

На правах рукописи

Чесноков Сергей Владимирович
Лишайники хребта Кодар (Становое нагорье)

03.02.12 – «Микология»

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург, 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В. Л. Комарова Российской академии наук.

Научный руководитель кандидат биологических наук
Конорева Людмила Александровна

Официальные оппоненты **Нотов Александр Александрович**,
доктор биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Тверской государственной университет», профессор

Пауков Александр Геннадьевич,
кандидат биологических наук, доцент,
Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«Уральский федеральный университет имени первого
Президента России Б. Н. Ельцина», старший научный
сотрудник

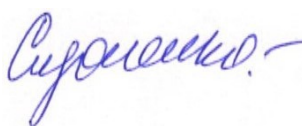
Ведущая организация **Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки «Институт биологических
проблем криолитозоны Сибирского отделения
Российской академии наук»**

Защита состоится 18 октября 2017 г. в 14.00 на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В. Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812) 372-54-06, факс (812) 372-54-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук, dissovet.d00221101@binran.ru.

Автореферат разослан _____

Учёный секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Сизоненко Ольга Юрьевна

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Становое нагорье относится к юго-восточной Сибири, которая в лихенологическом плане является одной из богатых и разнообразных территорий России. Именно на территории Сибири за последнее время найдено много новых и редких видов (Макрый, 2012, 2013, 2014а, б, 2015; Конорева, 2013; Лиштва и др., 2013; Герасимова и др., 2014; Урбанавичене, 2015а, б; Makryi, 1999; Konoreva et al., 2016; Vondrák et al., 2016; Zhurbenko et al., 2016 и др.), а также описаны новые таксоны (Макрый, 2012, 2016; Tretiach, 1998; Søchting, Figueras, 2007; Davydov, Wei, 2009). Хребет Кодар является самой высокой частью Станового нагорья, и наивысшая точка – пик БАМ – имеет высоту 3073 м над уровнем моря. Географическое положение хребта, удалённость его от океанов, сложный рельеф, наличие высотной поясности – всё это способствовало формированию значительного разнообразия растительных сообществ с заметно различающимися экологическими и микроклиматическими условиями, создающими предпосылки для развития богатой лихенофлоры.

В то же время, территория Станового нагорья, и, в частности, хребта Кодар, оставалась почти не затронутой лихенологическими исследованиями. Между тем, выявление таксономического разнообразия является важной основой для решения общетеоретических вопросов флорогенеза, географии и экологии видов.

Цель настоящей работы – изучение флоры лишайников хребта Кодар и её всесторонний анализ. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. проанализировать и обобщить данные литературы по лишайникам хребта Кодар;
2. составить аннотированный список видов лишайников исследуемого района;
3. провести таксономический анализ лихенофлоры и проанализировать спектры крупнейших по числу видов таксонов;
4. сравнить исследуемую лихенофлору с горными лихенофлорами Южной Сибири;
5. изучить зональное и региональное распространение видов;
6. выявить разнообразие жизненных форм;
7. изучить распределение видов по основным типам субстратов и фитоценозов;
8. выявить редкие и интересные виды лишайников, а также виды, занесённые в Красные книги.

Научная новизна. Впервые детально изучено биоразнообразие лишайников хребта Кодар, обобщены данные литературы и проведена ревизия гербария Иркутского государственного университета по Витимскому заповеднику в пределах исследуемой территории. Составлен аннотированный список, включающий 714 видов и 6 разновидностей лишайников и лихенофильных грибов, среди которых 342 вида и 3 разновидности являются новыми для хребта Кодар. Из них 1 вид является новым для Северного полушария, 1 вид – для

Евразии, 15 видов – для России, 3 вида – для Азии, 54 вида и 1 разновидность – для Южной Сибири, 178 видов и 1 разновидность – для Станового нагорья. Также выявлены новые местообитания для 11 видов, занесённых в Красную книгу Забайкальского края, из которых 7 внесены в Красную книгу РФ. Кроме того, 8 видов, которые впервые приведены для Забайкальского края, находятся под охраной в соседних регионах [Республика Бурятия, Иркутская область, Республика Саха (Якутия)] и рекомендованы к внесению в Красную книгу Забайкальского края.

Практическая значимость работы. Полученные данные будут использованы для написания многотомной «Флоры лишайников России», следующего издания «Красной книги Забайкальского края», а также для составления конспектов флор. Более 500 образцов инсерировано в лихенологический (LE L) и около 130 образцов – в микологический (LE M) гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), некоторые из представленных в этой коллекции видов ранее отсутствовали в фондах гербариев. Несколько дублетных образцов передано в гербарии ГНУ Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Белорусии (MSK-L), Алтайского государственного университета (ALTB), Института биологических проблем Севера ДВО РАН (MAG), Института биологии и почвоведения ДВО РАН (VLA), Хельсинкского университета (H), университета Южной Богемии (CBFS), в Ботанический гербарий Мюнхена (M).

Апробация работы. Основные положения и материалы работы были представлены и обсуждены на научных семинарах лаборатории лихенологии и бриологии БИН РАН (Санкт-Петербург), XIX симпозиуме балтийских микологов и лихенологов (XIX Symposium of the Baltic Mycologists and Lichenologists) (Шкеде, Латвия, 2014), II международной лихенологической конференции, посвященной 300-летию Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и 100-летию Института споровых растений (Санкт-Петербург, 2014), III (XI) Международной Ботанической Конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (2015), 8-ом симпозиуме международной ассоциации по лихенологии (The 8th IAL Symposium Lichens in Deep Time August) (Хельсинки, Финляндия, 2016).

Публикации, структура и объём работы. По результатам исследования опубликовано 10 работ, из них 2 статьи включены в базу «Сеть науки» (Web of Science), 2 статьи – в Scopus, 1 статья – в РИНЦ и 1 – в издании, рекомендованном ВАК РФ. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и двух приложений, изложена на 294 листах, содержит 14 таблиц, 43 рисунка. Список литературы включает 320 источников, в том числе 195 на иностранных языках.

ГЛ. . А 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХРЕБТА КОДАР

Согласно физико-географическому районированию (Гвоздецкий, Михайлов, 1963; Пешкова, 1985), хребет Кодар относится к Байкало-Становой области гор Южной Сибири и располагается в пределах Станового нагорья (рис. 1).

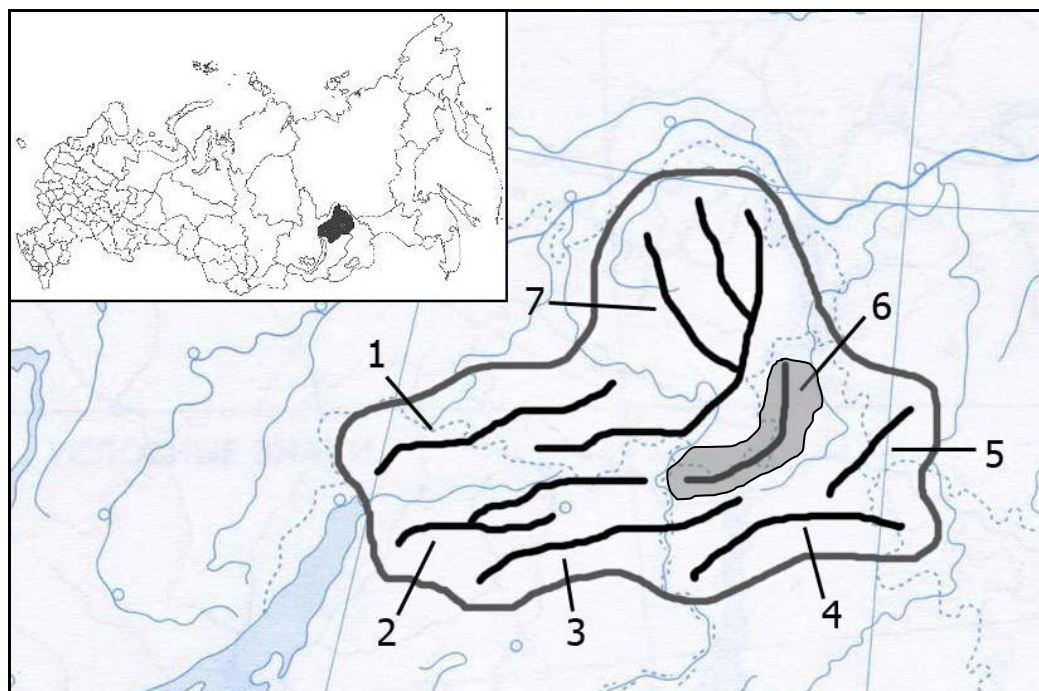


Рис. 1. Карта-схема расположения хребтов Станового нагорья: 1 – Верхнеангарский хребет, 2 – Северо-Муйский хребет, 3 – Южно-Муйский хребет, 4 – хребет Калар, 5 – хребет Удокан, 6 – хребет Кодар, 7 – Делюн-Уранский хребет.

В административном отношении большая часть хребта Кодар расположена на севере Забайкальского края в Каларском районе, другая входит в состав Витимского заповедника и находится в Бодайбинском районе Иркутской области (Бардунов и др., 2005). Протяжённость хребта с юго-запада на северо-восток составляет 250 км, а максимальная ширина – 100 км в западном его конце (Кулаков и др., 2002).

Кодар представляет собой молодую горную систему, которая сформировалась в результате мощных тектонических движений земной коры в конце третичного – начале четвертичного периодов (Геологическое..., 1958; Гвоздецкий, Михайлов, 1963; Пешкова, 1985; Кулаков и др., 2002). На рельеф Кодара оказали влияние древние оледенения, которые происходили в плейстоцене. В настоящее время на рельеф наибольшее влияние оказывают процессы ветровой и водной эрозии, которые сформировали типично альпийский характер Кодара (Васильев, 1994, Кулаков и др., 2002).

Территорию слагают древние сильно метаморфизированные архейские и протерозойские породы (Геологическое..., 1958; Гвоздецкий, Михайлов, 1963; Высокогорная..., 1972; Атлас...,

1983; Пешкова, 1985; Кулаков и др., 2002; Бардунов и др., 2005). Преобладают кристаллические гранитоидные породы кислого состава (граниты, гранитогнейсы, кристаллические сланцы, кварциты и др.). Небольшими участками встречаются выходы на поверхность осадочных метаморфических пород раннего протерозоя.

Климат Кодара резко континентальный (Караушева, 1977; Пешкова, 1985; Васильев, 1994; Кулаков и др., 2002; Бардунов и др., 2005). Среднегодовая температура воздуха колеблется: во впадинах от -5 до -7°C, на хребтах до -12°C. Зима продолжительная и холодная. Средние температуры января от -30 до -40°C; особенно сильные морозы доходят до -55...-58°C, а в межгорных котловинах иногда и до -60...-65°C. Лето прохладное. Средние температуры июля не превышают +14...+16°C у подножий, на высотах 2000-2300 м – +2...+4°C, а на более высоких вершинах температура опускается ниже нуля. Среднегодовые суммы осадков имеют значительные колебания (от 350 до 1200 мм) в зависимости от района и высоты над уровнем моря (Васильев, 1994; Бардунов и др., 2005).

Территория Кодара характеризуется хорошо развитой сетью поверхностных (реки, озёра, болота) и значительными запасами подземных вод. Кодар – единственный в Забайкалье хребет, имеющий современное оледенение. Всего в районе известно более 30 ледников общей площадью 19 км² (Васильев, 1994; Кулаков и др., 2002).

По почвенно-географическому районированию территория Кодара отнесена к Восточно-Сибирской мерзлотно-таёжной почвенно-биоклиматической области (Атлас..., 1983; Кулаков и др., 2002; Бардунов и др., 2005). Почвы большей частью горные и приурочены к горным долинам, склонам и водоразделам (Пешкова, 1985; Бардунов и др., 2005).

Согласно ботанико-географическому районированию Байкальской Сибири (Атлас..., 1983), Кодар попадает в Забайкальскую провинцию Восточно-Сибирской подобласти светлохвойных лесов. Распределение растительности подчиняется высотной поясности; здесь чётко можно выделить 3 пояса:

- 1) лесной, или горно-таёжный, располагается до отметок 1100-1400 м над ур. м. (в зависимости от экспозиции склона);
- 2) подгольцовый, или субальпийский, кустарниковый, отмечается до высот 1400-1800 м;
- 3) гольцовый, или альпийский, располагается выше 1400-1800 м.

На высоте свыше 2800 м выделяется нивальный пояс, где развиты гольцовые пустыни с сообществами эпилитных лишайников (Гвоздецкий, Михайлов, 1963; Высокогорная..., 1972; Пешкова, 1985; Васильев, 1994; Кулаков и др., 2002; Бардунов и др., 2005).

ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ ХРЕБТА КОДАР

Изучение лишенофлоры хребта Кодар было начато В. М. Бурковой в 1964 г. На основании её сборов Т. В. Макрый приводит более 200 видов эпилитных лишайников, в том числе ряд новых и редких видов для Азии и России (Макрый, 1999; Макрый, 2002, 2012, 2013, 2014а, б; Красная..., 2002, 2008, 2010; Davydov, 2011).

Для части Кодара со стороны Витимского заповедника было выявлено 150 видов лишайников (Будаева, Анисимова, 1992; Будаева, 1995; Макрый, 2005). Целенаправленным изучением лишенофлоры Витимского заповедника занимался А. В. Лиштва. Результаты его исследований были опубликованы в ряде статей (Лиштва, 1998, 2000а, б, 2001а, б, 2003). Чуть позже все данные по Витимскому заповеднику были обобщены в коллективной монографии (Бардунов и др., 2005), в которой для территории заповедника указано 425 видов и подвидов лишайников. Из них 253 вида относятся к территории Кодара.

С 2011 г. изучением лишенофлоры Станового нагорья начали заниматься сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. В результате обработки коллекций, собранных Л. А. Конорева и М. П. Андреевым в 2012-2013 гг., авторы приводят сведения о 78 видах лишайников, среди которых 26 видов новые для территории (Конорева, Андреев, 2013а, б). Таким образом, к началу наших исследований по данным литературы для хребта Кодар было известно 372 вида и 3 разновидности лишайников.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу работы положен материал, собранный автором в 2014-2015 гг. (около 2000 образцов), Л. А. Конорева – в 2012-2015 гг. (около 4000 образцов), М. П. Андреевым в 2012-2013 гг. (около 1000 образцов) и Ю. В. Герасимовой – в 2013 г. (около 100 образцов). Также в 2015 г. была изучена и критически ревизирована коллекция лишайников по Витимскому заповеднику в пределах хребта Кодар (около 250 образцов), которая хранится в гербарии Иркутского государственного университета (IRKU). В ходе ревизии гербария было проведено сопоставление имеющихся в литературе указаний на находки видов с образцами.

Одновременно с обработкой образцов были обобщены все известные на сегодняшний день публикации, в которых содержатся сведения о лишайниках и родственных им грибах хребта Кодар (31 работа).

Полевые исследования проводились в 2012-2015 гг. на территории хребта Кодар в пределах Забайкальского края. Сбор материала произведён маршрутным методом. При сборе полевого материала был сделан упор на обследование максимально широкого спектра местообитаний и субстратов, представленных в каждом поясе.

Камеральная обработка собранного материала проведена по стандартной методике (Определитель..., 1974; Флора..., 2014; Brodo et al., 2001; Smith et al., 2009) в лаборатории

лихенологии и бриологии БИН РАН с использованием комплекта микроскопической техники и стандартного набора химических реагентов. Для идентификации лишайников использовали статьи и монографии отечественных и зарубежных авторов.

При определении образцов некоторых сложных таксономических групп (*Lepraria*, *Pertusaria*, *Ochrolechia* и др.) был изучен состав вторичных метаболитов (лишайниковых веществ) с использованием метода тонкослойной хроматографии (Вайнштейн и др., 1990; Флора..., 2014; Huneck, Yoshimura, 1996; Orange et al., 2001).

Для хранения, систематизации и анализа полученных сведений была создана база данных в Microsoft Excel. Общее число учётных записей составляет 3652 (одна учётная запись соответствует нахождению одного вида на одном субстрате). Также в базу внесены результаты ревизии гербария IRKU и сведения из литературных источников.

В работе использованы традиционные виды анализа лишайнофлор: таксономический, сравнительный, географический, эколого-субстратный и биоморфологический (Макаревич, 1963; Определитель..., 1974; Голубкова, 1983; Макрый, 1990б; Урбанавичюс, 2001; Флора..., 2014).

ГЛАВА 4. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК

Аннотированный список лишайников и родственных им грибов хребта Кодар составлен на основе собственных данных автора, а также на основе информации, полученной при изучении гербарных материалов и данных литературы. Названия видов в аннотированном списке расположены в алфавитном порядке и приведены согласно работе Nordin с соавторами (Nordin et al., 2011) с учётом дополнений и изменений, которые содержатся в ряде других работ (23 работы). Из 372 видов и 3 разновидностей, известных по данным литературы, 246 видов и 2 разновидности были подтверждены собственными сборами.

После названия вида в алфавитном порядке в скобках следует список синонимов, под которыми данный вид упомянут в публикациях, относящихся к региону исследования. Для каждого вида приведены сведения о местонахождениях в пределах хребта Кодар, перечень субстратов и ценозов, где он был встречен. Приведены ссылки на публикации (в хронологическом порядке), в которых вид был указан для хребта Кодар, и перечень гербариев, где хранятся образцы. Также указаны жизненная форма (Голубкова, 1983; Голубкова, Бязров, 1989; Бязров, 2009; Флора..., 2014) и распространение вида по широтным и долготным характеристикам (Макаревич, 1963; Определитель..., 1974; Голубкова, 1983; Макрый, 1990б; Урбанавичюс, 2001). Для некоторых видов даны комментарии об их распространении в мире, о составе вторичных метаболитов и их отличиях от близких видов.

Пример описания вида в аннотированном списке:

***Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale**

В подгольцовом и гольцовом поясах, на склонах с каменными россыпями, на крупных глыбах в долинах рек, в горных тундрах, на валунах в лиственничных редколесьях; на силикатных горных породах, на первичной почве поверх камней, на мхах.

1.1, 1.10, 2.6, 3.3, 4.2, 6, 7.3, 11.3, 15.1, 15.14, 18, 30, 37, 38, 39, 49.

Макрый (2002), Бардунов и др. (2005), Chesnokov, Konoreva (2015); IRKU, LE-L, MSK-L, NSB.

Рассечённолопастные ризоидальные. Мультизональный. Мультирегиональный. Европа, Азия, Южная Африка, Северная Америка.

Было собрано несколько образцов мутантной расы *A. centrifuga* (Hale, 1986; Clayden, 1992), у которых усниновая кислота в верхнем коровом слое либо полностью отсутствовала, либо содержалась в следовых количествах. Эта раса была отмечена в Европе (Hale, 1986) и Северной Америке (Clayden, 1992).

TLC: I – атранорин, усниновая и алектороновая кислоты, II – атранорин, алектороновая кислота.

После аннотированного списка дан перечень исключённых и сомнительных таксонов. В этот список вошли виды, ошибочно указанные в ряде работ и впоследствии переопределённые в ходе ревизии гербарного материала. Кроме того, в этот список включены некоторые сомнительные таксоны, известные для района исследований по данным литературы, но не подтверждённые гербарными образцами.

ГЛАВА 5. АНАЛИЗ ЛИХЕНОФЛОРЫ ХРЕБТА КОДАР

5.1. Таксономический анализ. На территории хребта Кодар было выявлено 714 видов и 6 разновидностей лишайников и родственных им грибов, относящихся к двум отделам, 9 классам, 11 подклассам, 27 порядкам, 79 семействам и 246 родам. Список лихенофильных и сапротрофных грибов, которые традиционно рассматриваются вместе с лишайниками, насчитывает 74 вида.

Классификация таксонов в настоящей работе основана на последнем 10-ом издании Dictionary of the fungi (2008) с учётом изменений, представленных в работе Lumbsch и Huhndorf (2010), в 1 томе издания «Флора лишайников России» (2014), в монографии Л. В. Гагариной (2015) и статьях (19 работ).

Большая часть видов, обнаруженных на изучаемой территории, относится к отделу *Ascomycota* (711 видов, 99,4% от общего числа видов) и классу *Lecanoromycetes* (621 вид, 86,9%). Два класса, *Dothideomycetes* и *Eurotiomycetes*, включают в себя по 24 вида (3,4%) каждый. Классы *Arthoniomycetes*, *Sordariomycetes* и *Lichinomycetes* представлены

соответственно 17 (2,4%), 13 (1,8%) и 6 (0,8%) видами, а классы *Coniocybomycetes* и *Leotiomycetes* – по 3 (0,4%) вида каждый. Отдел *Basidiomycota* представлен всего четырьмя видами, относящимися к классу *Agaricomycetes*, двум порядкам – *Agaricales* и *Cantharellales*, и двум семействам.

Из 27 порядков, к которым принадлежат лишайники хребта Кодар, наибольшим видовым разнообразием характеризуется порядок *Lecanorales*, в состав которого входит 14 семейств, 75 родов и 258 видов (36,2% от общего видового состава). Значительным видовым богатством отличаются порядки *Peltigerales* (59 видов, 8,4%), *Caliciales* (54 вида, 7,6%), *Pertusariales* (42 вида, 5,9%), *Lecideales* (40 видов, 5,6%), *Teloschistales* (37 видов, 5,2%) и *Rhizocarpales* (35 видов, 4,9%) (рис. 2). Абсолютное доминирование порядка *Lecanorales* характерно для большинства флор умеренной Голарктики.

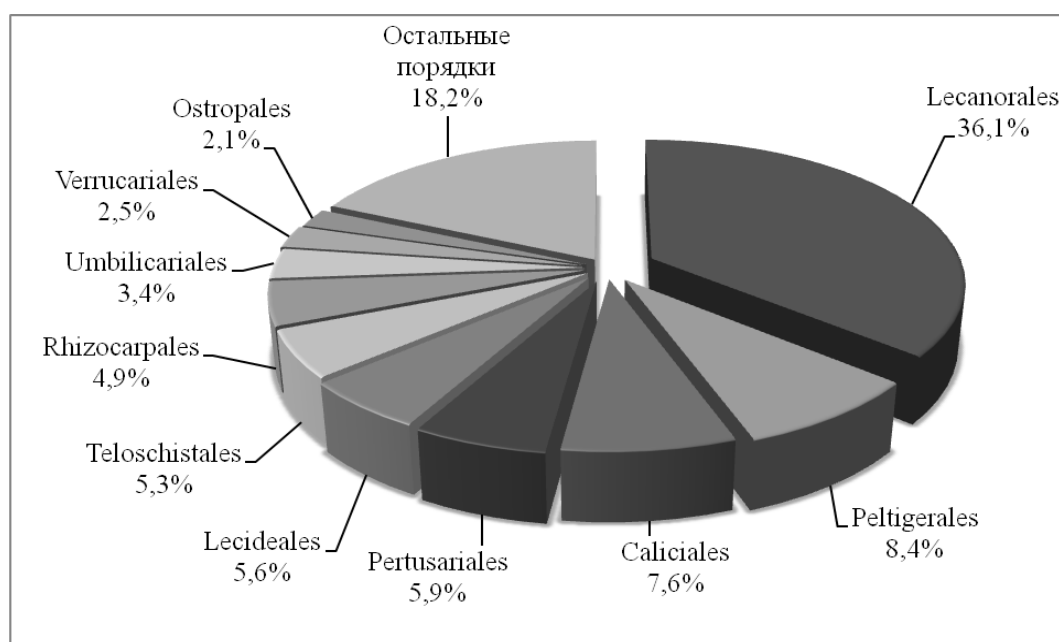


Рис. 2. Ведущие порядки в таксономическом спектре лишайнофлоры хребта Кодар.

В состав лишайнофлоры изучаемой территории входят представители 79 семейств. Ведущие позиции по числу видов занимают 10 семейств (рис. 3): *Parmeliaceae* (79 видов, 11,0% от выявленной лишайнофлоры), *Cladoniaceae* (56 видов, 7,7%), *Lecanoraceae* (47 видов, 6,5%), *Lecideaceae* (40 видов, 5,6%), *Physciaceae* (38 видов, 5,3%), *Teloschistaceae* (38 видов, 5,3%), *Rhizocarpaceae* (33 вида, 4,6%), *Stereocaulaceae* (25 видов, 3,5%), *Peltigeraceae* (21 вид, 2,9%), *Ramalinaceae* (20 видов, 2,8%), которые включают в себя 55,2% (397 видов) от общего видового состава. Восемь семейств насчитывают от 17 до 10 видов (2,4-1,4%). Около половины семейств (39) содержат от девяти до двух видов (1,3-0,3%), а оставшиеся 22 семейства представлены одним видом (0,1%).

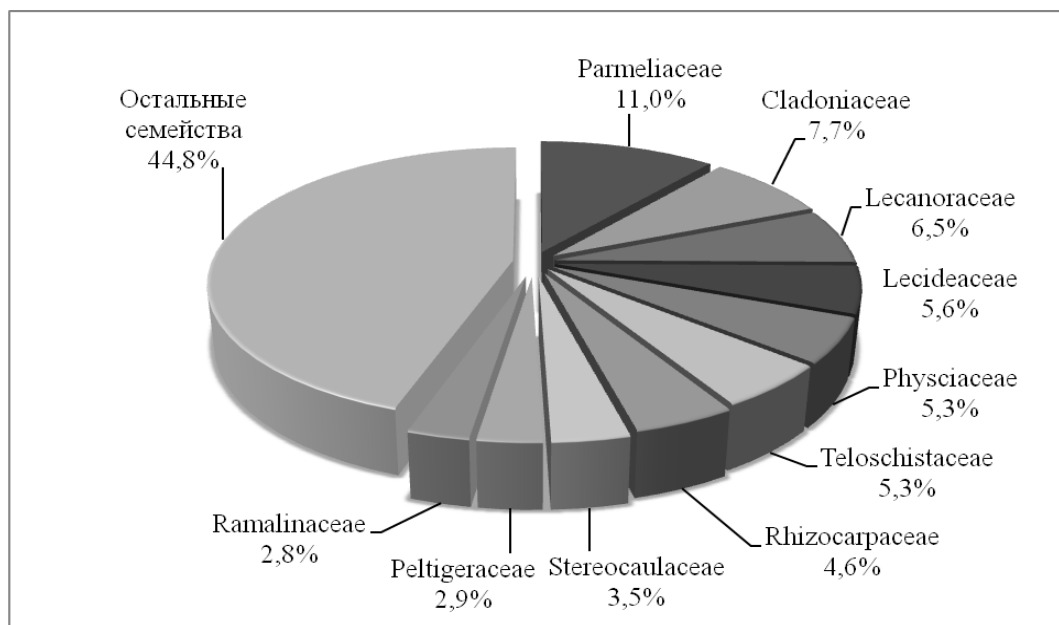


Рис. 3. Спектр ведущих семейств в лишенофлоре хребта Кодар.

Из 246 родов лишайников и родственных им грибов только три рода обладают значительным видовым разнообразием: *Cladonia* (51 вид, 7,2%), *Rhizocarpon* (32 вида, 4,4%) и *Lecanora* (28 видов, 3,8%). В следующих 10 родах число видов варьирует от 17 до 10 (2,3-1,4%). Роды *Arthonia*, *Candelariella*, *Lepraria* и *Micarea* представлены 8 видами (1,1%) каждый. Большая часть родов (228) характеризуется низким видовым разнообразием. Из них 99 родов включают в себя от 7 до 2 видов (0,9-0,3%), а оставшиеся 130 родов представлены одним видом (0,1%) (рис. 4).

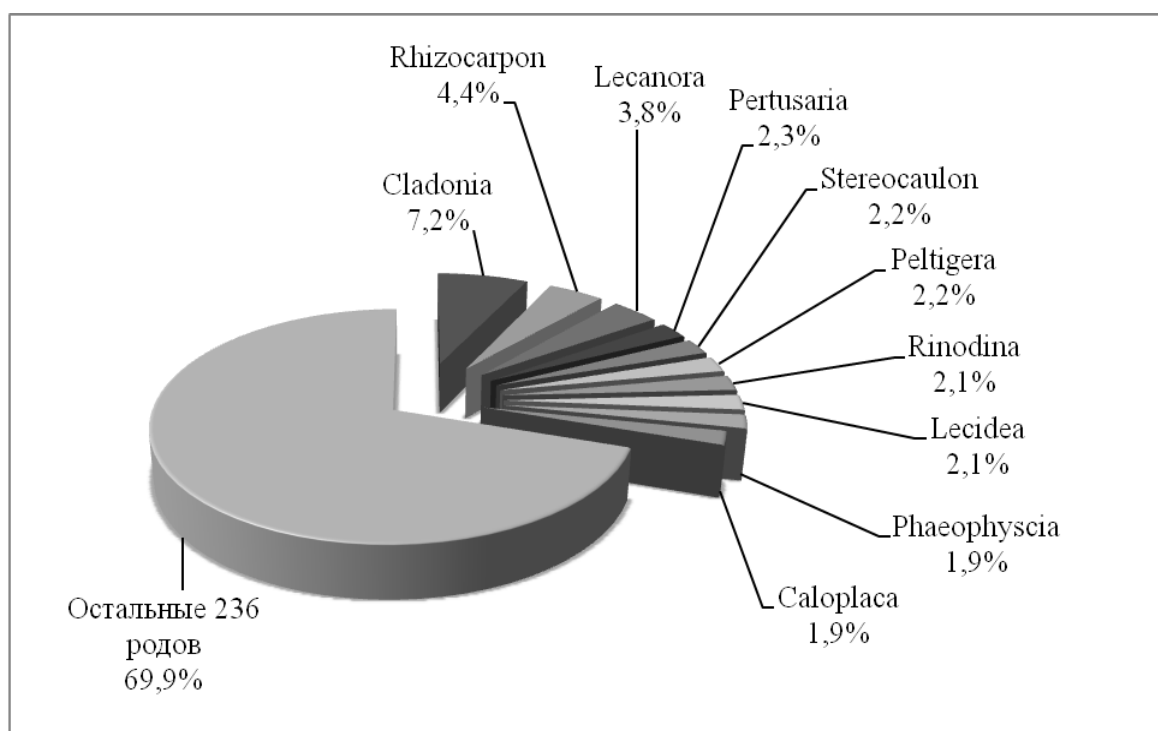


Рис. 4. Спектр ведущих родов в лишенофлоре хребта Кодар.

Большое количество одновидовых и маловидовых семейств и родов свидетельствует о значительном таксономическом разнообразии и хорошей изученности исследуемой лишенофлоры. Следует отметить, что спектры некоторых маловидовых родов и семейств в будущем могут измениться, поскольку некоторые роды, например, *Acarospora*, *Aspicilia*, *Lecidea*, *Verrucaria*, изучены недостаточно хорошо в мировом объёме из-за отсутствия чётких морфолого-анатомических признаков, разделяющих виды. После серьёзных таксономических обработок этих групп вероятно значительное увеличение числа видов вышеперечисленных родов, а также, возможно, будут описаны новые для науки виды.

В целом, благодаря значительному видовому богатству семейств *Lecideaceae*, *Rhizocarpaceae*, а также родов *Caloplaca*, *Aspicilia*, *Umbilicaria* и большого числа видов в семействе *Parmeliaceae* и родах *Lecanora*, *Pertusaria*, *Stereocaulon*, приуроченных к арктическим и высокогорным тундрам, исследуемую лишенофлору можно охарактеризовать как арктоальпийскую. В то же время, высокое положение родов *Cladonia*, *Peltigera*, *Hypogymnia*, *Bryoria*, *Melanohalea* указывает на отчётливые бореальные черты.

5.2. Сравнительный анализ лишенофлоры хребта Кодар с лишенофлорами некоторых горных систем Южной Сибири. Сравнение лишенофлоры хребта Кодар с лишенофлорами других горных систем Южной Сибири позволило выявить особенности исследуемой лишенофлоры и своеобразие её состава, а также определить её место в системе других лишенофлор региона. Кроме того, сравнительный анализ позволил оценить возможное разнообразие лишенофлоры, полноту её изученности и выявить некоторые особенности флорогенеза в регионе.

Было бы очень интересно сравнить лишенофлору хребта Кодар с лишенофлорами других хребтов Станового нагорья, но на настоящий момент это невозможно, поскольку горные системы Станового нагорья в лишенологическом плане практически не изучались. В таблице 1 представлено число видов для каждого хребта, которое известно на настоящий момент по данным литературы.

Таблица 1

Выявленное число видов в лишенофлорах горных систем Станового нагорья.

Хребет Кодар	Делюн-Уранский хребет	Хребет Калар	Хребет Удокан	Южно-Муйский хребет	Северо-Муйский хребет	Верхне-Ангарский хребет	Всего для Станового нагорья
714	344	78	47	69	30	22	810

Поэтому для сравнения были выбраны следующие наиболее хорошо изученные горные системы Южной Сибири: Баргузинский хребет, Хамар-Дабан и Байкальский хребет. В

настоящее время для всех четырёх сравниваемых лишенофлор известно 1189 видов и 12 подвидов и разновидностей из 319 родов и 94 семейств.

Для сравнительного анализа таксономической структуры лишенофлор были использованы следующие показатели: число видов, родов и семейств в анализируемой флоре; среднее число видов в роде и семействе; состав ведущих родов и семейств и доля видов в первых трёх, пяти и десяти крупнейших семействах.

Анализируя основные количественные характеристики сравниваемых лишенофлор, можно сделать вывод, что все эти территории изучены более или менее равномерно. Несмотря на то, что лишенофлоры Баргузинского и Байкальского хребтов уступают по выявленному видовому разнообразию Кодару и Хамар-Дабану, все сравниваемые лишенофлоры обладают значительным видовым богатством. Об этом свидетельствует наличие большого числа одновидовых и маловидовых родов и семейств, что отражено в довольно низких значениях среднего числа видов в роде и семействе (табл. 2).

Таблица 2

Количественные показатели лишенофлор горных систем Байкальской Сибири

Количественные показатели лишенофлор	Хр. Кодар	Баргузинский хр.	Хр. Хамар-Дабан	Байкальский хр.	Все территории
Число видов	714(6)	495(1)	698(5)	461(2)	1189(12)
Число родов	246	175	230	177	321
Число семейств	79	54	74	54	95
Среднее число видов в роде	2,9	2,8	3,0	2,6	3,7
Среднее число видов в семействе	9,0	9,2	9,4	8,5	12,5

Примечание: в скобках указано число подвидов и разновидностей.

Следует сказать, что на формирование флор хребтов Баргузинского, Байкальского и Хамар-Дабана большое влияние оказывает оз. Байкал. Это проявляется в уменьшении амплитуд сезонных и суточных колебаний температуры и влажности воздуха на побережье Байкала, а также в запаздывании сезонных изменений климата. Мягкий и влажный климат способствует произрастанию здесь большого числа неморальных видов: *Acrocordia gemmata*, *Anzina carneonivea*, *Arthonia dispersa*, *Collema rysssoleum*, *Flavoparmelia caperata*, *Hypotrachyna pseudosinuosa*, *Menegazzia terebrata*, *Myelochroa metarevoluta*, *Punctelia rudecta* и др.

Под влиянием оз. Байкал на Баргузинском, Байкальском хребтах и Хамар-Дабане сформировались и получили широкое распространение тёмнохвойные елово- и кедрово-пихтовые леса, а также смешанные леса с участием рябины, берёзы, осины, ольхи, тополя и

чозении. Лиственничные и сосновые леса распространены здесь в меньшей степени, в то время как леса Кодара представлены преимущественно лиственничными лесами. Такое распределение древесных пород нашло отражение в видовом разнообразии эпифитных и эпиксильных лишайников. В результате на трёх сравниваемых хребтах большим числом видов представлены роды *Bryoria*, *Calicium*, *Chaenotheca*, *Chaenothecopsis*, *Cyphelium*, *Hypogymnia*, *Usnea*, тогда как на Кодаре те же роды представлены только наиболее широко распространёнными видами.

На Баргузинском, Байкальском хребтах и Хамар-Дабане лучше изучены виды, приуроченные к горным породам основного состава. Примерами таких видов являются *Calogaya decipiens*, *Gyalidea asteriscus*, *Heppia lutosa*, *Rinodina calcigena*, *Synalissa symphorea*, *Thermutis velutina*. Напротив, на Кодаре, в сравнении с другими хребтами, лучше изучены виды, приуроченные к горным породам кислого состава. Это отражено в большом видовом разнообразии эпилитных родов, таких как *Acarospora*, *Aspicilia*, *Lecidea*, *Porpidia*, *Rhizocarpon*.

Лихенофлоры Кодара и Хамар-Дабана являются более разнообразными не только по видовому составу, но и по таксономической структуре, поскольку ведущие семейства (первые три, пять, десять) (табл. 3) охватывают меньший процент от общего числа видов.

Таблица 3

Ведущие семейства в таксономических спектрах сравниваемых лихенофлор

Положение вед. сем.	хребет Кодар	Баргузинский хребет	хребет Хамар- Дабан	Байкальский хребет	Все территории
I	<i>Parmeliaceae</i>	<i>Parmeliaceae</i>	<i>Parmeliaceae</i>	<i>Parmeliaceae</i>	<i>Parmeliaceae</i>
II	<i>Cladoniaceae</i>	<i>Cladoniaceae</i>	<i>Lecanoraceae</i>	<i>Cladoniaceae</i>	<i>Lecanoraceae</i>
III	<i>Lecanoraceae</i>	<i>Physciaceae</i>	<i>Cladoniaceae</i>	<i>Lecanoraceae</i>	<i>Cladoniaceae</i>
IV	<i>Lecideaceae</i>	<i>Lecanoraceae</i>	<i>Physciaceae</i>	<i>Verrucariaceae</i>	<i>Physciaceae</i>
V	<i>Physciaceae</i>	<i>Teloschistaceae</i>	<i>Ramalinaceae</i>	<i>Physciaceae</i>	<i>Teloschistaceae</i>
VI	<i>Teloschistaceae</i>	<i>Peltigeraceae</i>	<i>Stereocaulaceae</i>	<i>Teloschistaceae</i>	<i>Lecideaceae</i>
VII	<i>Rhizocarpaceae</i>	<i>Caliciaceae</i>	<i>Caliciaceae</i>	<i>Stereocaulaceae</i>	<i>Ramalinaceae</i>
VIII	<i>Stereocaulaceae</i>	<i>Ramalinaceae</i>	<i>Lecideaceae</i>	<i>Collemataceae</i>	<i>Verrucariaceae</i>
IX	<i>Peltigeraceae</i>	<i>Collemataceae</i>	<i>Umbilicariaceae</i>	<i>Lecideaceae</i>	<i>Stereocaulaceae</i>
X	<i>Ramalinaceae</i>	<i>Stereocaulaceae</i>	<i>Verrucariaceae</i>	<i>Peltigeraceae</i>	<i>Caliciaceae</i>
Доля видов в ведущих семействах (%)					
первых 3-х	25,5	35,2	30,4	33,6	24,7
первых 5-ти	36,4	46,5	41,3	43,4	35,4
первых 10-ти	55,2	65,3	57,4	62,9	54,5

Специфика и своеобразие исследуемой лишенофлоры отражены в большом количестве эпилитных видов из семейств *Lecideaceae* и *Rhizocarpaceae* и родов *Lecanora*, *Pertusaria*, *Caloplaca*, *Aspicilia*.

Сопоставляя подготовленный список видов с лишенофлористическими списками сравниваемых горных систем, а также учитывая некоторые особенности исследуемой лишенофлоры, можно оценить выявленный уровень видового разнообразия лишайников хребта Кодар, который к настоящему времени составляет примерно 70%.

5.3. Географический анализ. Географический анализ лишенофлоры хребта Кодар проведен на зональной и региональной основе согласно традициям, сложившимся в отечественной лишенологии (Макаревич, 1963; Определитель..., 1974; Голубкова, 1983; Макрый, 1990б; Урбанавичюс, 2001).

В анализе по географическим элементам (586 видов, 82,1% от общего числа выявленных видов) и ареалогическим группам (614 видов, 86,0%) задействовано разное число видов, поскольку для 28 видов (3,9%) не удалось определить географический элемент. Из географического анализа были исключены лишенофильные грибы (69 видов, 9,7%). Поскольку эта группа изучается лишенологами относительно недавно, информации об их распространении недостаточно. Из анализа также исключён 31 вид лишайников (4,3%), для которых плохо изучено распространение в мире. Распределение видов по географическим элементам и ареалогическим группам показано на рисунках 5 и 6.

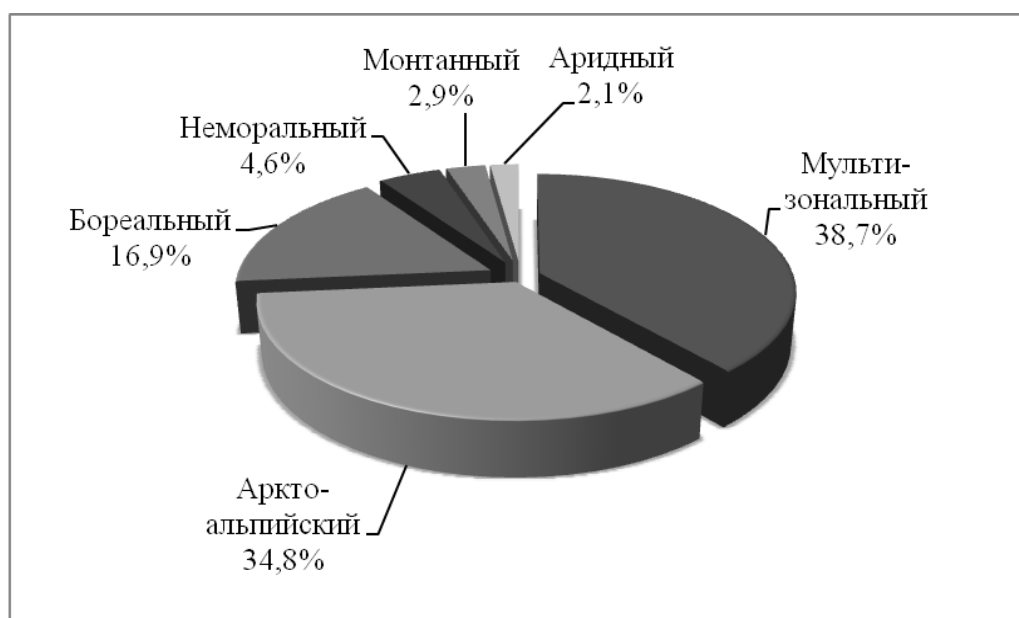


Рис. 5. Географические элементы в лишенофлоре хребта Кодар.

Самым крупным по числу видов является мультизональный элемент (227 видов, 38,7% от числа анализируемых видов) (рис. 5). К этому элементу были отнесены виды, которые равномерно распространены в пределах нескольких природных зон, а также широко

распространённые виды, для которых отсутствует достаточно полная информация о центрах их происхождения, детальном распространении, особенностях экологии и встречаемости в той или иной природной зоне. Таким образом, данный элемент является неоднородным по составу и во многом искусственным. Вторым по видовому богатству является арктоальпийский элемент (204 вида, 34,8%). Велика доля видов бореального элемента (99 видов, 16,9%).

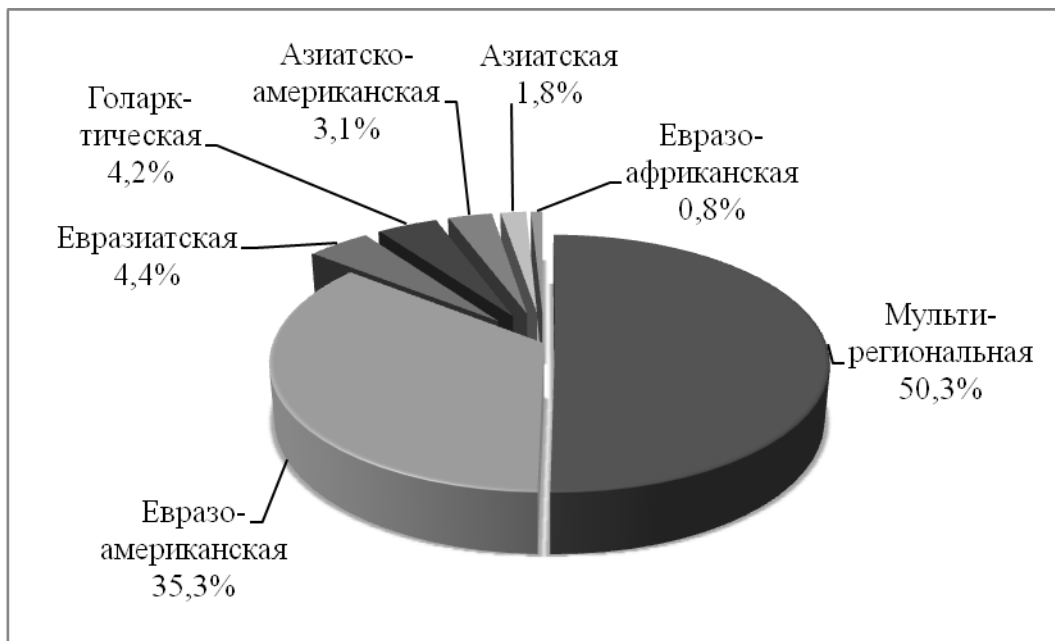


Рис. 6. Ареологические группы в лишенофлоре хребта Кодар.

Такое распределение видов по географическим элементам обусловлено высотной поясностью и подтверждает выводы (см. раздел 5.1) о том, что лишенофлора исследуемого района является арктоальпийской со значительным участием видов бореального элемента. Как показывает ареологический анализ, в лишенофлоре хребта Кодар преобладают широко распространённые мультирегиональные виды (309 видов, 50,3% от числа анализируемых видов) и виды с евразо-американским распространением (217 видов, 35,3%) (рис. 6). Преобладание видов из этих двух ареологических групп показывает низкий уровень специфики на макрорегиональном уровне. Участие видов из евразиатской (27 видов, 4,4%), азиатско-американской (19 видов, 3,1%), азиатской (11 видов, 1,8%) групп, которые включают в себя большое число редких видов с плохо изученным распространением, определяет специфику и уникальность лишенофлоры Кодара.

5.4. Эколого-субстратный анализ. Субстрат является важным фактором, который влияет на распространение лишайников. Большинство видов обладают высокой избирательностью по отношению к субстрату. Однако некоторые виды лишайников способны произрастать на нескольких типах субстратов, заселяя порой нетипичные для этих видов. В связи с этим, накопление сведений о региональных экологических особенностях видов

необходимо для оценки экологической амплитуды вида на протяжении всего ареала. К тому же, эколого-субстратный анализ помогает выявить субстраты, обладающие наибольшим разнообразием лишайников и родственных им грибов на той или иной территории.

Все лишайники, обнаруженные на хребте Кодар, можно разделить по их приуроченности к разным типам субстратов на несколько групп: эпилиты, эпигеиды, эпифиты, эпиксилы, эпибриофиты, эпифитореликвиты, лихенофильные грибы и лишайники. Отнесение вида к той или иной эколого-субстратной группе основано на его наличии на том или ином типе субстрата. Поскольку часть видов была отмечена на нескольких субстратах, то эти виды были отнесены в несколько групп одновременно (например, и к эпилитам, и к эпифитам). Следовательно, в сумме количество видов всех эколого-субстратных групп будет превышать 100%. Такой подход представляется наиболее целесообразным и отражающим специфику распределения видов по субстратам. В таблице 4 представлено распределение видов по эколого-субстратным группам.

Таблица 4

Распределение видов по эколого-субстратным группам

Эколого-субстратные группы	Число субстратоспецифичных видов	Всего видов в группе
Эпилиты	243(4)	287(4)
Эпигеиды	63	184(1)
Эпибриофиты	32	172
Эпифиты	61(1)	152(1)
Эпиксилы	20	111
Эпифитореликвиты	5	27
Лихенофильные грибы и лишайники	73	78
Всего	497(5)	714(6)

Примечание: в скобках указано число разновидностей.

Максимальное число видов относится к группе **эпилитных** лишайников (287 видов, 40,2% от выявленной лихенофлоры). Среди них подавляющее большинство (243 вида, 84,7% от общего числа эпилитов) являются субстратоспецифичными (табл. 4). К их числу относятся представители родов *Acarospora*, *Aspicilia*, *Lecidea*, *Porpidia*, *Rhizocarpon*, *Umbilicaria* и др. Такое богатство обусловлено обилием каменистых субстратов в самых разнообразных условиях освещения, увлажнения и высотной поясности.

Большинство обнаруженных эпилитных видов приурочено к силикатным горным породам, таким как граниты, кварциты, которые являются преобладающими в регионе. Горные породы с содержанием карбонатов на Кодаре встречаются реже, и их наличие заметно увеличивает разнообразие лихенофлоры. В местах их выходов были обнаружены кальцефильные виды: *Acarospora glaucocarpa*, *Calogaya arnoldii*, *Gyalolechia lenae*, *Lecanora crenulata*, *Lecidella stigmatea* и некоторые другие.

Второе место по числу видов занимают **эпигейные** лишайники (184 вида, 25,8% от выявленной лишенофлоры) (табл. 4). Среди этой группы только 63 вида (34,2% от общего числа эпигейцев) являются субстратоспецифичными. Лишайники этой эколого-субстратной группы играют важную роль в сложении напочвенного покрова горных тундр, где они являются абсолютными доминантами. В основном это представители родов *Alectoria*, *Cetraria*, *Cetrariella*, *Cladonia*, *Flavocetraria*, *Stereocaulon*, *Thamnolia*. В напочвенном покрове лесного пояса значительную роль играют лишайники из родов *Cladonia* и *Peltigera*.

Целый ряд эпигейных видов (например, *Baeomyces placophyllus*, *Bilimbia lobulata*, *Endocarpon pusillum*, *Lecidoma demissum*, *Micarea incrassata*) приспособлен к обитанию на тонком слое первичной почвы, формирующейся на поверхностях и в трещинах валунов и скал. Часто на прослойку с первичной почвой переходят некоторые эпилитные виды (например, *Arctoparmelia centrifuga*, *Asahinea chrysantha*, *Parmelia omphalodes*). Также наблюдается обратный процесс – переход эпигейных видов (некоторые виды из рода *Stereocaulon*) на камни.

Группа **эпибриофитов** близка к эпигейцам по своим физиологическим особенностям (относительно быстрый рост) и насчитывает 172 вида (24,1% от выявленной лишенофлоры) (табл. 4). Она представлена, в основном, накипными (76 вида, 10,6%) и листоватыми (68 видов, 9,5%) видами. К числу облигатных эпибриофитов отнесено 32 вида (18,6% от числа выявленных эпибриофитов). Примерами являются *Bryonora septentrionalis*, *Caloplaca nivalis*, *Pertusaria dactylina*, *Rhexophiale rhexoblephara*, *Schadonia fecunda*, *Thelopsis melathelia*.

Также как и эпигейцы, эпибриофиты способны переходить на другие типы субстратов. Например, *Biatora chrysantha*, *Blastenia ammiospila*, *M. tetramera* были найдены на коре деревьев, а *Bryodina rhypariza*, *Cystocoleus ebeneus*, *Lepraria borealis* встречены на каменистых субстратах.

Видовой состав **эпифитов** в исследуемом регионе напрямую зависит от разнообразия видов форофитов и их распространения на данной территории. Поскольку большая часть района исследования покрыта относительно молодыми (~100 лет) лиственничными лесами, то эпифитная составляющая лишенофлоры будет достаточно бедной. Однако наличие хвойно-мелколиственных лесов с участием *Betula sp.*, *Sorbus sp.*, *Alnus sp.*, *Populus sp.*, *Picea obovata*, *Chosenia arbutifolia* и некоторых других пород выводят группу эпифитных лишайников на четвертое место по числу видов (152 вида, 21,3% от общего видового состава). Среди видов этой группы только 61 (40,1%, от числа всех выявленных эпифитов) были обнаружены на коре хвойных и лиственных пород деревьев и кустарников (табл. 4).

Как видно из рисунка 7, больше всего видов было отмечено на **берёзах** (*Betula spp.*) (58 видов, 8,1% от общего числа выявленных видов), **лиственнице** (*Larix gmelinii*) (49 видов, 6,9%) и **рябине** (*Sorbus sp.*) (44 вида, 6,2%). Сравнительно более низкими показателями видового

разнообразия характеризуются широко распространенный **кедровый стланик** (*Pinus pumila*) (24 вида, 3,4%), редко встречающиеся в регионе **осина** (*Populus tremula*) (28 видов, 3,9%) и некоторые виды **тополей** (*Populus spp.*) 23 вида (3,2%), **ольхи** (*Alnus sp.*) (14 видов, 12,8%) и **ив** (*Salix sp.*) (25 видов, 3,5%).

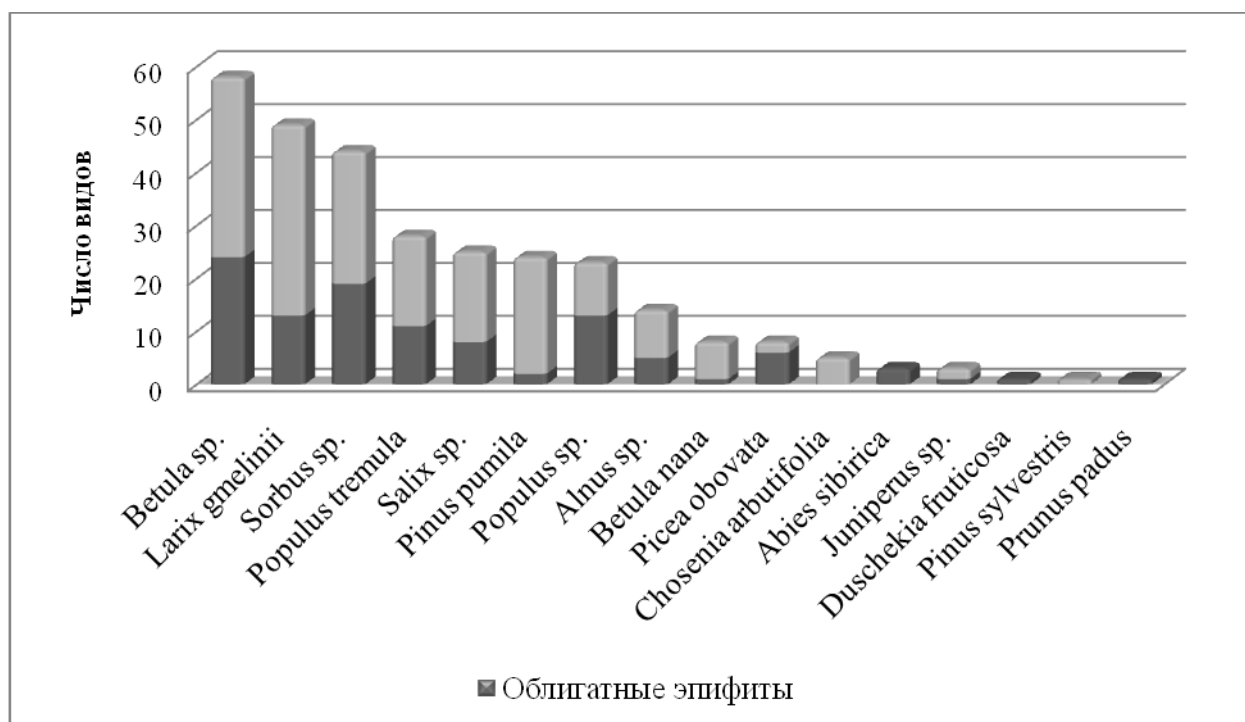


Рис. 7. Распределение числа видов эпифитов по породам форофитов.

Эколого-субстратная группа **эпиксильных** лишайников представлена 111 видами (15,5% от выявленной лишенофлоры). Из них только 20 видов (18% от общего числа эпиксиллов) являются облигатными эпиксилами, например, *Absconditella lignicola*, *Blastenia furfuracea*, *Calicium denigratum*, *Cyphelium tigillare*, *Xylographa parallela*. Больше половины эпиксильных лишайников (60 видов, 54,1% от общего числа эпиксиллов) были отмечены на коре деревьев.

Большая доля лишайников (91 вид, 82,0% от общего числа эпиксиллов) найденных на древесине, была отмечена на других типах субстрата. Такое «накопительное» свойство древесины во многом обусловлено её физико-химическими свойствами, что позволяет данному типу субстрата занимать промежуточное положение по отношению к коре деревьев, почве и иногда каменистому субстрату.

Группа **эпифитореликтивов** является самой малочисленной и объединяет виды, произрастающие на растительных остатках. Всего в этой группе насчитывается 27 видов (3,8% от общего числа выявленных видов), из которых 5 видов были отмечены исключительно на растительных остатках: *Bryoplaca sinapisperma*, *Coenogonium pineti*, *Frutidella caesioatra*, *Mycoblastus affinis*, *Ochrolechia tartarea*. Однако уверенно назвать их облигатными эпифитореликтивами нельзя, т. к. они известны из единичных местонахождений и, главным

образом, по данным литературы. Остальные представители этой группы способны к освоению других субстратов, что говорит о её низкой специфичности.

В ходе исследования на талломах лишайников было выявлено 69 видов **лихенофильных грибов** (9,7% от выявленной лихенофлоры) и 9 видов **лихенофильных лишайников** (1,3%). Все лихенофильные грибы являются облигатными паразитами или парасимбионтами лишайников. Что касается лихенофильных лишайников, то 5 видов (*Arthrorhaphis citrinella*, *Diploschistes muscorum*, *Rhizocarpon norvegicum*, *R. viridiatrum*, *Rinodina milvina*) способны произрастать на талломах других лишайников только на определённом этапе своего развития, а 4 вида относятся к облигатным паразитам или парасимбиотам: *Arthrorhaphis vacillans*, *Caloplaca epithallina*, *Epilichen scabrosus*, *Psorula rufonigra*.

Выше была представлена характеристика эколого-субстратных групп по степени приуроченности к одному типу субстрата. Теперь следует рассмотреть отношения между лишайниками и субстратами, в частности, показать степень специализированности разных типов субстратов.

Самым специфичным типом субстрата являются талломы лишайников (93,6%) (рис. 8). Такой высокий процент специфичности обусловлен паразитической природой лихенофильных грибов и лишайников, которые проявляют высокую избирательность по отношению к виду (роду, семейству) лишайника-хозяина (Lichen..., 2008).

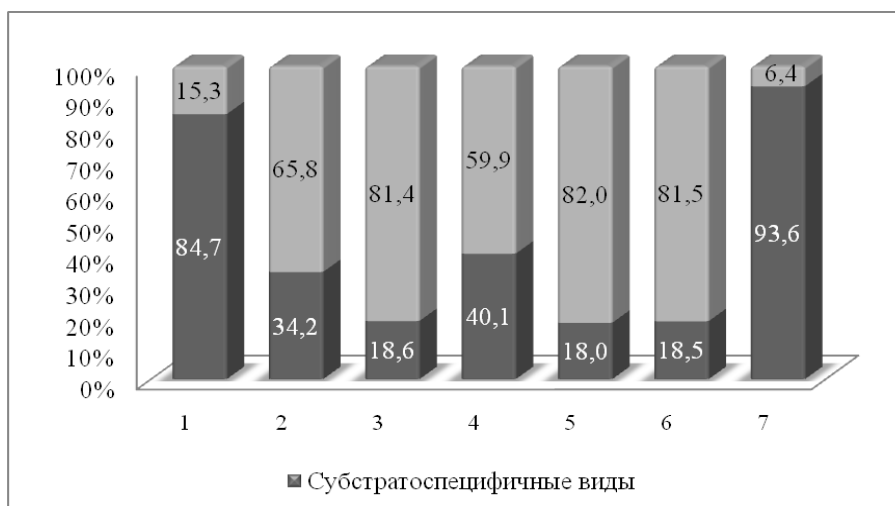


Рис. 8. Специфичность типов субстрата. 1) каменистые субстраты, 2) почва, 3) мохообразные, 4) кора деревьев и кустарников, 5) древесина, 6) растительные остатки, 7) талломы лишайников.

Среди остальных типов субстрата наибольшей специфичностью характеризуется каменистый субстрат (84,7%). Кора деревьев и кустарников, а также почва характеризуются меньшими значениями специфичности (40,1% и 34,2% соответственно) (рис. 8), что связано с некоторыми особенностями данных субстратов. По сравнению с каменистыми субстратами, кора и почва менее «стабильны». К тому же эпифитным и эпигейным видам часто приходится

конкурировать за субстрат с мохообразными и сосудистыми растениями, в результате чего они чаще переходят на другие типы субстратов. Низким процентом специфичности характеризуются древесина, растительные остатки и мохообразные.

Таким образом, в лишенофлоре хребта Кодар представлены все основные эколого-субстратные группы лишайников и родственных им грибов, среди которых преобладают группы эпилитных, эпигейных и эпибриофитных лишайников. Такое распределение видов по эколого-субстратным группам обусловлено широтным положением, горным характером местности и наличием на Кодаре высотной поясности. Самым специфичным типом субстрата являются талломы лишайников, что связано с высокой избирательностью лишенофильных грибов и лишайников по отношению к хозяину. Высоким уровнем специфичности обладают каменистые субстраты. Кора и почва, по сравнению с каменистыми субстратами, менее стабильны и специфичны.

5.5. Эколого-ценотический анализ. Распределение лишайников по типам местообитаний зависит от ряда биотических и абиотических факторов, главными из которых являются: освещенность, влажность, наличие подходящих субстратов. В районе исследования есть высотная поясность, и каждый пояс будет существенно различаться по характеру действия перечисленных факторов, следовательно, и по видовому составу лишайников. Наличие высотной поясности обуславливает высокое ценотическое разнообразие в регионе.

Каждый пояс отличается от других по преобладанию в нём одной или нескольких эколого-субстратных групп. Например, для лесного пояса характерно преобладание эпифитных и эпиксильных лишайников, в подгольцовом поясе почти в равной степени представлены эпилитные и эпигейные виды, а гольцовый характеризуется преобладанием эпилитных лишайников (табл. 5). Лишайники в подгольцовом и гольцовом поясах находятся в более жёстких условиях окружающей среды (резкий перепад температур, конкуренция между видами, прямое воздействие солнечной радиации, разная степень увлажнения), что приводит к ослаблению некоторых видов и, как следствие, поселению на них лишенофильных грибов и лишайников.

Географический анализ специфичных для поясов групп видов показывает, что в лесном поясе ведущие позиции занимают виды бореального, мультизонального и неморального элементов. В подгольцовом поясе большинство видов распределяется между арктоальпийским, мультизональным и бореальным элементами; в гольцовом доминируют представители арктоальпийского и мультизонального элементов (табл. 6).

Распределение числа видов в каждом из поясов и общих видов в парах поясов по эколого-
субстратным группам

	Эпилиты	Эпигейды	Эпифитофиты	Эпифиты	Эпиксилы	Эпифито- реликвиты	Лихенофильные грибы и лишайники	Всего
Лесной	109(1)	71	97	135(1)	88	8	18	328(2)
Подгольцовый	151(1)	133(1)	126	92	86	21	42	398(1)
Гольцовый	211(5)	154(1)	116	42	58	23	41	437(5)
Виды, отмеченные только в одном из поясов								
Лесной	31	7	20	54(1)	17	-	11	122(1)
Подгольцовый	23	10	7	6	5	1	20	67
Гольцовый	89(3)	36	19	-	4	6	25	167(3)
Общие виды в парах поясов								
Лесной и подгольцовый	21	13	29	50	31	3	6	88
Лесной и гольцовый	15(1)	8	7	6	4	-	-	27(1)
Подгольцовый и гольцовый	65(1)	67(1)	49	11	14	12	15	152(1)
Общие виды для всех трёх поясов								
Лесной, подгольцовый и гольцовый	42	43	41	25	36	5	1	91

Примечание: в таблице указано – число видов (разновидностей).

Благодаря наличию выраженной высотной поясности район исследований является ценотически богатым. Можно проследить, как снизу вверх флора меняется от бореальной к арктоальпийской, от преобладания эпифитов и эпиксиллов к доминированию эпилитов и эпигейдов.

5.6. Анализ жизненных форм. В данной работе использована многоуровневая иерархическая система жизненных форм (Голубкова, 1983; Голубкова, Бязров, 1989; Бязров, 2009).

Все виды, обнаруженные на хребте Кодар, отнесены к 3 отделам, 4 типам, 8 классам, 16 группам и 17 подгруппам жизненных форм. Среди типов жизненных форм преобладают плагиотропные, которые объединяют 75,4% всей выявленной лихенофлоры (538 видов). Ортотропные и плагио-ортотропные типы жизненных форм отличаются бедностью видового

Распределение видов по географическим элементам в каждом поясе

	Мультизо- нальный	Арктоальпий- ский	Бореальный	Неморальный	Монтанный	Аридный	Всего
Лесной	131(1)	45	75(1)	25	6	4	328(2)
Подгольцовый	149	121	57	6	9	1	398(1)
Гольцовый	150(3)	170	33	-	15	10	437(5)
Виды отмеченные только в одном из поясов							
Лесной	26	9	30(1)	21	1	2	122(1)
Подгольцовый	11	17	10	2	-	-	67
Гольцовый	36(2)	70	8	-	6	7	167(3)
Общие виды в парах поясов							
Лесной и подгольцовый	40	8	26	4	1	-	88
Лесной и гольцовый	16(1)	4	4	-	1	2	27(1)
Подгольцовый и гольцовый	49	72	6	-	5	1	152(1)
Общие виды для всех трёх поясов							
Лесной, подгольцовый и гольцовый	49	24	15	-	3	-	91

Примечание: в таблице указано – число видов (разновидностей).

состава и насчитывают 55 и 51 вид соответственно (7,7% и 7,1%). Лихенофильные грибы (69 видов, 9,6%) и один вид лихенофильного лишайника (*Caloplaca epithallina*, 0,1%) не были отнесены ни к одной из групп, поскольку их таллом полностью погружён в таллом лишайника-хозяина и неотделим от него.

Среди всех групп жизненных форм первое место по числу видов занимает группа однообразно-накипных (рис. 9), которая включает в себя 42,2% от выявленной лихенофлоры (301 вид). В составе этой группы преобладают виды с ареализованным талломом (148 видов, 49,2% от числа видов в группе однообразно-накипных). Преимущественно это эпилитные лишайники, для которых эта форма таллома является наиболее эффективным приспособлением к жизни на твёрдых каменистых субстратах.

Группа рассечённолопастных ризоидальных занимает второе место по числу видов (76 видов, 53,9% от общего числа видов в классе листоватых) (рис. 9). Здесь в равной степени представлены как эпифитны, так и эпилитны, и обитают они в самых разных местообитаниях. Довольно разнообразна по числу видов широколопастная ризоидальная форма (40 видов, 28,4%). Почти все представители этой жизненной формы связаны с лесными ценозами, и лишь некоторые из них встречаются в тундровой зоне.

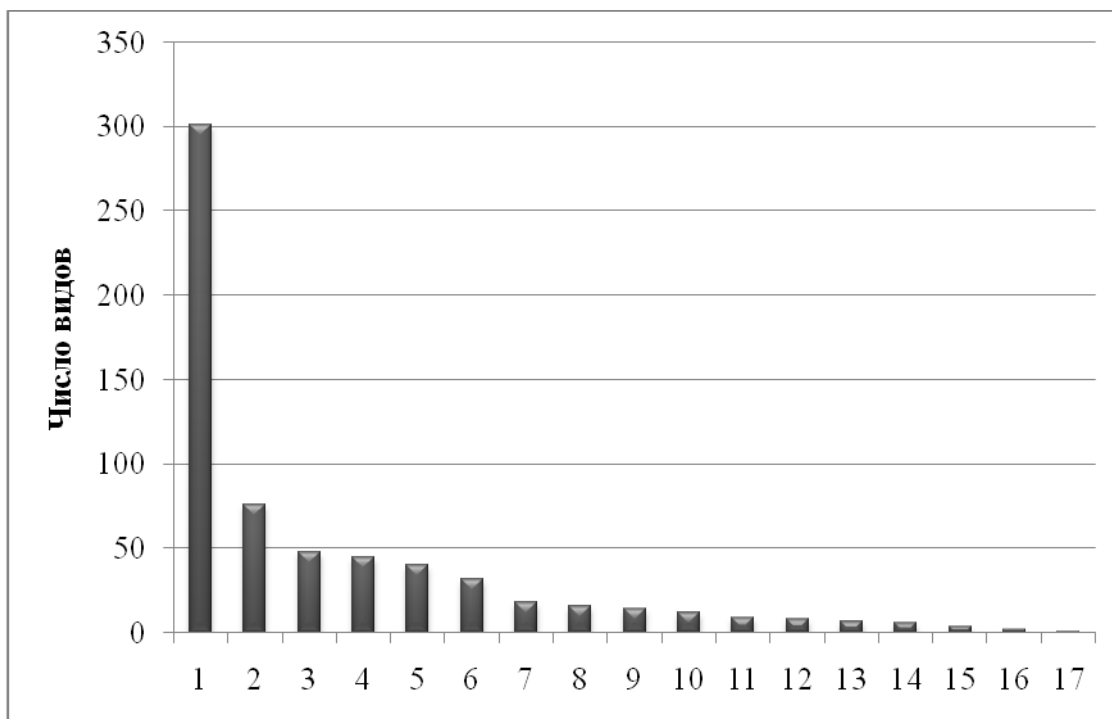


Рис. 9. Распределение видов лишайников и близкородственных грибов по группам жизненных форм: 1 – однообразно-накипные, 2 – рассечённолопастные ризоидальные, 3 – чешуйчатые, 4 – шило- или сцифовидные, 5 – широколопастные ризоидальные, 6 – кустистые прямостоячие, 7 – эндофлеоидные, 8 – умбиликатно-листоватые, 9 – диморфные, 10 – кустистые повисающие, 11 – эндолитные, 12 – вздутолопастные неризоидальные, 13 – накипные карликово-кустистые, 14 – кустисто-разветвлённые, 15 – кустистые стелющиеся, 16 – умбиликатно-накипные, 17 – свободноживущие рассечённолопастные.

Ортотропные жизненные формы представлены в основном группой кустистых прямостоячих (32 вида, 58,2% от общего числа ортотропных форм) и кустистых повисающих (12 видов, 21,8%). Кустистые прямостоячие формы широко распространены в горных тундрах, на склонах с каменными россыпями и заболоченных местностях и представлены эпигейными лишайникам. Кустистые повисающие – наиболее характерны для лесных ценозов и представлены эпифитами.

Плагิโอ-ортотропные жизненные формы отличаются бедностью видового состава и представлены исключительно видами из рода *Cladonia* (51 вид, 7,1% от выявленной лишенофлоры). Виды этого рода широко распространены в лесных и высокогорных ценозах.

ГЛАВА 6. НОВЫЕ НАХОДКИ РЕДКИХ И ОХРАНЯЕМЫХ ВИДОВ ЛИШАЙНИКОВ

Среди выявленного списка, который включает 714 видов и 6 разновидностей лишайников и родственных им грибов, 342 вида и 3 разновидности (47,9% от выявленной лишенофлоры) являются новыми для хребта Кодар. Из них *Plectocarpon melanothaleae* новый для Северного полушария, *Bacidia reagens* – для Евразии, 15 видов – для России, 3 вида – для Азии, 54 вида и 1 разновидность – для Южной Сибири, 178 видов и 1 разновидность – для Станового

нагорья. Для малоизвестных и редких видов в России обсуждается распространение и причины редкости.

В ходе исследований на хребте Кодар были выявлены новые местонахождения 11 видов из Красной книги Забайкальского края, 7 из которых занесены в Красную книгу РФ (2008). Из числа выявленных и охраняемых в Забайкальском крае, 2 вида – *Coccocarpia erythroxyli* и *Normandina pulchella* – являются новыми для Каларского района, а *Placopsis cribellans* впервые упоминается для хребта Кодар. Кроме того, 8 видов из числа новых для Забайкальского края (*Gyalolechia lenae*, *Lichenomphalia hudsoniana*, *Lobaria isidiosa*, *L. linita*, *Pannaria conoplea*, *Parmelia shinanoana*, *Parmelina yalungana*, *Scytinium fragrans*) рекомендованы к включению в список охраняемых.

На территории хребта Кодар были отмечены несколько интересных местообитаний лишайников, с которыми связан целый ряд интересных лихенологических находок. К таким местообитаниям относятся Леприндинское плато, левый приток р. Сюльбан – руч. Олений рог, долина р. Анарга и ручей, который находится к западу от неё.

По заявлению главы Минприроды России С. Е. Донского от 25 ноября 2015 г. (Сайт..., 2015), в Каларском районе Забайкальского края планируется создать национальный парк «Кодар» общей площадью 310 тыс. га. Результаты настоящего исследования могут быть использованы для научного обоснования необходимости создания национального парка «Кодар» и охраны ценных экотопов, поскольку все местонахождения редких и охраняемых видов находятся на территории планируемого парка.

ВЫВОДЫ

1. Всего на территории хребта Кодар было выявлено 714 видов и 6 разновидностей лишайников и родственных им грибов, относящихся к двум отделам, 9 классам, 11 подклассам, 27 порядкам, 79 семействам и 246 родам. Основу лихенофлоры составляют представители порядка *Lecanorales* (258 видов, 36,2% от общего числа видов), что характерно для большинства лихенофлор умеренной Голарктики.

2. Ведущими семействами по числу видов являются *Parmeliaceae* (79 видов, 11% от общего числа видов), *Cladoniaceae* (56 видов, 7,7%), *Lecanoraceae* (47 видов, 6,5%), *Lecideaceae* (40 видов, 5,6%), *Physciaceae* (38 видов, 5,3%), *Teloschistaceae* (37 видов, 5,3%), *Rhizocarpaceae* (33 вида, 4,6%), *Stereocaulaceae* (25 видов, 3,5%), *Peltigeraceae* (21 вид, 2,9%), *Ramalinaceae* (20 видов, 2,8%), которые включают в себя 55,2% от общего видового состава (396 видов). Из 246 родов три обладают значительным видовым разнообразием – *Cladonia* (51 вид, 7,2%), *Rhizocarpon* (32 вида, 4,4%) и *Lecanora* (28 видов, 3,8%).

3. Специфика и своеобразие лихенофлоры хребта Кодар в сравнении с другими лихенофлорами Южной Сибири отражены в большом количестве эпилитных лишайников из семейств *Lecideaceae* и *Rhizocarpaceae*, а также родов *Lecanora*, *Pertusaria*, *Caloplaca*, *Aspicilia*. Выявленный уровень видового разнообразия лишайников исследуемой территории по нашим оценкам составляет примерно 70%.

4. Большое влияние на распределение видов по географическим элементам оказывает высотная поясность. Так, в лихенофлоре исследуемого региона, кроме мультизонального элемента (227 видов, 38,7% от общего анализируемых видов), ведущую роль играет арктоальпийский элемент (204 вида, 34,8%). Значительную роль в сложении видового состава играют также виды бореального элемента (99 видов, 16,9%). Участие других элементов придаёт лихенофлоре своеобразие и уникальность.

5. В лихенофлоре хребта Кодар преобладают виды с мультирегиональным (309 видов, 50,3% от числа анализируемых видов) и евразо-американским (217 видов, 35,3%) распространением, что говорит о низком уровне спецификации на макрорегиональном уровне. Специфику и уникальность исследуемой лихенофлоры определяют виды с евразийским (27 видов, 4,4%), азиатско-американским (19 видов, 3,1%) и азиатским (11 видов, 1,8%) распространением, которые включают в себя большую долю редких видов.

6. Среди эколого-субстратных групп по числу видов преобладают группы эпилитных, эпигейных и эпибриофитных лишайников. Бедность эпифитной лихенофлоры связана с тем, что в районе исследований распространены относительно молодые лиственничные леса с небольшим участием других древесных пород. Самым специфичным типом субстрата являются талломы лишайников, что связано с высокой избирательностью лихенофильных грибов и лишайников по отношению к хозяину. Высоким уровнем специфичности обладают каменистые субстраты. Кора деревьев и кустарников и почва характеризуются меньшими значениями специфичности.

7. Благодаря наличию выраженной высотной поясности район исследований является ценологически богатым. Каждый пояс обладает своим характерным набором видов и отличается от других по преобладанию в нём определённых эколого-субстратных групп и географических элементов. Можно проследить, как с набором высоты лихенофлора меняется от бореальной к арктоальпийской, от преобладания эпифитов и эпиксиллов к доминированию эпилитов и эпигейдов.

8. Все виды, обнаруженные на хребте Кодар, отнесены к 3 отделам, 4 типам, 8 классам, 16 группам и 17 подгруппам жизненных форм. Наибольшее число плагиотропных лишайников принадлежит к классу накипных (392 вида, что составляет 54,9% от выявленного числа видов). Листоватые жизненные формы представлены 141 видом (19,7%). Ортоотропные (55 видов, 7,7%)

и плагио-ортотропные (51 вид, 7,1%) жизненные формы отличаются бедностью видового состава. Среди накипных лишайников преобладают виды с ареалированным слоевищем (148 видов, 20,7% от общего числа видов).

9. В составе выявленного списка видов 342 вида и 3 разновидности (47,9% от выявленной лишенофлоры) являются новыми для хребта Кодар. Из них 1 вид – новый для Северного полушария, 1 вид – для Евразии, 15 видов – для России, 3 вида – для Азии, 54 вида и 1 разновидность – для Южной Сибири, 178 видов и 1 разновидность – для Станового нагорья.

10. В пределах хребта Кодар были выявлены новые местонахождения 11 видов лишайников из Красной книги Забайкальского края, из которых 7 занесены в Красную книгу РФ. Кроме того, 8 видов из числа новых для Забайкальского края, рекомендованы к включению в список охраняемых.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК

1. **Чесноков С. В.**, Лиштва А. В. Лишайники хребта Кодар: дополнение к флоре лишайников Витимского заповедника // Известия Иркутского государственного университета. – 2016. – Т. 15. – С. 37-46.
2. **Chesnokov S.**, Konoreva L. Additions to the Lichen Biota of SE Siberia: records from the Stanovoye Nagor'e Highlands (Trans-Baikal Region, Russia) // Polish Botanical Journal. – 2015. – Vol. 60. No. 2. – P. 203-216.
3. Konoreva L. A., **Chesnokov S. V.**, Davydov E. A. Stictis and Schizoxylon (Stictidaceae, Ostropales) in Russia // Herzogia. – 2016. – Vol. 29. No. 2. – P. 706-711.
4. Vondrák J., Frolov I., Davydov E. A., Urbanavichene I., **Chesnokov S.**, Zhdanov I., Muchnik E., Konoreva L., Himelbrant D., Tchabanenko S. The extensive geographical range of several species of Teloschistaceae: Evidence from Russia // The Lichenologist. – 2016. – Vol. 48. No. 3. – P. 171-189.
5. Zhurbenko M. P., **Chesnokov S. V.**, Konoreva L. A. Lichenicolous fungi from Kodar Range, Trans-Baikal Territory of Russia // Folia Cryptog. Estonica, Fasc. – 2016. – Vol. 53. – P. 9-22.

Статьи в прочих изданиях

6. Герасимова Ю. В., Конорева Л. А., **Чесноков С. В.** Первая находка *Bacidia reagens* (Ramalinaceae) для Евразии // Новости систематики низших растений. – 2014. – Т. 48. – С. 230-232.
7. **Чесноков С. В.**, Конорева Л. А., Андреев М. П. Лишайники Леприндинского плато (хребет Кодар, Забайкальский край) // Тезисы докладов III(XI) Международной Ботанической

- Конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (4-9 октября 2015 г.). Микология и лихенология. – СПб.: БИН РАН, 2015. – С. 42.
8. **Чесноков С. В.**, Конорева Л. А., Андреев М. П. Лишайники хребта Кодар: история изучения и современное состояние исследований // Лихенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований. Программа и труды Второй Международной конференции, посвящённой 300-летию Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и 100-летию Института споровых растений (Санкт-Петербург, 5-8 ноября 2014 г.). – СПб., 2014. – С. 235-240.
 9. **Chesnokov S. V.**, Konoreva L. A. The Lichens of Stanovoye Highlands // XIX Symposium of the Baltic Mycologists and Lichenologists. Programme and abstracts. Šķēde, Talsi region, Latvia, 22-26 September, 2014. – P. 12.
 10. Konoreva L., **Chesnokov S.** *Micarea submilliaria* (Nyl.) Coppins new to Russia and Asia from Transbaikal Region // The 8th IAL Symposium Lichens in Deep Time August 1–5, 2016 Helsinki, Finland. – 2016. – P. 145.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю, Л. А. Коноровой, за большое терпение и поддержку, оказанную на протяжении всего периода исследований и, особенно, на начальных этапах работы. За ценные замечания, сделанные в ходе написания диссертации, благодарен М. П. Андрееву, Д. Е. Гимельбранту и Е. Э. Мучник. За помощь в определении лишайников и родственных им грибов – Д. Е. Гимельбранту, И. С. Степанчиковой, И. В. Фролову, J. Vondrák, Е. А. Давыдову, А. Г. Паукову, Л. С. Яковченко, М. П. Журбенко, О. А. Катаевой, Ю. В. Герасимовой. Особая признательность – В. С. и Н. И. Рыжим, туристам и краеведам, оказавшим огромную помощь в организации экспедиций в труднодоступные районы.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» и грантов РФФИ № 14-04-01411 и 15-04-05971.

Подписано в печать 22. 03.17. Формат 60*84 1/16.
Бумага офсетная. Печать цифровая. Печ. л. 1,75.
Тираж 100 экз. Заказ 25.

Отпечатано с готового оригинал-макета.
Издательство СПбГЭТУ «ЛЭТИ»
197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 5
Тел.: (812) 346-28-56