

На правах рукописи

**Конева Вера Викторовна**

**ФЛОРА ЛИШАЙНИКОВ ОБЬ-ЧУЛЫМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ**

03.00.05 - ботаника

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Томск – 2004

Работа выполнена на кафедре ботаники Томского государственного университета, в лаборатории биогеоценологии НИИ биологии и биофизики при ТГУ и в лаборатории низших растений Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск.

Научный руководитель: доктор биологических наук,  
профессор Н.В. Седельникова

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
ст. науч. сотр. Е.Е. Тимошок

кандидат биологических наук,  
ст. науч. сотр. С.А. Пристяжнюк

Омский государственный педагогический университет

Ведущая организация:

Защита состоится 22 декабря 2004 года в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при Томском государственном университете по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Томского государственного университета

Автореферат разослан 22 ноября 2004 года.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук

С.П. Кулижский

## Введение

### Актуальность темы и краткая история предыдущих исследований.

В условиях постоянно увеличивающегося негативного воздействия человека на окружающую природную среду поддержание и сохранение биологического разнообразия стало одной из первоочередных задач науки. Наряду с высшими сосудистыми растениями и мохообразными большую роль в составе растительных сообществ играют лишайники – неотъемлемые компоненты почти всех биогеоценозов. Они образуют разнообразные сообщества, зачастую в условиях, мало пригодных для более высокоорганизованных растений. Однако территория Сибири в лихенологическом отношении изучена неравномерно. Причиной этого, в известной мере, является прочно утвердившееся представление о малой специфичности и относительной бедности бореальных лишайнофлор равнинных территорий Сибири. В этом отношении Обь-Чулымское междуречье и прилегающие районы (в административном отношении юго-восток Томской области) не стали исключением.

Территория Обь-Чулымского междуречья с прилегающими районами, расположенная на стыке Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной страны, представляет собой большой интерес для изучения флоры и растительности. Однако если флора высших сосудистых растений изучена в достаточной степени, то лишайникам уделялось незаслуженно мало внимания.

В начале двадцатого века разрозненные сведения о лишайниках, собранных в различных районах Томской губернии, можно найти в геоботанических работах П.И. Соколова (1904), Н.И. Кузнецова (1915). В своей работе П.И. Соколов для бальничков тайги в Мариинско-Чулымском районе приводит 21 вид лишайников. Для южных и юго-восточных частей бывшей Томской губернии Н.И. Кузнецов указывает 30 видов лишайников, в основном кустистых и листоватых, собранных на почве в бору; на торфе и на коре сосен в рямовом сообществе верхового болота, а также на скальных выходах по берегам реки Томь.

В 1915 году Л.И. Савич публикует работу по результатам целенаправленных лихенологических исследований, где приводит данные о 45 видах в 50 формах. Коллекция была собрана в окрестностях города Новониколаевска Томской губернии (теперь г. Новосибирск). Позднее, в обстоятельном обзоре верховых болот Васюганья, А.Я. Бронзов (1930) упоминает 9 видов кустистых и 1 вид накипного напочвенных лишайников. С.И. Глуздаков (1965а) в своем первом сообщении по лишайникам Приобья приводит данные о 21 виде лишайников, собранных в районах Новосибирской ГЭС (Новосибирская область). Второе его сообщение об “эпифитных лишайниках лесных ценозов Приобья” касается распределения их в растительных сообществах, всего упоминается 15 видов лишайников. Исследования проводились на обширной территории Средней Оби между 55 и 65° (1965б). Большой интерес представляет собой работа Н.И. Сухининой о лишайниках рода *Usnea* в Томской области (1973), где она приводит сведения о 18 видах, собранных ею в окрестностях с. Плотниково Бакcharского района (левобережье реки Обь). Не менее интересна работа А.А. Храмова и В.И. Валущего, в которой они при характеристике лесных и болотных фитоценозов восточного Васюганья, по определением Н.И. Сухининой, упоминают об обнаружении 191 вида лишайников, а приводят список из 99 видов с эколого-фитоценологическим анализом для наиболее обильных и распространенных видов.

Перечисленные работы по инвентаризации лишайников не затрагивают всей территории Обь-Чулымского междуречья и прилегающих районов, за исключением ранних работ Н.И. Кузнецова. Тем не менее, в последние годы появились работы, посвященные изучению лишайников указанной территории.

Планомерное изучение флоры лишайников Обь-Чулымского междуречья и прилегающих территорий было начато автором в 1996 году с определения гербарной коллекции напочвенных лишайников. По результатам исследования, Е.Д. Лапшина и В.В. Руденко публикуют работу (1997) о напочвенных макролишайниках верховых болот лесной зоны Западной Сибири, где приводят сведения о 32 видах лишайников. В 2000 году автор настоящей работы указывает 9 видов рода *Peltigera* для согровых сообществ Томской области (Руденко, 2000).

Для согровых лесов северной части Обь-Томского междуречья Н.М. Ковалева (2001) приводит данные о 47 видах эпифитных лишайников. В том же году вышла совместная работа С.П. Ефремова и Н.М. Ковалевой (2001), посвященная лихенофлоре олиготрофного болотного массива Томской области. Авторы публикуют список из 94 видов лишайников, по результатам исследований, проведенных в окрестностях поселка 86 Квартал Обь-Томского междуречья. В другой работе Н.М. Ковалева (2002) для гидроморфных комплексов Томской области, по материалам, собранным в северной части междуречья Оби и Томи на территории Тимирязевского лесхоза Томской области, упоминает о нахождении 277 видов, без приведения списка. Для согровых лесов этой же территории Н.М. Ковалева (2004) публикует список из 189 видов лишайников.

Почти во всех перечисленных публикациях, за исключением работы Н.И. Кузнецова (1915), отсутствовали данные о лишайниках скалистых обнажений, кроме того, они не давали полной картины о составе и структуре лихенофлоры обширной территории Обь-Чулымского междуречья. В связи с этим и была поставлена задача провести как можно более полную инвентаризацию лишайников, являющихся показателями жизненной активности и относительной устойчивости фитоценозов.

**Цель и задачи исследования.** Целью настоящей работы является лихенофлористическая характеристика Обь-Чулымского междуречья. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Полное выявление видового состава лишайников Обь-Чулымского междуречья и составление конспекта флоры лишайников исследуемой территории.
2. Проведение таксономического, географического, экологического и биоморфологического анализов для

выявления особенностей флоры лишайников Обь-Чулымского междуречья.

3. Изучение распределения лишайников в пределах растительных сообществ.

4. Выявление редких и исчезающих видов лишайников и разработка рекомендаций по их охране.

**Материалы и методика работы.** Материалом для данной работы послужили гербарные образцы лишайников, собранные автором во время экспедиционных работ 1997 – 2004 гг., а также сотрудниками, студентами и аспирантами кафедры ботаники Томского государственного университета и сотрудниками Главного управления природных ресурсов и охраны окружающей среды МПР России по Томской области. В ходе флористических исследований было обработано и определено около 5 тысяч образцов. Кроме того, использовались некоторые литературные данные (Ковалева, 2001, 2004).

Обработка материалов и определение видов проводились автором на базе лаборатории биогеоценологии НИИ ББ, кафедры ботаники Томского госуниверситета, а также в лаборатории низших растений ЦСБС СО РАН по традиционному сравнительному анатомо-морфологическому методу с использованием стандартных химических реактивов.

**Защищаемые положения.** Представляя результаты проведенного исследования, мы выносим на защиту следующие положения:

1. Лихенофлора Обь-Чулымского междуречья является типичной бореальной лихенофлорой Голарктики и одновременно отражает региональные особенности видовой разнообразия.

2. Основу флоры лишайников составляет бореальный географический элемент; присутствие монотанных видов связано с влиянием гор Южной Сибири; участие неморальных видов объясняется расположением изучаемой территории на юге лесной зоны, в растительных сообществах которой представлены различные листовенные породы; арктоальпийские и гипоарктомонотанные виды в составе лихенофлоры являются гляциальными реликтами, сохранившимися в основном в условиях болот, каменистых обнажений, крутых речных склонов.

3. Экологические и биологические спектры флоры лишайников являются отражением существующих природных условий.

4. Общее количество видов лишайников, участвующих в фитоценозе, зависит от характера самого растительного сообщества, условий его существования, а также от разнообразия и количества субстратов, пригодных для обитания лишайников.

**Научная новизна и практическая значимость.** Впервые проведено полное лихенофлористическое исследование территории, в результате которого выявлен видовой состав и составлен конспект флоры лишайников Обь-Чулымского междуречья, включающий 425 видов из 1 класса, 13 порядков, 48 семейств и 101 рода, причем для 19 видов из трех семейств нет определенных порядков, а для двух видов нет ни семейств, ни порядков. Из них 185 видов для данной территории приводятся впервые. Определены новые для России, Сибири и Азии виды. Два вида: *Verrucaria keisslerii* Szat., *V. murorum* (Arnold) Lindau – новые для России и Азии; шесть видов: *Endocarpon psorodeum* (Nyl.) Th. Fr., *Lecanactis amylacea* (Ehrh.) Arnold, *Lecanora nitens* (Pers.) Nyl., *Ochrolechia arborea* (Krey.) Almb., *Verrucaria maculiformis* Krempelh., *V. onegensis* Vain. – новые для Сибири и Азии; один вид *Verrucaria subumbrinula* Vain. – новый для территории Сибири. Впервые изучены особенности лихенофлоры Обь-Чулымского междуречья на основе таксономического, географического, экологического анализов. Впервые для данной территории приводятся данные по распределению лишайников в растительных сообществах, их приуроченности к определенным условиям местообитаний. Установлено, что 145 видов (34 %) являются редкими на исследуемой территории. Из них 20 видов объявлены исчезающими и уязвимыми, рекомендованными к охране. Кроме указанных видов, для Обь-Чулымского междуречья зарегистрировано несколько местонахождений *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., лишайника, занесенного в Красную книгу РФ в качестве уязвимого вида. Данные по лихенофлоре территории могут быть использованы при составлении различных определителей, сводок по флорам лишайников в пределах регионов или страны.

**Апробация работы и публикации.** Основные результаты исследования были представлены на заседаниях кафедры ботаники ТГУ, на научных конференциях студентов и молодых ученых “Старт в науку” (Томск, 1998, 2000, 2001 гг.), на Региональной научной конференции “Состояние и перспективы развития гербариев Сибири” (Томск, 8-9 апреля 1997 г.), на II Российской научной конференции “Проблемы изучения растительного покрова Сибири” (Томск, 24-26 апреля, 2000 г.), на Первой Российской Лихенологической Школе и Международном Симпозиуме молодых Лихенологов “Арктоальпийская флора. Охрана лишайников” (Апатиты, 2000).

По материалам диссертации опубликовано 9 работ, в том числе и в рецензируемых журналах.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы, включающего 230 названий (в том числе 70 на иностранных языках), и 1 приложения. Работа изложена на 229 страницах машинописного текста, включает 6 таблиц и 35 рисунков.

**Благодарности.** За огромную помощь в работе и в определении, за обучение, ценные консультации автор искренне признателен своему учителю Нелле Васильевне Седельниковой, профессору, доктору биологических наук. Большую помощь при определении и обучении особенностям определения лишайников оказал Г.П. Урбанавичюс. Самую искреннюю благодарность за постоянную поддержку и помощь автор выражает сотруднику лаборатории НИИ ББ Е.Я. Мульдьярову, а также сотрудникам кафедры ботаники А.Л. Борисенко, А.С. Ревушкину, Е.П. Прокопьеву, А.И. Пяку, И.И. Волковой, Е.Д. Лапшиной, А.А. Звереву. Глубокую благодарность выражаю членам семьи за огромную помощь, понимание и поддержку.

## **ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ**

Область наших исследований охватывает Обь-Чулымское междуречье и прилегающие к нему территории. Это юго-восточные районы Томской области, к числу которых относятся: Асиновский, Зырянский, Кривошеинский, Молчановский, Тегульдетский и Томский районы.

Исследуемая территория отличается большим геоморфологическим разнообразием. Она расположена в месте сопряжения северных отрогов Алтае-Саянской горной системы с Чулымо-Енисейским бассейном, Томь-Колыванской складчатой зоны с сильно заболоченной Западно-Сибирской равниной (Рагозин, 1951). Абсолютные отметки изменяются от 258 м до 120 м над уровнем моря. Максимальная абсолютная высота приурочена к юго-востоку области, куда входят крайние северные и северо-западные отроги Кузнецкого Алатау, составляющие на крайнем юго-востоке Томской области водораздел между реками Томь и Яя (Григор и др., 1962). На юге и юго-востоке территории исследования отмечаются обнажения коренных пород и пород осадочного чехла (Иванов, 1956.; Врублевский и др., 1987). Основными формами рельефа на рассматриваемой территории являются долины крупных рек и их притоков. Наиболее крупные – Обь, Томь, Чулым, Четь, Кия, Яя, Чай. Основными почвообразующими породами Обь-Чулымского междуречья и прилегающих территорий являются покровные лессовидные глинистые и тяжелосуглинистые карбонатные отложения перигляциальной области, а на территории Обь – Томского междуречья преобладают аллювиальные отложения: преимущественно пески и реже легкие суглинки (Уфимцева, 1974; Непряхин, 1977).

Климат территории является умеренно-континентальным, со значительной годовой амплитудой температур воздуха, коротким теплым, иногда жарким летом, холодной продолжительной зимой. Распределение осадков по территории и временам года очень неравномерное.

Обь-Чулымское междуречье и прилегающие территории расположены на крайнем юго-востоке Западно-Сибирской равнины, которая по геоботаническому районированию относится к Западно-Сибирской макроравнине (Шумилова, 1962). Район исследований расположен в пределах подзоны южной тайги, для которой характерно широкое распространение темнохвойных (пихтовых и кедрово-пихтово-еловых) лесов, представляющих зональный тип растительности, с повсеместной, довольно значительной примесью вторичных березовых и осиновых лесов, и подзоны березово-осиновых мелколиственных лесов (Шумилова, 1962). Также широко распространены сосновые леса, которые обычно формируются на песчаных почвах ложбин древнего стока. На южных склонах р. Томи встречаются участки остепненных лугов. По сравнению с Западной Сибирью, районы Обь-Чулымского междуречья характеризуются сравнительно небольшой заболоченностью. Болота сконцентрированы в основном в долинах и поймах рек, где преобладают низинные древесные, древесно-травяные и осоково-гипновые массивы. На песчаных отложениях речных террас и ложбин древнего стока распространены моховые болота переходного и верхового типов (Львов, 1987).

## **ГЛАВА 2. КОНСПЕКТ ФЛОРЫ ЛИШАЙНИКОВ ОБЬ-ЧУЛЫМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ**

Конспект флоры включает 425 видов. Из них 185 видов для данной территории приводится впервые. Подавляющее большинство видов относится к классу Ascomycotina, за исключением двух видов, для которых систематическое положение не определено.

Названия таксонов даны согласно “Определителю лишайников СССР” (I-V вып.), “Определителю лишайников России” (VI-VII вып.) с учетом современных изменений в работе О.В. Пурвиса и др. (Purvis et al., 1992) и сводке Р. Сантессона (Santesson, 1993). Объемы порядков, семейств и родов даны в соответствии с работой Eriksson et Hawksworth (1998), хотя объемы семейства Parmeliaceae приводятся согласно сводке Hawksworth et al. (1995).

В конспекте лишенофлоры для каждого вида указывается зонально-географическая приуроченность, субстратная группа и жизненная форма, в которой данный вид встречается наиболее часто. Для однократно зарегистрированных и некоторых редких видов приводятся полные данные полевых этикеток. Подробная субстратная приуроченность для каждого вида приводится в приложении 1.

## **ГЛАВА 3. АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЛИШАЙНИКОВ ОБЬ-ЧУЛЫМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ**

### **3.1. Таксономический анализ**

В составе флоры лишайников Обь-Чулымского междуречья, как отмечено выше, зарегистрировано 425 видов из 101 рода, 48 семейств и 13 порядков, причем для 19 видов из трех семейств нет определенных порядков, а для двух видов нет ни семейств, ни порядков. Лишайниковый коэффициент (ЛК), рассчитанный для изученных районов, составляет 0.45, что является характерным для лишенофлор умеренной Голарктики и говорит о достаточно полном выявлении лишенофлоры. Систематический спектр лишенофлоры показывает, что в ее составе представлены виды из 13 порядков: Arthoniales, Dothideales, Gyalectales, Lecanorales, Leotiales, Lichinales, Ostropales, Peltigerales, Pertusariales, Pyrenulales, Teloschistales, Trichosphaeriales, Verrucariales. Основу лишенофлоры составляют лишайники порядка Lecanorales, который включает 284 вида (66.8 %), это представители 22 семейств и 59 родов. Остальные 12 порядков насчитывают 119 видов (28 %).

Среднее число видов в семействе 8.9. Уровень видового богатства выше этого показателя имеют 15 семейств, охватывающие 348 видов (81.9 %) (таблица 1). Одного вида не хватило семейству Roscellaceae (8 видов), чтобы войти в число ведущих. По два вида имеют 8 семейств, а по одному – 19 семейств.

Состав ведущих семейств лишенофлоры Обь-Чулымского междуречья показывает, что они характерны для лишенофлор лесных районов Голарктики. Так, лидирующие позиции семейств, Parmeliaceae, Cladoniaceae, Lecanoraceae, Physciaceae, Peltigeraceae, Caliciaceae, подчеркивают бореальность флоры лишайников данной территории.

Таблица 1. Спектр ведущих по числу видов семейств в лишенофлоре Обь-Чулымского междуречья

Место во флоре	Семейство	Число видов		Число родов
		абсолютное	доля во флоре, %	
1	Parmeliaceae	66	15.53	17
2	Cladoniaceae	45	10.58	2
3–4	Lecanoraceae	35	8.24	4
3–4	Physciaceae	35	8.24	7
5	Verrucariaceae	32	7.53	5
6	Bacidiaceae	21	4.94	6
7	Teloschistaceae	19	4.47	2
8	Peltigeraceae	16	3.76	1
9–10	Pertusariaceae	13	3.06	2
9–10	Ramalinaceae	13	3.06	1
11–13	Acarosporaceae	11	2.59	2
11–13	Arthoniaceae	11	2.59	2
11–13	Caliciaceae	11	2.59	2
14–15	Collemataceae	10	2.35	2
14–15	Coniocybaceae	10	2.35	2
	Всего	348	81.88	57

Специфической особенностью лишенофлор лесных районов умеренной Голарктики является высокое положение в них семейств, объединяющих значительное количество эпифитных лишайников (к примеру, семейства Parmeliaceae, Physciaceae), а также семейств, виды которых играют большую роль в почвенном покрове лесных и болотных растительных сообществ, – Cladoniaceae, Peltigeraceae (Голубкова, 1983; Седельникова, 1990). Большой удельный вес в лишенофлоре семейств Verrucariaceae и Acarosporaceae может показаться неожиданным, поскольку большинство их представителей является аридным. Однако виды этих семейств довольно редки и встречаются исключительно на каменистых обнажениях по берегам малых и более крупных рек по крайнему югу и юго-востоку территории Обь-Чулымского междуречья. Как правило, это склоны западной и юго-западной экспозиции. Ведущее положение семейств Collemataceae и Ramalinaceae является специфической особенностью древнесредиземноморских флор (Голубкова, 1983; Седельникова, 2001), поскольку Средиземноморская область и приокеанические районы Европы относятся к числу областей интенсивного видообразования рода Collema (Окснер, 1956; Голубкова, 1983), а Средиземноморье является центром развития рода Ramalina. Кроме того, высокое положение семейств Bacidiaceae и Arthoniaceae, указывает на древние связи с тропическими и субтропическими флорами (Седельникова, 2001), что может рассматриваться как доказательство сложного развития лишенофлоры в течение длительного времени.

Среднее число видов в роде 4.2. Видовое разнообразие выше этого показателя имеют 26 родов, на их долю приходится 309 видов (72.7 % от всей лишенофлоры). Крупнейшими являются – Cladonia, Lecanora, Verrucaria, Usnea, Peltigera, Caloplaca, Ramalina, Bryoria и Pertusaria (таблица 2).

Таблица 2. Спектр ведущих родов в лишайнофлоре Обь-Чулымского междуречья.

Место во флоре	Род	Число видов	
		абсолютное	доля во флоре, %
1	<i>Cladonia</i>	44	10.35
2	<i>Lecanora</i>	30	7.06
3	<i>Verrucaria</i>	23	5.41
4	<i>Usnea</i>	18	4.24
5	<i>Peltigera</i>	16	3.76
6	<i>Caloplaca</i>	14	3.29
7	<i>Ramalina</i>	13	3.06
8–9	<i>Bryoria</i>	12	2.81
8–9	<i>Pertusaria</i>	12	2.81
10	<i>Bacidia</i>	11	2.59
11–12	<i>Acarospora</i>	10	2.35
11–12	<i>Arthonia</i>	10	2.35
13–14	<i>Chaenotheca</i>	9	2.12
13–14	<i>Physcia</i>	9	2.12
15–17	<i>Calicium</i>	8	1.89
15–17	<i>Hypogymnia</i>	8	1.89
15–17	<i>Rinodina</i>	8	1.89
18–20	<i>Aspicilia</i>	7	1.65
18–20	<i>Melanelia</i>	7	1.65
18–20	<i>Micarea</i>	7	1.65
21–23	<i>Buellia</i>	6	1.41
21–23	<i>Opoglyphis</i>	6	1.41
21–23	<i>Phaeophyscia</i>	6	1.41
24–26	<i>Collema</i>	5	1.18
24–26	<i>Leptogium</i>	5	1.18
24–26	<i>Xanthoria</i>	5	1.18
Всего		309	72.71

Крупнейшие роды лишайнофлоры Обь-Чулымского междуречья характерны для бореальных лишайнофлор, а их состав отражает экологические особенности территории. Так, большое разнообразие представителей родов *Cladonia* и *Peltigera*, распространенных в напочвенном покрове сосняков и особенно болот подчеркивает широкое распространение болотных местообитаний. Присутствие среди ведущих таких родов, как *Acarospora*, *Aspicilia*, среди представителей которых наряду с бореальными видами большое количество горных видов, свидетельствует о близости исследуемого региона к горным странам Южной Сибири, а также говорит о существовании флористических связей с ними. Характерной особенностью лишайнофлоры Обь-Чулымского междуречья является наличие в спектре ведущих родов *Collema*, *Leptogium*, *Bacidia*, *Arthonia*, *Ramalina* со значительным количеством неморальных видов, что сближает исследуемую лишайнофлору с другими южно-сибирскими флорами лишайников, на территории которых широко распространена черневая тайга (Седельникова, 1990, 2001а).

### 3.2. Географический анализ

При проведении географического анализа за основу взята система географических элементов, впервые разработанная и предложенная А.Н. Окснером в 1940 – 1942 гг. (Седельникова, 1985), на основе зонального принципа. Как отмечал А.Н. Окснер (1974), основной категорией классификации является географический элемент, который “выделяется в зависимости от той растительно-климатической зоны, в которой он наиболее распространен” (цит. по Макаревич, 1963). Для лишайнофлоры исследованного района было выделено шесть географических элементов. Из них строго зональными являются бореальный, неморальный и степной элементы. Для ряда видов с выраженной дизъюнкцией обобщенного ареала приняты географические элементы по принципу поясности-зональности: арктоальпийский, гипоарктомонтанный, монтанный. В данной работе не выделяется мультирегиональный элемент, поскольку выделение этого элемента происходит не на зональном, а на региональном принципе. Для видов, особенности строения ареалов которых, связаны с распространением на трех континентах и более, выделяется мультирегиональный тип ареала. В рамках каждого элемента при детализации классификации ареалов, как и в других системах (Окснер А.Н., 1946, 1948, 1974; Голубкова Н.С., 1965, 1966, 1983; Седельникова Н.В., 1985, 1990; Макрый Т.В., 1990; Урбанавичене И.Н., 1996), на основе особенностей широтно-регионального распространения лишайников, выделяются типы ареалов (таблица 3).

1. Арктоальпийский элемент в лишайнофлоре Обь-Чулымского междуречья представлен 10 видами лишайников. По особенностям распространения ареалы данных видов отнесены к азиатскому (1 вид), евразийскому (2), евразоамериканскому (1), голарктическому (3), голарктико-нотарктическому (2) и мультирегиональному (1 вид) типам ареалов. Как видно, более половины лишайников арктоальпийского элемента характеризуются об-

ширными ареалами и распространены очень широко. На исследованной территории арктоальпийские виды лишайников приурочены к болотным фитоценозам (*Peltigera scabrosa*, *Cetrariella delisei*), напочвенным группировкам сосновых лесов (*Cladonia stricta*) и к скальным обнажениям (*Verrucaria xyloxena*, *V. subumbrinula*).

Таблица 3 – Распределение видов по географическим элементам и типам ареалов

Тип ареала	Географический элемент						Всего
	АА	ГАМт	Б	Н	Мт	Ст	
Азиатский	1		6				7
Голарктический	3	17	24	24	28	12	108
Голарктико-нотарктический	2	2	13	1	2		20
Субсредиземноморский					6	2	8
Евразийский	2	8	15	13	19	4	61
Евразоафриканский					1	1	2
Евразоамериканский	1	5	30	19	11	2	68
Центральноазиатский						3	3
Мультирегиональный	1	8	57	37	36	9	148
Всего	10	40	145	94	103	33	425

Примечание. АА – арктоальпийский, ГАМт – гипоарктомонтанный, Б – бореальный, Н – неморальный, Мт – монтанный, Ст – степной.

Виды арктоальпийского элемента в составе лесных и болотных фитоценозов, а также в составе наскальных и напочвенных группировок на изученной территории следует считать гляциальными реликтами, видимо, сохранившимися в этих холодных местообитаниях.

2. Гипоарктомонтанный элемент объединяет 40 видов лишайников, основное распространение которых связано с гипоарктической зоной, а также с верхней частью лесного пояса гор. Как показано в таблице 3, среди видов гипоарктомонтанного геоэлемента преобладают виды с широкими ареалами, распространенные в Голарктике и за ее пределами. Гипоарктические виды в лишенофлоре Обь-Чулымского междуречья можно считать гляциальными реликтами и в лесных, болотных, пойменных сообществах, и в напочвенном покрове речных склонов и скальных обнажений по берегам крупных и малых рек. Особенности распространения гипоарктомонтанных, как и рассмотренных ранее арктоальпийских лишайников, меридиональные разрывы в их ареалах объясняются ледниковыми событиями, вызвавшими отступление арктических и гипоарктических видов далеко к югу, а на юге – снижение горных видов в связи с горными оледенениями. (Седелникова, 1985).

3. Бореальный элемент включает виды, широко распространенные в бореальной зоне таежных лесов, встречающиеся здесь широко и массово. К этому геоэлементу в выявленной лишенофлоре относятся 145 видов из 23 семейств. Из них наиболее богаты по численности семейства Parmeliaceae (42 вида), Cladoniaceae (23 вида), Lecanoraceae (11 видов), Vascidiaceae и Caliciaceae (содержащие по 8 видов каждое), Coniocybaceae (7 видов), Peltigeraceae и Micarogaceae (по 6 видов в каждом) и др. Среди бореальных видов ведущее положение занимают лишайники (таблица 3), широко распространенные по всему земному шару в бореальных или холодно-умеренных лесах. В растительных сообществах Обь-Чулымского междуречья бореальные виды лишайников играют заметную фитоценотическую роль. Они являются неотъемлемыми компонентами напочвенного покрова сосново-кустарничково-сфагновых сообществ верховых болот, а также эпифитами, как на верховых болотах, так и в низинных древесных болотах, широко представлены в различных лесных и пойменных древесных сообществах.

4. Неморальный элемент объединяет виды лишайников, массовое распространение которых связано с зоной широколиственных лесов Голарктики (Окснер, 1946, 1974), а также с аналогичными местообитаниями вне Голарктики. В целом, неморальный элемент представлен (таблица 3) широко распространенными либо по всему земному шару, либо в листопадных лесах Голарктики видами. Их общее количество - 94 вида, что составляет 22.1% от общего числа выявленных видов. Наряду с редкими видами, встреченными один-три раза (*Lecanactis amyloidea*, *Arthonia patellulata* и др.), на изученной территории отмечены неморальные лишайники, участие которых в растительных сообществах весьма значительно (*Phaeophyscia ciliata*, *Physcia aipolia*, *Lobaria pulmonaria*, *Leptogium cyanescens*, *Graphis scripta* и др.). Это возможно объяснить южным в пределах бореальной зоны расположением исследованной территории.

5. Монтанный элемент объединяет виды, своим распространением связанные с горными лесами – лесными поясами гор (Голубкова Н.С., 1963; Окснер А.Н., 1974). Однако эти виды нередко снижаются в предгорья и на равнины (Макаревич М.Ф., 1958, 1963). На территории Обь-Чулымского междуречья монтанный элемент представлен видами, широко распространенными в Голарктике и за ее пределами (таблица 2). Всего во флоре присутствует 103 вида данного геоэлемента. Большое участие монтанных лишайников в растительных сообществах исследованных районов можно объяснить непосредственным влиянием гор Южной Сибири, а также наличием каменистых обнажений, которые являются проводниками для горных эпифитных видов (*Acarospora impressula*, *Caloplaca ferruginea*, *Rinodina calcarea*, *R. confragosa*, *Verrucaria fuscella*, *V. muralis* и др.).



6. Степной географический элемент объединяет виды лишайников, распространение которых связано со степными, засушливыми районами, расположенными к югу от неморальной и бореальной зон. В целом лишайнофлора Обь-Чулымского междуречья содержит 33 вида степных лишайников (7.8 % флоры). В большинстве это виды, широко распространенные в Голарктике и других флористических царствах (таблица 2). На территории Обь-Чулымского междуречья степные виды экстразонально проникают в бореальную зону, их подавляющее большинство встречается в сухих условиях остепненных склонов р. Томи, на экспонированных скальных выходах, на открытых пространствах торфяных гряд болот.

Географический анализ флоры лишайников Обь-Чулымского междуречья показал, что она представляет собой сложный комплекс географических элементов, где лидирующее положение занимают бореальные виды (34.1 %), что является ярким показателем ее бореального характера. Своеобразие лишайнофлоры Обь-Чулымского междуречья придают монтанные и неморальные лишайники. Присутствие монтанных лишайников во флоре связано с влиянием гор Южной Сибири, в особенности северных отрогов Кузнецкого Алатау. Присутствие неморальных видов на территории подзоны южной тайги, по-видимому, связано с расположением территории на крайнем юге таежной бореальной зоны и распространением здесь темнохвойных лесов. В целом, лишайнофлору Обь-Чулымского междуречья можно охарактеризовать как неморально-монтанно-бореальную, в сложении которой заметная роль принадлежит гипоарктомонτανным и степным видам.

### 3.3. Экологический анализ

#### 3.3.1. Экологические группы лишайников по отношению к субстрату

Несмотря на кажущуюся полисубстратность, большинство видов лишайников обладает избирательностью к субстрату и их субстратная приуроченность в пределах ареала остается более или менее постоянной. При изучении отношения лишайников к субстрату и другим условиям местообитания среди лишайников различают несколько крупных экологических групп: *эпилитные*, *эпигейные*, *эпифлеодные*, *эпиксильные*, *эпибриофиты* (Окснер, 1974; Голубкова, 1977; Седельникова, 1985, 1990; Урбанавичюс, 1998; Сорокина, 2001). В своей работе, кроме вышеуказанных групп, к группе *полисубстратные*, отношу лишайники, обитающие на более чем одном субстрате, а также выделяю восьмую группу – *эпилихенофиты* (один вид), представители которой развиваются на слоевищах других видов лишайников. При отнесении видов лишайников к группам использовались собственные наблюдениями, полученными в ходе полевых исследований, а также при обработке гербарных материалов.

Основу лишайнофлоры Обь-Чулымского междуречья составляют *эпифлеодные* лишайники – 212 видов или 49.9 %, обитающие на коре деревьев и кустарников в разнообразных растительных сообществах. Почти в два раза меньше зарегистрировано *эпилитных* лишайников – 91 вид или 21.4 % флоры, что является достаточно высоким значением для лишайнофлоры, в основном, равнинной территории. Третье место принадлежит *полисубстратным* лишайникам, обитающим на двух и более субстратах, в основном это виды родов *Cladonia*, *Peltigera*, поселяющиеся на песчаной почве, на торфе, как на обнаженном (*Cladonia*), так и среди зеленых мхов. Группа *эпигейных* лишайников представлена 26 видами (6.1 % общего числа). Большую часть этой группы образуют лишайники рода *Cladonia*. Группа *эпиксильных* лишайников объединяет виды (18 видов, 4.2 %), поселяющиеся на гнилой древесине валежин, пней, а также на гниющей обработанной древесине. Виды, растущие на дернинках мхов (*эпибриофиты*) и на слоевищах других лишайников (*эпилихенофиты*), в лишайнофлоре Обь-Чулымского междуречья представлены слабо – 2 и 1 вид, соответственно.

В результате экологического анализа представителей географических элементов по отношению к субстратам установлено, что большинство геоэлементов встречается на тех субстратах, которые соответствуют их зонам или поясам (таблица 4).

Таблица 4. Распределение видов лишайников субстратных групп по географическим элементам

ГЭ	Субстратная группа							Всего
	ЭФл	ЭбФ	ЭГн	ЭЛ	ЭКС	ЭлФ	ПС	
АА			4	6				10
ГАМт	10		6	13	3		8	40
Мт	40	1	5	38	2		17	103
Б	79	1	7	7	10	1	40	145
Н	82				2		10	94
Ст	1		4	27	1			33
Всего	212	2	26	91	18		75	425

Обозначения: ГЭ – географические элементы (АА – арктоальпийский, ГАМт – гипоарктомонтаный, Мт – монтанный, Б – бореальный, Н – неморальный, Ст – степной); субстратные группы (ЭФл – эпифлеодные, ЭбФ – эпибриофиты, ЭГн – эпигейные, ЭЛ – эпилиты, ЭКС – эпиксилы, ЭлФ – эпилихенофиты, ПС – полисубстратные).

Примечание. В таблице приводится абсолютное число видов каждого элемента.

Так, представители арктоальпийской и степной флор приурочены к каменистому субстрату и к почве. Монтанные лишайники, характерные для горных лесов, на территории Обь-Чулымского междуречья в качестве

субстратов предпочитают кору деревьев и кустарников, а также горные породы, либо встречаются на нескольких субстратах. Бореальные лишайники встречаются на различных субстратах, однако основное количество видов тяготеет к коре деревьев, либо не к одному субстрату. Неморальные виды – почти исключительно представители группы *эпифлеодных* лишайников.

### 3.3.2. Система жизненных форм

По форме слоевища обычно различают три основных морфологических типа лишайников: накипные; листоватые - значительно более сложные в морфологическом отношении, чем первый тип; и, наконец, кустистые - наиболее высоко развитые. Эволюция основных типов жизненных форм проходила по пути усложнения таллома и увеличения фотосинтезирующей поверхности (Котлов, 1995). Основываясь на работах А.Н. Окснера (1974), Н.С. Голубковой, С.А. Пристяжнюка (1996), мною была построена система, в задачу которой входило показать многообразие жизненных форм лишайников исследованной территории.

Среди классов жизненных форм преобладают эпигенные накипные лишайники – 227 видов (53.41 % флоры), к листоватым относятся 84 вида (19.76 % флоры), к кустистым – 58 видов (13.65 % флоры), к чешуйчато-кустистым – 39 видов (9.18 % флоры), на долю эндогенных накипных лишайников приходится 15 видов (3.53 % флоры), а классы умбиликатных и накипных карликово-кустистых видов представлены по одному виду (0.24 % флоры). Среди групп жизненных форм лидируют лишайники с однообразнонакипным слоевищем 211 видов (49.65 % флоры), среди подгрупп – зернистобородавчатые и бугорчатые (18.59 %).

В лихенофлоре Обь-Чулымского междуречья преобладают эвритопные эпигенные накипные лишайники (53 %), заселяющие разнообразные субстраты. Однако при более детальном делении можно увидеть, что представители какой-либо группы или подгруппы тяготеют к определенным условиям местообитаний. Таким образом, представленная система жизненных форм лишайников Обь-Чулымского междуречья наглядно иллюстрирует разнообразные природные условия данной территории.

## ГЛАВА 4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Территория Обь-Чулымского междуречья характеризуется большим разнообразием природных ландшафтов, что определяет контрастность местообитаний и, как следствие, богатство растительного покрова территории. Лишайники являются неотъемлемыми компонентами в различных растительных сообществах. Изучение лихенофлоры Обь-Чулымского междуречья позволяет показать некоторые особенности расселения лишайников в растительных сообществах.

Наибольшим разнообразием лишайников характеризуются сообщества низинных древесных болот (согр), где лишайники занимают всевозможные субстраты, обильно покрывая стволы и ветви деревьев и кустарников, встречаются на гнилой древесине пней и валежин, на сухостое, в напочвенном покрове среди мхов. В напочвенном покрове встречаются лишайники родов *Peltigera*, реже *Cladonia*; на стволах пихт отмечены и накипные лишайники (*Buellia disciformis*, *Mycoblastus sanguinarius*, *Lecanora symmicta* и др.), и листоватые рассеченнолопастные (*Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, *H. tubulosa*, *H. vittata*, *Parmeliopsis ambigua*, *Melanelia subargentifera*). Кустистые лишайники в основном развиваются на нижних ветвях темнохвойных деревьев (виды родов *Usnea*, *Bryoria*, *Evernia*). На стволах елей, кедров и сосен набор видов лишайников другой, чем на пихтах, что, в первую очередь, связано со структурой коры. Наибольшая представленность лишайников в сообществах согр, по всей вероятности, связана с высокой влажностью воздуха, а также большим разнообразием субстратов и экологических ниш.

В пойменных сообществах разнообразие флоры лишайников также связано с многообразием субстратов, кроме этого большую роль играет уровень стояния полых вод. В пойменных сообществах, которые практически или совсем не затопляются полыми водами рек, разнообразие лишайников увеличивается. В таких фитоценозах лишайники поселяются не только на стволах деревьев, но также и в основании стволов, на валежинах (единичные находки *Stereocaulon paschale*, *S. subcoralloides*).

В смешанных и темнохвойных лесах на территории Обь-Чулымского междуречья разнообразие лишайников также велико, однако немного ниже, чем в согровых сообществах. В лесах с сильно развитым травяным ярусом уменьшается количество напочвенных видов лишайников, либо они переходят на другие субстраты. Большим разнообразием лишайников отличаются крупнотравные пихтово-осиновые леса. Для этих растительных сообществ характерно обилие неморальных эпифитных листоватых и накипных видов лишайников (виды родов *Phaeophyscia*, *Physcia*, *Physconia*, *Xanthoria*, *Leptogium*, *Opegrapha*, а также *Graphis scripta* и др.), а также видов, растущих на замшелых валежинах, основаниях деревьев и гнилой древесине.

На верховых и переходных болотах, которые в пределах Обь-Чулымского междуречья формируются на речных террасах и в ложбинах древнего стока, лишайники играют большую роль в напочвенном покрове фитоценозов, это различные виды родов *Cladonia*, *Cetraria islandica*, *C. laevigata*. На соснах в сосново-кустарничковых сообществах верховых болот растут обычные эпифитные кустистые и листоватые лишайники, характерные для этой древесной породы.

Похожим на верховые болота распределением лишайников в пределах фитоценоза, а также набором видов обладают зеленомошные сосновые леса на песчаных почвах. В наиболее сухих участках в напочвенном покрове развиваются сплошные лишайниковые ковры, состоящие из видов рода *Cladonia*, реже *Cetraria*. По

окраинам лесных дорог и среди зеленых мхов часто растут виды пельтигер: *Peltigera polydactylon*, *P. malacea*, *P. rufescens*.

Для обнажений коренных пород на юге и юго-востоке исследованной территории характерны как облигатные эпилитные виды лишайников (виды родов *Acarospora*, *Aspicilia*, *Staurothele* и др.), так и полисубстратные, встречающиеся не только на камнях (*Physcia caesia*, *Ph. dubia*, *Caloplaca ferruginea* и др.); кроме того, виды лишайников, связанные с этими местообитаниями, но растущие не на камнях, а на мелкозем в расщелинах камней (*Collema limosum*, *Diploschistes muscorum* и др.).

Таким образом, разнообразие лишайников и их распределение по растительным сообществам зависит, и от условий формирования самого фитоценоза, его микроклимата, и от количества и характера субстратов в данном местообитании.

## ГЛАВА 5. РЕДКИЕ И ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ ОБЬ-ЧУЛЫМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

Изучение лишайнофлоры Обь-Чулымского междуречья выявило как обычные и широко распространенные виды, так и виды, редкие для этой территории. Для неё характерно большое число монτανных и неморальных видов, среди которых встречаются очень редкие виды лишайников и такие, которые широко расселились в подходящих условиях и назвать их редкими нельзя. Так, в результате проведенных исследований выявлено 145 видов редких и исчезающих видов лишайников Обь-Чулымского междуречья. Из них 7 видов отнесены к находящимся под угрозой исчезновения и 14 видов к уязвимым (в соответствии с категориями МСОП), в том числе *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., вид, включенный в Красную книгу РФ и подлежащий охране в масштабах страны. Необходимо отметить, что, как и для высших растений, сохранение разнообразия флоры лишайников, особенно редких видов, связано, в первую очередь, с сохранением местообитаний, где наблюдается наибольшая концентрация видов, не характерных для нашей территории.

### ВЫВОДЫ

1. На территории Обь-Чулымского междуречья выявлено 425 видов лишайников, которые относятся к I классу, 13 порядкам, 48 семействам и 101 роду, причем для 19 видов из трех семейств нет определенных порядков, а для двух видов нет ни семейств, ни порядков. Лишайниковый коэффициент (ЛК), рассчитанный для изученных районов, составляет 0.45, что является характерным для лишайнофлор умеренной Голарктики и говорит о достаточном полном выявлении лишайнофлоры. Установлено, что 145 видов являются редкими на изучаемой территории.

2. Основу лишайнофлоры составляют представители порядка Lecanorales (284 вида или 66.8 % флоры), что является типичным для флор лишайников умеренной Голарктики. На долю 15 ведущих приходится 348 видов, что составляет 81.9% от общего числа. Лидирующие позиции семейств Parmeliaceae, Physciaceae, Lecanoraceae, Caliciaceae, подчеркивают бореальность флоры лишайников данной территории. Ведущее положение семейств Collemataceae, Ramalinaceae, Vascidiaceae и Arthoniaceae является специфической особенностью древнесредиземноморских, субтропических и тропических флор, что указывает на древние связи исследованной лишайнофлоры и может рассматриваться как доказательство сложного развития её в течение длительного времени. Крупнейшие роды лишайнофлоры Обь-Чулымского междуречья (*Cladonia*, *Lecanora*, *Verrucaria*, *Usnea*, *Peltigera*) характерны для бореальной зоны в целом, а их состав отражает экологические особенности территории и ее географическое положение.

3. Географический анализ показал, что основу изучаемой лишайнофлоры составляют виды бореального географического элемента (34.1 % флоры). Большую роль играют монтаные (24.2 %) и неморальные (22.1 %) виды, что, с одной стороны, связано с влиянием гор Южной Сибири, а с другой, с расположением территории на крайнем юге таежной зоны. Таким образом, лишайнофлору Обь-Чулымского междуречья можно охарактеризовать как неморально-монтанно-бореальную. Присутствующие во флоре степные виды, в районах Обь-Чулымского междуречья приурочены к каменистым обнажениям на юге и юго-востоке территории. Представители гипоарктомонтанного элемента характерны для незональных условий болот и сухих сосновых боров. Географически удаленная арктоальпийская флора представлена небольшим числом видов (2.4 %), которые характеризуются как гляциальные реликты. Как и в других бореальных лишайнофлорах виды лишайников с обширными ареалами занимают ведущее положение в лишайнофлоре Обь-Чулымского междуречья.

4. По отношению к субстрату среди лишайников Обь-Чулымского междуречья преобладают эпифлеодные виды (49.9 %), высокое положение занимает группа эпилитных лишайников (21.4%), развивающихся на каменистом субстрате. В результате анализа распределения видов субстратных групп по географическим элементам установлено, что большинство видов в геоэлементах встречается на тех субстратах, которые характерны для их зон или поясов.

5. Анализ крупных групп жизненных форм лишайников показал преобладание эпигенных накипных лишайников (53 %), являющихся эвритопными, поселяющимися на всевозможных субстратах. Результаты анализа более мелких групп жизненных форм лишайников Обь-Чулымского междуречья наглядно иллюстрируют разнообразие природных условий данной территории.

6. Разнообразие лишайников, их распределение по растительным сообществам зависит от условий формирования самого фитоценоза, его микроклимата, от многообразия и характера субстратов в данном местообита-

нии. Каменистый субстрат является неспецифичным для территории Обь-Чулымского междуречья, в целом равнинной, и представлен небольшим количеством скальных обнажений, однако его наличие существенно повлияло на уровень биоразнообразия лишайников.

7. Для сохранения редких и исчезающих видов лишайников Обь-Чулымского междуречья предложены меры по их охране в уже существующих охраняемых природных территориях, таких как заказники, памятники природы. Кроме этого, 21 вид лишайников рекомендован к внесению в Красную Книгу Томской области, в том числе лишайник *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., занесенный в Красную книгу РФ.

#### **Список работ, опубликованных по теме диссертации:**

1. Лапшина Е.Д., Руденко (Конева) В.В. Лишайники олиготрофных болот лесной зоны Западной Сибири // Состояние и перспективы развития Гербариев Сибири: Тезисы докладов. – Томск, 1997. – С. 84-86.

2. Руденко (Конева) В.В. Напочвенные лишайники верховых олиготрофных болот лесной зоны Западной Сибири // Экология Южной Сибири – 2000 год: Тез. Второй Южносиб. рег. научн. конф. студ. и молод. ученых. – Абакан, 1998. – С.

3. Руденко (Конева) В.В. Род *Peltigera* Pers. в согровых сообществах юго-востока Томской области // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Тезисы докладов II российской научной конференции, посвященной 150-летию со дня рождения П.Н. Крылова. – Томск, 2000 - С. 128-129.

4. Руденко (Конева) В.В. Напочвенные макролишайники верховых олиготрофных болот лесной зоны Западной Сибири // Аркто-альпийская флора Охрана лишайников: Программа и тезисы докладов Первой российской лихенологической школы и Международного симпозиума молодых лихенологов. – Апатиты, 2000. – 59-61.

5. Руденко (Конева) В.В. К изучению лихенофлоры согровых сообществ юго-востока Томской области. // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л.М. Черепнина: Матер. Российской конференции. – Красноярск, 2001. – С.58-60.

6. Руденко (Конева) В.В. Лишайники болот юго-востока Томской области // Труды Первой Российской лихенологической школы. – Петрозаводск, 2001. – С. 180-191.

7. Руденко (Конева) В.В. К изучению лихенофлоры пихтово-осиновых лесов водораздела рек Томь и Яя. // Вестник Томского гос. ун-та. Приложение. Материалы научных конференций, симпозиумов, школ, проводимых в ТГУ. – Томск, 2002. – С. 63-67.

8. Конева В.В. Лишайники лесных и болотных фитоценозов юго-востока Томской области // Сибирский экологический журнал. – Новосибирск, 2003 - № 4. – С. 523-528.