

ЛИХЕНОБИОТА РЕСПУБЛИКИ АЛТАЙ*

Н.В. Седельникова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: sedelnikova-csbg@mail.ru

В результате обобщения всех лишенологических данных по Республике Алтай, в основном собственных, определен уровень разнообразия ее лишенобиоты, составивший к настоящему времени 1711 видов из 310 родов и 94 семейств. Оценено участие лишайников в опустыненных степях, настоящих мелко- и крупнодерновинных степных растительных сообществах горно-степного пояса.

Ключевые слова: разнообразие, лишенобиота, семейство, род, лишайниковый коэффициент, синюзия, доминант, постоянный вид, Республика Алтай.

LICHEN BIOTA OF REPUBLIC ALTAI

N.V. Sedelnikova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: sedelnikova-csbg@mail.ru

As result of the generalization of the whole lichenologic information on Republic Altai, predominantly peculiar, the extent of species diversity its lichen biota currently comprising 1711 species from 310 genera and 94 families has been determined for the first time. The participation of the lichens at the desert steppes, true low cespitose and tall cespitose steppe plant communities of the mountain-steppe belt has been appreciated.

Key words: diversity, lichen biota, family, genera, lichen coefficient, synusium, dominant, constant species, Republic Altai.

Республика Алтай, обрамляющая Западную Сибирь с юга, является частью Алтае-Саянской горной области. Основа ее рельефа – горные хребты, плоскогорья, цепочки межгорных впадин. Вершины наиболее высоких хребтов Алтая лежат выше снеговой линии.

Климат этого региона обусловлен расположением гор в степной зоне, в удалении от океана, но в полосе западного переноса атмосферной циркуляции. Своеобразие климата Республики Алтай во многом определяется горным рельефом, расположением и мощностью горных хребтов, влиянием современных ледников, рек, озер.

Хорошим показателем количества выпадающих осадков служит растительность, характеризующаяся в наиболее влажных западных и северных районах распространением черневой тайги, а в наиболее сухих – развитием степей.

В целом Республика Алтай содержит набор практически всех типов морфоскульптур, характерных для Алтае-Саянской горной области (Алтае-Саянская горная область, 1969; Равнины и

горы Сибири, 1975; Рельеф Алтае-Саянской горной области, 1988). Это особенно важно тем, что именно морфоструктуры являются первичными экотопами, в пределах которых формировался современный растительный покров в плейстоцене. Максимальное разнообразие морфоскульптур в данном регионе обусловило и максимальное разнообразие растительности. Здесь сосредоточено более половины всех высших растений Сибири, представлены практически все типы растительности, что приемлемо и лишайникам. В связи с этим Республика Алтай может служить моделью для всей Алтае-Саянской горной области в познании закономерностей формирования лишенобиоты, ее структуры, ценотической роли лишайников.

Не останавливаясь на истории лишенологических исследований Республики Алтай, которая ранее (в 1990 г.) уже освещалась автором, следует упомянуть работу К.А. Рассединой (1938), в которой, кроме видового разнообразия лишайников, затрагиваются вопросы изменения лишайникового покрова в различных условиях местообитаний.

* Доклад доложен на Всероссийской конференции “Интродукция, сохранение биоразнообразия и зеленое строительство в горных территориях”, проходившей в пос. Камлак Республики Алтай 20–23 авг. 2014 г.

Эта публикация включала 146 видов и до 80-х годов XX столетия оставалась единственной, наиболее обширной сводкой по лишайникам Алтая.

Планомерное изучение этого крупного региона с целью дать его лишайнофлористическую характеристику и показать роль лишайников в сложении фитоценозов было начато автором в 1967 г. в Турочакском районе, затем периодически продолжалось в 70-е и 80-е годы XX столетия в Кош-Агачском, Майминском, Онгудайском, Улаганском, Усть-Канском, Усть-Коксинском и Шебалинском районах. В период экспедиционных исследований было собрано более 8000 пакетов лишайнологического гербария и сделано около 800 описаний лишайниковых синузий. В 1982 г. в сборе лишайнологического гербария в окрестностях пос. Черга Шебалинского района принимала участие Т.В. Макрый, результаты изучения которой освещены в статье (Макрый, 1986). Необходимо также подчеркнуть, что сборы лишайников 1985–1986 гг. на плоскогорье Укок в Кош-Агачском районе Б.Б. Намзаловым были переданы автору настоящей статьи. Результаты обработки всех отмеченных выше материалов обобщены в монографии (Седельникова, 1990), включающей 837 видов. После выхода ее из печати были собраны новые лишайнологические материалы (более 1.5 тыс. пакетов) при выполнении Проекта интеграционных фундаментальных исследований СО РАН с 2000 по 2002 г. совместно с сотрудниками Института археологии и этнографии. Проект был направлен на уточнение возраста петроглифов с помощью лишайнометрии, кроме этого продолжалось изучение видовой разнообразия лишайников. Работы проводились в Онгудайском и Кош-Агачском районах: в урочищах Абыджай и Караюк, в окрестностях рек Чаган, Караюк, Джазатор, Ак-Кол, в горах Ялбак-Таш и Джалгиз-Тобе, на плато Укок.

Определенный вклад в изучение лишайнофильных грибов Алтая внес М.П. Журбенко (Zhurbenko, 2007), данные которого также включены в состав лишайнобиоты. Таким образом, разнообразие лишайнобиоты Алтая в обширной публикации, посвященной Алтае-Саянскому региону, составило на 2013 г. 1707 видов (Седельникова, 2013).

В 2013 г. исследования автора в Шебалинском, Улаганском, Усть-Коксинском и Онгудайском районах были продолжены, в результате был собран лишайнологический материал (более 700 пакетов), позволивший увеличить разнообразие лишайников на 4 вида.

Таким образом, к настоящему времени уровень биоразнообразия лишайнобиоты Республики Алтай составил 1711 видов из 310 родов и 94 семейств. Исходя из известных данных по региональным лишайнофлорам, следует подчеркнуть самый высокий уровень ее лишайнофлористического

богатства, подтверждающийся и величиной лишайникового коэффициента (ЛК). Лишайниковый коэффициент Алтая, выражающий соотношение числа видов лишайников и сосудистых растений (1711/2137, где в числителе – число видов лишайников, в знаменателе – число видов сосудистых растений, приведенных по “Определителю сосудистых растений Республики Алтай” (2012)), составил на сегодня чуть более 0.8. Полученный показатель – самый высокий из всех, до сих пор известных, хотя и очень близкий к ЛК Хакасии, определенному автором и составившему к настоящему времени 0.79 при видовом разнообразии лишайнобиоты Хакасии 1330 видов (Седельникова, 2014). Характерные для умеренной области Голарктики величины ЛК обычно колеблются от 0.3 до 0.55. В Туве, соседствующей с Республикой Алтай, на основе данных автора (Седельникова, 2011), ЛК составил немногим более 0.64 при видовом разнообразии лишайнобиоты 1326 видов (Седельникова, 2013), а сосудистых растений 2066 видов (Определитель..., 2007).

Автором неоднократно подчеркивалось, что сложно, почти нереально говорить о полной лишайнологической изученности многих, особенно горных территорий, так как скалы, многочисленные каменистые осыпи, а также курумы, тянущиеся, как реки, от высокогорий через лесной и степной пояса, с которых бывает очень трудно отколоть образцы, нередко почти недоступны.

Выше уже отмечалось, что в составе лишайнобиоты Алтая 94 семейства. Среднее число видов в семействе немногим более 18.2. Выше среднего показателя имеют 20 семейств, вошедших в число ведущих. К ним относятся *Parmeliaceae* Zenker (166 видов), *Lecanoraceae* Körb. (137), *Physciaceae* Zahlbr. (131), *Verrucariaceae* Zenker (113), *Teloschistaceae* Zahlbr. (88), *Hymeneliaceae* Körb. (84), *Cladoniaceae* Zenker (78), *Acarosporaceae* Zahlbr. (75), *Bacidaceae* Walt. Watson (73), *Pertusariaceae* Körb. (46), *Collemataceae* Zenker и *Rhizocarpaceae* M. Choisy ex Hafellner (по 44 вида каждое), *Lecideaceae* Chevall. (43), *Stereocaulaceae* Chevall. (40), *Lichinaceae* Nyl. и *Umbilicariaceae* Chevall. (по 34 вида каждое), *Peltigeraceae* Dumort. (30), *Arthoniaceae* Reichenb. (28), *Porpidiaceae* Hertel et Hafellner (26), *Roccellaceae* Chevall. (23 вида).

При сравнении с составами ведущих семейств близлежащих к Республике Алтай горных территорий Тувы и Хакасии следует отметить, что в Туве на два ведущих семейства – *Roccellaceae* и *Arthoniaceae* – меньше, чем на Алтае, а в Хакасии в спектре ведущих отсутствует сем. *Arthoniaceae*.

Анализируя составы ведущих семейств, необходимо подчеркнуть, что их основы слагают полиморфные семейства, входящие в комплексы ведущих в лишайнобиотах других регионов умеренной

области Голарктики. Первое место в составах ведущих Алтая, Тувы и Хакасии занимает сем. *Parmeliaceae*, включающее соответственно 166, 131 и 147 видов и объединяющее значительное количество эпифитных лишайников, особенно из родов *Usnea*, *Melanelia*, *Bryoria*, приуроченных преимущественно к лесным фитоценозам, что сближает лишенобиоты этих горных регионов с бореальными лишенобиотами умеренной области Голарктики. Большой удельный вес в лишенобиотах семейств *Physciaceae* (соответственно 113, 102 и 81 вид), *Rhizocarpaceae* (44, 35 и 38 видов), *Umbilicariaceae* (34, 33 и 32 вида), *Stereocaulaceae* (40 и по 29 видов), *Lecideaceae* (43 и по 27 видов), *Porpidiaceae* (26, 19 и 24 вида) подчеркивает ее горное расположение. Высокое положение в составах лишенобиот семейств *Hymeneliaceae* (75, 58 и 46 видов), *Acarosporaceae* (75, 57 и 46 видов), *Collembataceae* (44, 37 и 38 видов), *Lichinaceae* (34, 25 и 22 вида) свидетельствует об их близости к флорам Древнего Средиземноморья.

В составах ведущих семейств республик Алтай и Хакасия располагается сем. *Roccellaceae*, содержащее соответственно 23 и 18 видов, и лишь на Алтае в составе ведущих присутствует сем. *Arthoniaceae*, имеющее 28 видов. Виды отмеченных семейств приурочены в основном к темнохвойным, особенно черневым лесам. На основе данных анализа ареалов, генетических связей видов, экологический информации многие виды указанных семейств отнесены к неморальным реликтам Алтая. Примерами неморальных реликтов рода *Arthonia* Ach. могут служить *A. cinereopruinosa* Schaer., *A. byssacea* (Weigel) Almq., *A. caesia* (Flot.) Arnold, *A. cinnabarina* (DC.) Wallr. и др., растущие на Алтае на коре лиственных древесных пород и пихты. Отмеченные виды, обнаруживающие значительные дизъюнкции в ареалах, появляются в основном после европейских широколиственных лесов в черневых лесах Алтае-Саянского экорегиона, где их расселение приурочено к гладкой коре лиственных деревьев. За пределами Голарктики их распространение связано преимущественно с тропиками и субтропиками. Как уже отмечалось ранее (Седельникова, 2001), тропическое происхождение рода *Arthonia* несомненно, так как из 400 известных для этого рода видов (Grummann, 1963) значительное большинство связано в своем расселении с тропиками и субтропиками. Подобное распространение характерно и представителю рода *Arthothelium* A. Massal. – *Arthothelium spectabile* Flot. et A. Massal., найденному в Республике Алтай на гладкой коре рябины в Турочакском и Усть-Коксинском районах. Род *Arthothelium* включает 125 видов (Окснер, 1956), все из которых эпифиты, связанные в своем расселении с тропиками и субтропиками.

К тропической и субтропической полтавской флоре, представители которой ассимилировались, а затем преобразовались в мезофитной тургайской флоре в формы более высокой жизнеспособности, тянутся генетические корни видов рода *Opegrapha* Ach. сем. *Roccellaceae*. Из 300 видов рода, имеющего тропический генезис, около 45 % утратили непосредственные связи с тропическими предками, расселившись в умеренных широтах Голарктики, причем эпифитные виды этого рода приурочены в основном к широколиственному лесам. Из 12 найденных на Алтае видов рода 7 растут на коре древесных пород, среди которых *Opegrapha niveoatra* (Borrer) J.R. Laundon, *O. viridis* (Ach.) Bohlen et Desberger, *O. rufescens* Pers., *O. varia* Pers., *O. vermiculifera* (Kunze) J.R. Laundon и др. Все эти виды отнесены к неморальному элементу и характеризуются огромными разрывами в ареалах, свойственными неморальным реликтам.

Коснувшись вопроса неморальных реликтов, хотелось бы подчеркнуть, что к темнохвойным, особенно черневым лесам Республики Алтай приурочено 128 видов неогеновых неморальных реликтов различного генезиса: тропического, тургайского и древнесредиземноморского. В их числе виды не только из ведущих семейств. Например, 13 видов включает в Республике Алтай сем. *Lobariaceae* Chevall. Крупнолистоватые виды рода *Lobaria* (Schreb.) Hoffm., представленные на Алтае 7 видами, имеют тропический генезис, так как из 85 известных для этого рода видов (Grummann, 1963) значительное большинство связано в своем расселении с тропиками и субтропиками, где находится центр их видового разнообразия. К этому же семейству относятся крупнолистоватые виды рода *Sticta* (Schreb.) Ach., представленные на Алтае 5 видами. Из 170 известных для этого рода видов, центром видообразования которых является Южное полушарие, большое число принадлежит австралийской и новозеландской лишенофлорам. Голарктические стикты приурочены преимущественно к океаническим районам Европы, Северной Америки и Восточной Азии. Около 40 % видов рода принадлежит тропическим и субтропическим областям.

В качестве примеров неморальных реликтов тургайского генезиса следует отнести, на мой взгляд, виды рода *Arthopyrenia* A. Massal. сем. *Arthopyreniaceae* Walt. Watson, растущие в Республике Алтай на коре лиственных древесных пород, – это *A. analepta* (Ach.) A. Massal., *A. cerasi* (Schrad.) A. Massal., *A. grisea* (Schleich. ex Schaer.) Körb., *A. laburni* Arnold, *A. pithyophila* Th. Fr. et Blomb. Наибольшее видовое разнообразие данного семейства отмечено в зоне лиственных лесов Голарктики, т. е. в зоне консервации тургайской флоры, где они ха-

рактируются приуроченностью к гладкой коре лиственных деревьев.

В качестве представителей лишенобиоты Республики Алтай древнесредиземноморского генезиса можно привести виды рода *Collema* Weber ex F.H. Wigg. сем. *Collemataceae* Zenker, содержащего в этом регионе 27 видов. Произрастание их связано преимущественно с корой лиственных древесных пород, с затененными скалами, а во многих случаях – с карбонатными горными породами. Как отмечал А.Н. Оксер (1956), одним из центров интенсивного видового разнообразия рода *Collema* была Древняя Средиземноморская область. Древнесредиземноморский генезис видов вовсе не говорит об их обязательной ксерофитности, что подчеркивалось автором ранее (Седельникова, 2001). Немало среди средиземноморцев гидрофильных видов. Вероятно, в верхнем мелу, когда происходила дифференциация флоры пойменных лесов Голарктики, расселение этих группировок шло по берегам и островам Тетиса, где они ассимилировались в древнесредиземноморской флоре, а затем при усыхании Тетиса распространились, в том числе и по горным влажным лесам Южной Сибири.

Кроме лишенофлористического анализа, в настоящей статье определенное внимание уделено участию лишайников в растительных сообществах горно-степного пояса Республики Алтай, а именно: в опустыненных, настоящих мелко- и крупнодерновинных степях.

Под опустыненными степями принимается наиболее ксерофильный вариант степной растительности, распространенный в условиях пологих склонов южных экспозиций, характеризующийся слабой сомкнутостью наземного покрова, сниженной ролью злаков и развитием накипных эпигейных лишайников. Эти степи, разнообразие лишайников в которых составило 174 вида, в Республике Алтай имеют ограниченное распространение, не выходя за пределы Онгудайского и Кош-Агачского районов. Общее проективное покрытие данных фитоценозов составляет до 40 %. Видовая насыщенность цветковых растений в анализируемых растительных сообществах не превышает 20 видов, лишайников – 30 видов на площади 100 м². В этих фитоценозах отмечено развитие накипных эпигейных лишайников, формирующих синузию с доминантом *Phaeorrhiza sareptana* (Tomin) H. Mayrhofer et Poelt. Постоянными видами синузии являются *Bacidia bagliettoana* (A. Massal. et De Not.) Jatta, *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. с покрытием до 30 % поверхности почвы и встречаемостью до 70 %. На каменистых пятнах, занимающих до 40 % площади сообществ и обуславливающих чрезвычайную неоднородность микрорельефа, отмечены синузии эпилитных лишайников, формирующих два микрояруса: нижний – из накипных, верх-

ний – из листоватых эпилитов. В синузии накипных лишайников из *Aspicilia cinerea* (L.) Körb., *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC., *Porpidia flavocae-rulescens* (Hornem.) Hetel et A.J. Schwab, *Lecanora polytropa* (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh., *Acarospora badiofusca* (Nyl.) Th. Fr. доминирует *Aspicilia cinerea* с покрытием до 20 % и встречаемостью 70 %. В синузии листоватых эпилитов из *Xanthoparmelia somloënsis* (Gyeln.) Hale, *X. conspersa* (Ach.) Hale, *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr., *Parmelia omphalodes* (L.) Ach. преобладает *Xanthoparmelia somloënsis* с покрытием до 20 % и средней встречаемостью 80 %.

Мелкодерновинные настоящие степи распространены в центральной и юго-восточной частях Республики Алтай, причем если в центральной части они встречаются по пологим склонам и шлейфам гор южной экспозиции, то в юго-восточной располагаются у подножия хребтов или в межгорных впадинах. Почва в них большей частью щебнистая и маломощная. Общее покрытие в ценозах может достигать 80 % при покрытии травостоя до 60 %. Четко выражена двухъярусность. Верхний ярус формируют цветковые растения, нижний слагает синузия кочующего лишайника *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale с покрытием до 30 % и встречаемостью до 90 %. Анализ связей между видами синузии травянистых растений и *Xanthoparmelia camtschadalis* по признаку присутствия–отсутствия вида показал положительную сопряженность ($r = 0.41$), по признаку покрытия между доминирующими видами отмечена слабая отрицательная ($r = -0.23$) связь.

Видовое разнообразие лишайников мелкодерновинных степей обогащается за счет накипных и листоватых эпилитов, поселяющихся на щебне, достигая 291 вида. Это *Pleopsidium gobiensis* (H. Magn.) Hafellner, *Acarospora fuscata* (Schrad.) Th. Fr., *A. badiofusca* (Nyl.) Th. Fr., *Lecanora argopholis* (Ach.) Ach., *L. intricata* (Ach.) Ach., *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman, *Xanthoparmelia somloënsis*, *Melanelia tominii* (Oxner) Essl., *Rhizoplaca chrysoleuca* (Sm.) Zopf, *Rh. melanophthalma* (DC.) Leuckert et Poelt и др. В этих растительных сообществах встречаются кочующие аспидии: *Aspicilia vagans* Oxner, *A. fruticulosa* (Eversm.) Flagey, *A. esculenta* (Pall.) Flagey, тяготеющие в своем распространении к аридным областям.

Среди всех типов степных фитоценозов крупнодерновинные настоящие степи сравнительно бедны видами лишайников, разнообразие которых составило к настоящему времени 115 видов. Средняя высота травостоя в этих сообществах 35 см с покрытием 80 %. В нижнем ярусе синузию образуют *Xanthoparmelia camtschadalis* и *Cetraria steppae* (Savicz) Kärnefelt с покрытием 20–25 % и встречаемостью до 80 %. Отмечено постоянное присутствие в этих фитоценозах *Cladonia pyxidata* (L.)

Hoffm. и *C. furcata* (Huds.) Schrad., имеющих незначительное покрытие – 1–2 %. На щебне зарегистрировано 75 видов лишайников – эпилитов, основными среди которых являются *Dimelaena oreina*, *Lecanora argentata* (Ach.) Malme, *Aspicilia desertorum* (Kremp.) Mereschk., *Acarospora cervina* A. Massal., *Xanthoparmelia somloënsis*, *Melanelia tominii*.

В настоящих крупнодерновинных степях роль лишайников сравнительно незначительная, видимо, вследствие того, что они не выдерживают конкуренции с дерновинными злаками.

Следует отметить, что горно-степные сообщества Алтая испытывают значительную антропогенную нагрузку в связи с довольно интенсивным

выпасом скота, хотя в последние годы она несколько уменьшилась. По этой причине в определенной степени меняется облик степей: теряется значение злаков, вытесняемых представителями родов *Carex*, *Artemisia*, среди лишайников выпадают эпигейные виды из родов *Psora*, *Toninia*, *Phaeorhiza*.

В заключение хотелось бы подчеркнуть, что даже краткий анализ лишайнобиоты Республики Алтай, как и краткий обзор роли лишайников в горно-степных фитоценозах, показали значение этих растений как неотъемлемых компонентов, наряду с другими живыми организмами принимающих участие в функционировании ее горных экосистем.

ЛИТЕРАТУРА

Алтае-Саянская горная область. М., 1960. 414 с.

Макрый Т.В. Материалы к флоре лишайников Горного Алтая // Новое о флоре Сибири. Новосибирск, 1986. С. 52–76.

Окснер А.М. Флора лишайників України. Київ, 1956. Т. 1. 495 с.

Определитель растений Республики Тыва. Новосибирск, 2007. 705 с.

Определитель сосудистых растений Республики Алтай. Новосибирск, 2012. 640 с.

Равнины и горы Сибири. М., 1975. 352 с.

Рассадина К.А. Материалы к флоре лишайников Алтая // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2 (Споровые растения). Л., (1938) 1940. Вып. 4. С. 295–321.

Рельеф Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 205 с.

Седельникова Н.В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 172 с.

Седельникова Н.В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001. 190 с.

Седельникова Н.В. Разнообразие лишайнобиоты Тувы // Раст. мир Азиатской России. 2011. № 1 (7). С. 3–8.

Седельникова Н.В. Видовое разнообразие лишайнобиоты Алтае-Саянского экорегиона // Там же. 2013. № 2 (12). С. 12–54.

Седельникова Н.В. Лишайнобиота Хакасии // Сиб. экол. журн. 2014. № 5. С. 757–763.

Grumann V. Catalogus lichenum Germaniae. Stuttgart, 1963. 510 p.

Zhurbenko M.P. Mycologia Balcanica. 2007. No. 4. P. 105–124.