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

ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

Том 28

NOVITATES SYSTEMATICAE PLANTARUM NON VASCULARIUM

Tomus XXVIII

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ (PETROPOLIS)
„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

М. П. Журбенко M. P. Zhurbenko

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛИХЕНОФЛОРЫ ПЛАТО ПУТОРАНА (СРЕДНЕСИБИРСКОЕ ПЛОСКОГОРЬЕ)

ANALYSIS TAXONOMICA LICHENOFLORAE PLANITIEI ELATAE PUTORANA (PLANITIES ELEVATA SIBIRIAE MEDIAE)

Особенности таксономической структуры флоры лишайников плато Путорана (лишайниковые таксоны принимаются здесь в основном по системе Пельта (Poelt, 1973)) выявляются на фоне выборки из 16 лихенофлор, приводимых ниже, которые отражают ландшафтно-климатические условия Голарктики. В меридиональном направлении они образуют ряд от высокоарктической флоры Шпицбергена (Lynge, 1938) до пустынно-степной флоры Монголии (Голубкова, 1983). Конкретный выбор флор для такого сравнения во многом определялся ограниченностью лихенологической изученности как территории СССР в целом, так и его азиатской части в особенности. Использование в одном ряду региональных флор различной территориальной размерности, от флоры окрестностей географического пункта до флоры крупного региона, дает дополнительный материал для проверки известного положения об относительной независимости таксономической структуры флоры от размеров ее территории.

Анализируя таксономическую структуру какой-либо лихенофлоры, проводя ее сравнение с таковыми других флор, мы постоянно вводим поправку на неизбежную неполноту выявления видового состава тех или иных таксономических групп в различных флористических работах. Видимо, можно считать общепризнанным, что стопроцентное выявление состава флоры является скорее предметом теоретических построений, а не практических исследований, однако роль фактора неполноты выявления флоры в лихенологических работах, на наш взгляд, на порядок выше, чем в работах, имеющих дело с сосудистыми растениями. Если в последних пропуски видов могут исчисляться единицами, то в первых – десятками при одинаковых временных затратах, добросовестности и квалификации ботаников. В этой связи нам представляется важной авторская оценка степени изученности как лихенофлоры в целом, так и отдельных систематических групп в ее составе. Очевидно, что полнота выявления того или иного таксона лишайников в составе флоры тем выше, чем больше шансов у его представителей попасть в поле зрения коллектора (подчас не лихенолога, а, например, геоботаника) и чем выше общий уровень его изученности (чем удачнее составлены ключи для его определения и т. п.). В этом смысле наибольшее доверие вызывают те части флористических списков, которые относятся к хорошо заметным группам макролишайников, а также к группам,с которыми связаны более углубленные, например монографические, интересы данного исследователя. Эталонной по полноте инвентаризации в нашей выборке является флора Торнской Лапландии, служившая с прошлого века полигоном для лихенологических исследований целой плеяде ботанических знаменитостей (Vrang, Degelius, Th. Fries, Ahlner, Dahl, Lynge, Norrlin, Magnusson, Santesson и др.). Показательно, что даже в такой, очень давно и тщательно изучавшейся флоре происходит постоянное пополнение списка видов: так, в, казалось бы, исчерпывающей сводке Магнуссона (Magnusson, 1952) содержится около 790 видов лишайников, а в более поздней сводке Сантессона (Santesson, 1984) уже 871 вид. Лихенофлора северо-запада плато Путорана насчитывает 448 видов, относящихся к 125 родам и 39 семействам (Журбенко, 1989). Уровень выявления этой флоры оценивается нами примерно в 80 %. По уровню таксономического богатства лихенофлора плато близка к флорам таких территорий, как арктическое побережье Аляски (Thomson, 1979) и Байкальский хребет (Макрый, 1986), вместе с тем она существенно уступает по этому показателю близкой нам по широтному положению флоре Торнской Лапландии, что объясняется высокой степенью изученности, а также особыми литологическими и климатическими условиями последней.

Изменение ранга таксона в родово-видовых и семейственно-видовых спектрах различных флор обычно воспринимается глазомерно и формирует оценки типа „очевидно", „по-видимому" и т. п. (Шмидт, 1980). Описываемые при этом закономерности также устанавливаются глазомерно. Реализуя в полной мере такой „описательно-истолковательный", по выражению А. А. Григорьева (1970), подход, мы дополнили его привлечением для анализа указанного распределения рангов таксонов точного критерия независимости Фишера (Кендалл, Стьюарт, 1973). С этой целью 16 сопоставляемых флор были объединены в 4 сборные группы (названия групп условные), между которыми в дальнейшем и проводилось такое сравнение: 1) высокоарктические флоры – арктического побережья Аляски, Шпицбергена, Новой Земли (Lynge, 1928), Новосибирских островов (Макарова и др., 1988), о-ва Врангеля (Добрыш, 1988); 2) умеренно арктические флоры – Северо-Западных Территорий Канады (Олений заповедник; Ahti et al., 1973), Торнской Лапландии, плато Путорана, Анюйского нагорья (Андреев, 1984б), окрестностей бухты Пенкигней (Макарова, 1983); 3) лесные флоры – провинции Куусамо в Финляндии (Ulvinen et al., 1981), Эстонии (Трасс, 1970); 4) южные (в основном горные) флоры – Горной Шории (Седельникова, 1977), Байкальского хребта, нагорья Сангилен (Седельникова, 1985), Монголии. Результаты статистической обработки представлены в табл. 1 и 3. В эту обработку не вошли данные по сугубо тундровым флорам напочвенных лишайников Ямала и Таймыра (Пийн, Мартин, 1978; Пийн, 1979а, 1979б, 1984; Андреев, 1984а), таксономические спектры которых оценивались нами глазомерно и также используются в дальнейшем обсуждении.

Таблица 1

Ранговые различия родов лишайников в таксономической структуре ряда голарктических флор (по группам флор), определенные с помощью точного критерия независимости Фишера

Род	Группы флор	Ранги в таксономической структуре флор, к которым приурочен род (*n*)
Lecidea	I + II + III	1–2
	IV	3–
Parmelia	I + II + III	4–
	IV	–3
Rhizocarpon	I + II	–5
	III + IV	6–
Umbilicaria	I	–9
	II + III + IV	10–
Buellia	I + II	–9
	III + IV	10–
Collema	I	–9
	II + III + IV	10–
Bacidia	I + II + III	–12
	IV	13–
Acarospora	I	–13
	III	14–
Polyblastia	I + II	–14
	III + IV	15–

Примечание. Здесь и в табл. 3: I – высокоарктические флоры, II – умеренно арктические, III – лесные, IV – южные (пояснения в тексте). *n* означает, что в данной группе флор данный таксон статистически достоверно тяготеет к рангам таксономической структуры флоры не выше *n*-го; –*n* – не ниже *n*-го.

Род *Cladonia* монопольно занимает ранг 1 в родовой структуре исследуемой нами и большинства сравниваемых лихенофлор. Вместе с тем в структуре отдельных, эталонных по полноте выявления флор этот род, сохраняя высокий уровень видового богатства, находится существенно ниже рангом – после таких трудновыявляемых родов накипных лишайников, как *Lecidea, Lecanora, Aspicilia, Rhizocarpon.* Интересно, что в родовой структуре мировой лихенофлоры, ориентировочно построенной нами (на основе видового богатства таксонов) по оценкам Пельта (Poelt, 1973), род *Cladonia* занимает также ранг 5. Положение этого рода во флоре плато Путорана, вероятно, несколько завышено. Претендентом на ранг 1 в нашей флоре, при условии ее полного выявления, является род *Lecidea* – бесспорный лидер ряда наиболее полно изученных арктических и лесных флор, входящий также и в ранг 1 мировой флоры. Закономерное снижение места *Lecidea* наблюдается в группе южных флор. Ранговое положение рода *Lecanora* в сравнительно-флористическом ряду – одно из наиболее стабильных, он почти всегда расположен в интервале рангов 2–4 включительно. Место этого рода в структуре флоры плато вполне адекватно. Для ряда полночленных горных арктических флор характерно сочетание, „сцепленность" трех родов: *Lecanora, Aspicilia, Rhizocarpon*, занимающих в их структуре обычно высокое положение. В нашей флоре эта комбинация распадается по той причине, что род *Lecanora* определен здесь более полно, чем *Aspicilia* и *Rhizocarpon*. Отметим, что последний характеризуется существенно более высоким рангом (в первой пятерке) в арктических флорах по сравнению с лесными и южными. Позиции этих трех родов в мировой флоре отстоят друг от друга достаточно далеко, особенно невысок ранг *Aspicilia* – рода, очень полно реализующего свое общее видовое разнообразие в северных флорах. Положение рода *Parmelia*, входящего в ранг 1 мировой флоры, сильно варьирует в ряду арктических флор (во флоре плато Путорана его положение, вероятно, завышено). Отчетливо просматривается тенденция к повышению ранга *Parmelia* в южных флорах. Род *Caloplaca* отличается узкой ранговой приуроченностью в структуре различных флор. Этому способствует, вероятно, то, что наряду с массовыми, достаточно быстро выбираемыми видами он содержит ряд редких видов, повышающих уровень видового богатства рода во флоре пропорционально мере ее изучения. Роды *Cetraria* и *Peltigera* демонстрируют, напротив, большой размах ранговых колебаний при весьма близком уровне видового богатства в ряду подобных северных флор. Они относятся к числу наиболее легко и полно выбираемых таксонов, с которых обычно начинается составление флористического списка, при этом их ранг может служить показателем того, насколько такой список близок к завершению. Подлинными лидерами эти роды становятся в тундровых флорах, где они обычно входят, вместе с *Cladonia*, в тройку ведущих родов. При этом ранг *Cetraria* и *Peltigera* в мировой флоре весьма низок. Сближение родов *Pertusaria, Rinodina, Stereocaulon* во флоре плато Путорана является довольно обычным для арктических и лесных флор. Относительно высокое положение рода *Toninia* (возможно, слегка завышенное в связи с достаточной полнотой его инвентаризации – ревизией коллекции монографистом рода) является одной из особенностей таксономической структуры этой флоры. Ранг рода *Umbilicaria* закономерно понижается при переходе от высокоарктических к умеренно арктическим и другим, более южным флорам. Положение рода *Verrucaria* во флоре Путорана, вероятно, несколько недооценено, судя по его роли в других аналогичных арктических флорах.

Проведенный анализ положения ведущих родов лихенофлоры Путорана в таксономической структуре выбранных голарктических

Таблица 2

Ранжирование ведущих родов установленной (А) и гипотетической, полностью выявленной (В) лихенофлоры плато Путорана (в скобках число видов в роде)

Ранг видового богатства родов	А	В
1	*Cladonia* (37)	*Lecidea*
2	*Lecidea* (25), *Lecanora* (25)	*Cladonia*
3	*Parmelia* (20)	*Lecanora*
4	*Caloplaca* (17)	*Aspicilia*
5	*Cetraria* (16)	*Rhizocarpon*
6	*Stereocaulon* (14), *Pertusaria* (14)	*Parmelia*
7	*Rinodina* (13)	*Caloplaca*
8	*Peltigera* (11)	*Pertusaria, Rinodina, Stereocaulon*
9	*Toninia* (10)	*Cetraria*
10	*Aspicilia* (9)	*Verrucuria*
11	*Umbilicaria* (8)	*Peltigera*
12	*Bacidia* (7)	*Toninia, Bacidia, Umbilicaria*

флор позволяет предложить порядок их ранжирования, соответствующий гипотетической, исчерпывающе полно выявленной лихенофлоре плато Путорана, представленный в табл. 2.

Спектр 15 ведущих семейств установленной флоры Путорана, ранжированных по числу видов с учетом числа родов, представлен ниже в табл. 4. Статистические данные их анализа приведены в табл. 3.

Сем. *Lecideaceae* – лидер мировой флоры и подавляющего большинства сопоставляемых голарктических флор; его ранг закономерно понижается в тундровых флорах напочвенных лишайников. Тройка ведущих семейств в разных флорах (в пределах нашей выборки) часто реализуется в виде сочетания *Lecideaceae* с семействами *Cladoniaceae* и *Parmeliaceae*. В остальных случаях ранги 2–3 здесь могут занимать семейства *Lecanoraceae, Physciaceae* или *Verrucariaceae*. Наиболее высок статус *Cladoniaceae* в умеренно арктических и лесных флорах. Положение семейств *Lecanoraceae* и *Physciaceae* в ряду сравниваемых флор отличается стабильностью, обычно они группируются около рангов 4–5. Ранг *Physciaceae* значительно повышается в группе южных флор. Сем. *Teloschistaceae* играет в структуре голарктических флор роль устойчивого „содоминанта", не опускаясь ниже ранга 10 и не поднимаясь выше ранга 6. Высокий статус сем. *Pertusariaceae* (ранги 3–4) характеризует напочвенные тундровые флоры, его положение в других (полночленных) флорах существенно ниже (обычно ранги

Таблица 3

Ранговые различия семейств лишайников в таксономической структуре ряда голарктических флор (по группам флор), определенные с помощью точного критерия независимости Фишера

Семейство	Группы флор	Ранги в таксономической структуре флор, к которым приурочено семейство
Cladoniaceae	I + IV	3–
	II + III	1–2
Physciaceae	II + II	5–
	III + IV	–4
Aspiciliaceae	I + II	–5
	III + IV	6–
Verrucariaceae	I + II	–5
	III + IV	6–
Peltigeraceae	I + II	–8
	III + IV	9–
Usneaceae	I + II	10–
	III + IV	–9
Caliciaceae	I + II + IV	11–
	III	–10
Collemataceae	I + II	12–
	III	–11
Umbilicariaceae	I	–13
	II + III	14–
Stereocaulaceae	I + II	–13
	III + IV	14–

9–11). Ранг *Pertusariaceae* во флоре Путорана, вероятно, несколько завышен. Место сем. *Verrucariaceae* в структуре флор сильно варьирует, в ряде случаев такие отклонения можно предположительно связать с неполнотой выявления семейства во флоре, в том числе и путоранской. Закономерное снижение ранга *Verrucariaceae* наблюдается при переходе от арктических к лесным флорам. Относительно высокое положение сем. *Stereocaulaceae* (ранг 9), отличающее флору Путорана, отчасти объясняется высоким уровнем его инвентаризации, проведенной нами совместно с монографом этой группы (Домбровская, Журбенко, 1988). Обычно позиции *Stereocaulaceae* существенно ниже (ранги 12–15), в первую десятку семейств оно входит только в напочвенных тундровых флорах. *Peltigeraceae* примыкает к десятке ведущих семейств, в арктических флорах его ранг выше, чем в лесных и южных флорах. Это семейство является характерным доминантом

Таблица 4

Ранжирование ведущих семейств установленной (A) и гипотетической, полностью выявленной (B) лихенофлоры плато Путорана (в скобках число родов/видов в нем)

Ранг семейства по числу видов и учетом числа родов	A	B
1	*Lecideaceae* (24/84)	*Lecideaceae*
2	*Parmeliaceae* (10/42)	*Parmeliaceae*
3	*Cladoniaceae* (2/42)	*Cladoniaceae*
4	*Lecanoraceae* (6/33)	*Lecanoraceae*
5	*Physciaceae* (7/32)	*Physciaceae*
6	*Teloschistaceae* (3/22)	*Aspiciliaceae*
7	*Pertusariaceae* (2/20)	*Verrucariaceae*
8	*Verrucariaceae* (6/17)	*Teloschistaceae*
9	*Stereocaulaceae* (2/16)	*Pertusariaceae*
10	*Peltigeraceae* (2/15)	*Stereocaulaceae*
11	*Aspiciliaceae* (5/14)	*Peltigeraceae*
12	*Caliciaceae* (4/12)	*Usneaceae*
13	*Usneaceae* (6/11)	*Caliciaceae*
14	*Collemataceae* (3/11)	*Collemataceae*
15	*Umbilicariaceae* (2/10)	*Umbilicariaceae*

в структуре тундровых флор. Ранг одного из наиболее трудноидентифицируемых семейств – *Aspiciliaceae* очевидно занижен в путоранской и ряде других флор. Закономерным представляется снижение ранга *Aspiciliaceae* при переходе от арктических к лесным флорам. Сем. *Caliciaceae,* хорошо дифференцирующее своим присутствием лесные флоры в целом, способно занимать достаточно высокое положение в бореально-субарктических флорах (ранги 11–12) при условии полноты его инвентаризации (например, во флорах плато Путорана и Северо-Западных Территорий Канады). Ранг сем. *Usneaceae* достаточно стабилен в ряду арктических флор и повышается при переходе к лесным флорам. На фоне общей тенденции к повышению ранга сем. *Collemataceae* при переходе от арктических к лесным флорам отмечается повышение его роли в напочвенных тундровых флорах. Ранг сем. *Umbilicariaceae* качественно выше в высокоарктических флорах по сравнению со всеми остальными группами флор, где его положение примерно одинаково. Отметим также, что аномально высокое положение сем. *Baeomycetaceae,* попадающего в первую десятку семейств ряда тундровых флор, иллюстрирует их относительную бедность.

Большой разброс рангового положения другого трудноидентифицируемого семейства – *Acarosporaceae* в голарктических флорах повторяет ситуацию с сем. *Aspiciliaceae*. Его высокое положение, характеризующее в первую очередь флору Монголии (ранг 4), отмечается также во флорах Новой Земли (!) и Торнской Лапландии (эталонных по степени изученности), где оно занимает ранг 9. Положение этого семейства во флоре Путорана, вероятно, недооценено.

Сопоставляя набор семейств, входящих в первую десятку (по количеству видов) в структурах мировой флоры и выбранных голарктических флор, можно выделить из их числа ряд общих для них: *Lecideaceae, Physciaceae, Usneaceae, Parmeliaceae, Verrucariaceae, Lecanoraceae, Teloschistaceae.* Особенностями структуры отмеченных голарктических флор являются относительно гораздо более высокое положение семейств *Cladoniaceae* и *Aspiciliaceae* и отсутствие или очень низкое положение таких ведущих семейств мировой флоры, как *Graphidaceae, Arthoniaceae, Opegraphaceae.*

Проделанный сравнительно-флористический анализ семейственно-видовой структуры флоры Путорана позволяет внести в нее некоторые изменения, соответствующие теоретическому 100 %-ному выявлению флоры (табл. 4).

Отметим гораздо меньшую степень изменения семейственной структуры флоры по сравнению с родовой (после аналогичной процедуры), что согласуется с известным положением о существенно большей устойчивости, независимости от полноты инвентаризации первой.

Литература

А н д р е е в М. П. Лишайники полуострова Ямал // Новости систематики низших растений. Л., 1984а. Т. 21. – А н д р е е в М. П. Систематический состав лихенофлоры Анюйского нагорья // Новости систематики низших растений. Л., 1984б. Т. 21. – Г о л у б к о в а Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. – Г р и г о р ь е в А. А. Типы географической среды. М., 1970. – Д о б р ы ш А. А. Лишайники южного побережья острова Врангеля (бухта Сомнительная) // Новости систематики низших растений. Л., 1988. Т. 25. – Д о м б р о в с к а я А. В., Ж у р б е н к о М. П. Стереокаулоны плато Путорана // Стереокаулоны и их местообитания в высоких широтах. Апатиты, 1988. Ч. 2. – Ж у р б е н к о М. П. Материалы к лихенофлоре плато Путорана // Новости систематики низших растений. Л., 1989. Т. 26. – К е н д а л л М., С т ь ю а р т А. Статистические выводы и связи. М.: Наука, 1973. – М а к а р о в а И. И. Лишайники юго-востока Чукотского полуострова (бухта Пенкигней) // Новости систематики низших растений. Л., 1983. Т. 20. – М а к а р о в а И. И., П е р ф и л ь е в а В. И., Н и к о л и н Е. Г. К флоре лишайников Новосибирских островов // Новости систематики низших растений. Л., 1988. Т. 25. – М а к р ы й Т. В. Лишайники Байкальского хребта (Становое нагорье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1986. – П и й н Т. Х. Напочвенные лишайники мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979а. – П и й н Т. Х. Напочвенные лишайники окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни

Таймыра. Л.: Наука, 1979б. – Пийн Т. Х. Флора и распространение напочвенных лишайников южных тундр Таймыра // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984. – Пийн Т. Х., Мартин Ю. Л. Флора напочвенных лишайников // Ары-Мас. Л.: Наука, 1978. – Седельникова Н. В. Флора лишайников Горной Шории // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. – Седельникова Н. В. Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск: Наука, 1985. – Трасс Х. Х. Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии // Учен. зап. Тартуск. ун-та. 1970. Вып. 268. – Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. – Ahti T., Scotter G. W., Vänskä H. Lichens of the Reindeer Preserve, Northwest Territories, Canada // Bryologist. 1973. Vol. 76, N 1. – Lynge B. Lichens from Novaya Zemlya. Oslo, 1928. – Lynge B. Lichens from Spitsbergen and the North-East Land. Oslo, 1938. – Magnusson A. H. Lichens from Torne Lappmark // Ark. Bot. 1952. Bd 2, N 2. – Poelt J. Appendix A. Classification // Lichens/Ed. by V. Ahmadjian, M. E. Hale. New York; London, 1973. – Santesson R. The lichens of Sweden and Norway. Stockholm, 1984. – Thomson J. W. Lichens of the Alaskan Arctic Slope. Toronto, 1979. – Ulvinen T., Ohenoja E., Ahti T., Alanko P. A check-list of the Fungi (incl. Lichens) of Koillismaa (Kuusamo) biological province N. E. Finland. Oulu, 1981.

З. Г. Крусанова **Z. G. Krussanova**

ХЕМОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ РОДА ALECTORIA ACH. В СССР

EXAMINATIO CHEMOTAXONOMICA SPECIERUM ALECTORIAE ACH. IN URSS

Род *Alectoria* Ach. впервые был описан Ахариусом (Acharius, 1810), который включил в его состав 7 видов: *A. jubata* (с 8 формами), *A. crinalis, A. usneoides, A. sarmentosa, A. thrausta, A. arabum, A. canariensis* (Acharius, 1810, 1814). В дальнейшем систематика рода претерпевала изменения. Так, Фриз (Fries, 1871) подразделил род *Alectoria* на 3 группы: *Eualectoria* Th. Fr. (2 вида), *Bryopogon* (Link) Mass. (4 вида) и *Cornicularia* (Schreb.) Link (1 вид). Цальбрукнер (Zahlbruckner, 1930) и Мотыка (Motyka, 1962) объем рода понимали иначе, но придерживались точки зрения Фриза относительно разделения рода на группы *Eualectoria* и *Bryopogon*, рассматривая их в ранге секций или подродов. Цальбрукнер включал в секцию *Bryopogon* Th. Fr. 24 вида и в секцию *Eualectoria* – 38 видов, Мотыка в подрод *Bryopogon* Th. Fr. – 33 вида и в подрод *Eualectoria* Th. Fr. – 3 вида. В 1906 г. А. А. Еленкин (1906) посчитал необходимым придать группам *Eualectoria* и *Bryopogon* самостоятельное родовое значение, так как первая группа характеризуется большими 1-клеточными спорами по 2–4 в сумке, темнеющими