители рода *Acarospora* не играют здесь ценообразующей роли.

Основу флоры лишайников пояса подушечников составляют высокогорные виды (50% от числа найденных в этом поясе лишайников). Эти же виды играют наибольшую роль в растительном покрове. Из высокогорных лишайников доминантными видами лишайниковой растительности этого пояса являются *Aspicilia sphaerospora*, *A. hartliana*, *A. asiatica* и памиро-тянь-шаньские *A. thjanschanica* и *Staurothele leviniae*. Вместе с ними встречаются также высокогорные лишайники *Acarospora freyii*, *Placolecanora kukunorensis*, *P. baicalensis*, *Lecidea austromongolica*, памирский эндемичный вид *Sporastatia subasiatica*. С подводным местообитанием в горных речках связано распространение в этом поясе целого ряда высокогорных евразийских подводных лишайников: *Verrucaria applanata*, *Placynthium tantaleum*, *Amphoroblastia quinqueseptata*, *Staurothele rufa*, *Psorotichia pelodes*. Здесь же встречаются некоторые памирские эндемы: *Staurothele aquatica*, *Gonohymenia reophila*, *Polyblastia intermedioides*.

Кроме того, для пояса подушечников характерны сокращение доли участия во флоре центральноазиатских и пустынных лишайников и увеличение роли голарктических и мультирегиональных лишайников, встречающихся во многих растительно-климатических зонах земного шара. Так, одними из доминантов эпилитных лишайниковых группировок в этом поясе являются мультирегиональные арктоальпийские лишайники *Placolecanora peltata*, *P. melanophthalma* и *Xanthoria elegans*.

Только с поясом растений-подушек связано произрастание таких широко распространенных на земном шаре лишайников, как *Dermatocarpon minutum*, *Lecidea fuscoatra*, *L. lapicida*, *L. goniophila*, *Lecanora crenulata*, *Sarcogyne privigna*. Лишь на высоте 4700—4750 м, в крайних условиях существования растений, на границе вечного снега были найдены такие широко распространенные на земном шаре лишайники, как *Peltigera rufescens*, *Toninia coeruleonigricans*, *Thrombium epigaeum*, *Lecanora frustulosa*. Это явление представляется нам интересным, поскольку произрастание ли-

шайника во многих растительно-климатических зонах и широкое распространение на земном шаре говорит о его достаточно высокой экологической пластичности. Ограниченное же распространение и редкая встречаемость этих видов лишайников на Восточном Памире дают основание предполагать, что условия существования здесь настолько неблагоприятны для растений, что даже такие экологически пластичные лишайники неспособны в них развиваться. Вероятно, одним из критических факторов в этом районе, препятствующим развитию этих растений, является недостаточная влажность. Для Восточного Памира характерна крайняя сухость местообитаний лишайников. Особенно это относится к поясу терескеновых и полынных пустынь, где при малом количестве осадков, низкой относительной влажности воздуха зимой отсутствует постоянный снежный покров, защищающий растение от низких температур и постоянных сильных ветров. В этом поясе развивается своеобразная флора лишайников, которую можно охарактеризовать как пустынно-высокогорную. Своеобразие этой флоры состоит в большом участии и ценозообразующей роли центральноазиатских видов лишайников, многие из которых в пределах Советского Союза известны только из Восточного Памира и в других районах нашей страны не встречаются. Флору лишайников пояса подушечников можно охарактеризовать как высокогорную, с большим участием широко гюларктических и мультирегиональных видов. Увеличение в этом поясе доли участия лишайников, для которых характерно широкое распространение на земном шаре, во многих природных зонах, вероятно, можно объяснить лучшими условиями увлажнения. В этом поясе более высокая относительная влажность воздуха и более высокое содержание влаги в почве, а также устойчивый снежный покров в течение зимы создают более благоприятные условия для произрастания лишайников по сравнению с крайне сухими условиями терескеново-полынных высокогорных пустынь.

Л и т е р а т у р а

- Баранов П. А. Условия для внедрения земледелия в высокогорные долины Памира. Тр. Среднеаз. гос. унив., сер. 8b, 30, 1936. — Бородин Е. С., Райкова И. А. Памирские растения в условиях Ташкента. Тр. Памир. биол. ст., 1, 1963. — Голубкова Н. С. Первый систематический список лишайников Восточного Памира. Новости сист. низш. раст., 10, 1973а. — Голубкова Н. С. О некоторых подводных лишайниках высокогорных рек Восточного Памира. Новости сист. низш. раст., 10, 1973б. — Литвинова Н. П. Биологическая продуктивность пустынных сообществ Восточного Памира. Автореф. канд. дисс. Л., 1969. — Окснер А. Н. Морфология, систематика и географическое распространение. В кн.: Определитель лишайников СССР. 2. Л., 1974. — Станюкович К. В. Растительный покров Восточного Памира. Зап. ВГО, нов. сер., 10, 1949. — Станюкович К. В. Растительность гор СССР. Душанбе, 1973. — D u g h i R. Un problème de lichénologie non résolu: l'origine et la signification de l'apothécie lécanorine. Ann. Fac. Sci. Marseille, 21, 1952. — M a l i n o w s k i E. Sur la biologie et l'écologie des lichens épilithiques. Bull. Acad. Sci. Cracovie, sér. B, Sci. Nat., 1911.