

РАЗНООБРАЗИЕ ЛИХЕНОБИОТЫ ТУВЫ¹

Н.В. Седельникова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: root@botgard.nsk.su

Исследовалось разнообразие лишенобиоты Тувы, расположенной на юге Средней Сибири. В результате обобщения всех лишенологических данных по этой республике определен уровень ее разнообразия, составивший к настоящему времени 1325 видов, 266 родов и 82 семейства.

Ключевые слова: разнообразие, лишайник, лишенобиота, семейство, род, лишайниковый коэффициент (ЛК), Тува.

DIVERSITY OF LICHEN BIOTA OF TUVA

N.V. Sedelnikova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: root@botgard.nsk.su

Species diversity of lichen biota of Tuva situated on the south of the Middle Siberia was studied. As result of the generalization of the whole lichenologic information on this Republic the extent of species diversity currently comprising 1325 species, 266 genera and 82 families has been determined.

Key words: diversity, lichen, lichen biota, family, genera, lichen coefficient (LC), Tuva.

Тува расположена на юге Средней Сибири в географическом центре Азиатского континента. Занимаемая ею территория простирается с запада на восток более чем на 700 км, а с севера на юг – до 480 км (Зяткова, 1969). Общая площадь Тувы 168.6 тыс. км².

Граница Тувы на западе, севере и востоке проходит в основном по водораздельным хребтам Западного и Восточного Саяна, достигающим высоты 2000–3000 м над ур. м. На юге граница простирается по приподнятым равнинам и возвышенностям Прихубсугулья и Хангайской горной страны, а граница с Алтаем отмечается на хребтах Чихачева и Шапшальском.

Хребты Цаган-Шибету, Танну-Ола, нагорье Сангилен являются частью мирового водораздела между бассейном Ледовитого океана и бессточной областью Центральной Азии. Тува обладает исключительной контрастностью природных условий, представляющих собой переплетение ландшафтных элементов Сибири и Центральной Азии. Наибольшую площадь Тувы занимают сухие степи Улугхемской и Хемчинской впадин, а также пустынные степи Убсунурской котловины. По склонам хребтов в зависимости от экспозиции распространены горно-таежные, горно-степные и горно-тундровые ландшафты. Альпийно-типный рельеф с современными ледниками приуро-

чен к горному массиву Монгун-Тайга, возвышающемуся почти до 4000 м над ур. м.

Исследования автора в Туве были начаты в 1978 г. на нагорье Сангилен, данные по лишайникам для которого отсутствовали. В конце 80-х годов и в 90-е годы XX столетия, а также в 2002–2006 гг. изучение лишенологической биоты Тувы было продолжено в Убсунурской котловине, на хребтах Западный и Восточный Танну-Ола, Акад. Обручева, Монгун-Тайга. Следует подчеркнуть, что для всей Тувы до исследований автора приводился 21 вид лишайников. С.В. Кравчук (1973), а позднее М.П. Журбенко в соавторстве с Т.Н. Отнюковой опубликовал список лишенофильных грибов из 16 видов, 13 из которых в Туве прежде не были известны (Zhurbenko, Otnyukova, 2001).

В результате обобщения всех лишенологических данных по Туве определен уровень биоразнообразия ее лишенобиоты из 1325 видов, 266 родов и 82 семейств. Следует отметить, что среди этих видов впервые для науки был описан (Седельникова, 1984) подводный лишайник, названный в честь известного альголога Т.Г. Поповой – *Aspicilia popovae* Sedeln. Этот накипной эпилит был найден на нагорье Сангилен на подводных силикатных камнях вблизи впадения р. Баян-Кол в р. Каргы. Еще один вид описан по сбо-

¹ Работа доложена на IV Междунар. науч. конф. “Проблемы изучения растительного покрова Сибири”. Томск, 1–3 нояб. 2010 г.

рам на этом же нагорье в бассейне р. Нарын и назван в честь известного сибирского геоботаника А.В. Куминовой. Первая находка этого вида была с высокогорного пояса хр. Тигер-Тыш на Кузнецком Алатау, а впервые опубликован данный вид лишайника как *Placodium kuminovae* Sedeln. (Седельникова, 1982), позднее в монографиях по нагорью Сангилен (Седельникова, 1985), а также по Алтаю и Кузнецкому нагорью (Седельникова, 1990) этот вид был дан в новой комбинации *Aspicilia kuminovae* (Sedeln.) Sedeln., и в последнее время, в связи с выделением нового рода *Lobothallia* (Clauzade et Cl. Roux) Hafellner, вид переименован в *Lobothallia kuminovae* (Sedeln.) Sedeln. (Седельникова, 2008).

Исходя из полученных на сегодняшний день результатов исследований, приведенные выше показатели лишайнофлористического богатства довольно высоки, хотя, конечно же, не претендуют на исчерпывающую полноту ввиду недостаточной изученности в лишайнологическом плане этого уникальнейшего региона. Лишайниковый коэффициент (ЛК) Тувы, выражающий соотношение числа видов лишайников и сосудистых растений (1325/2066, где в числителе – число видов лишайников, а в знаменателе – число видов сосудистых растений (Определитель..., 2007)) и характеризующий значение и роль лишайников во флоре определенного региона, составил к настоящему времени немногим более 0.64. Сравнение полученного показателя с известными для умеренной области Голарктики величинами, где ЛК обычно колеблется от 0.30 до 0.55, свидетельствует о сравнительном богатстве видового состава лишайнобиоты Тувы. Это сравнительное богатство подтверждается, в частности, сопоставлением с ЛК Монголии, граничащей на севере с Тувой и занимающей площадь, почти в 9 раз больше Тувы (более 1.5 млн км²). По данным Н.С. Голубковой (1983), на начало 80-х годов XX столетия ЛК Монголии составлял 0.35, к настоящему времени, по подсчетам автора с использованием данных по видовому составу лишайнобиоты этой страны электронной версии Л.Г. Бязрова (2004), ЛК достиг 0.44. Если прежде Н.С. Голубкова относил лишайнофлору Монголии (1983, с. 21) “к числу наиболее планомерно и полно изученных” в пределах умеренной Азии, то теперь, несмотря на определенное увеличение уровня видового разнообразия ее лишайнобиоты (на 214 видов), составившего к настоящему времени 968 видов, в ряду наиболее изученных появились другие регионы, к числу которых можно отнести и Туву.

Выше отмечалось, что в составе лишайнобиоты Тувы насчитывается 82 семейства. Среднее число видов в семействе 16. Уровень видового разнообразия выше среднего показателя имеют 18 семейств (табл. 1), которые можно отнести к ведущим в лишайнобиоте Тувы. Состав 18 ведущих семейств включает 1026 видов, что составляет 77.43 % от общего числа. На остальные 64 семейства приходится 299 видов, т. е.

22.57 % от общего числа. Девять семейств: *Pannariaceae* Tuck., *Trapeliaceae* M. Choisy ex Hertel, *Candelariaceae* Hakul., *Ramalinaceae* C. Agardh, *Psoraceae* Zahlbr., *Roccellaceae* Chevall., *Caliciaceae* Chevall., *Micareaeae* Vězda et Hafellner, *Mycocaliciaceae* A.F.W. Schmidt включают от 11 до 15 видов, 37 семейств – от 2 до 10 видов, 18 семейств представлены 1 видом каждое.

В составе лишайнобиоты Тувы к настоящему времени насчитывается 266 родов. Среднее число видов в роде почти 5. Выше среднего показателя имеют 54 рода – это почти пятая часть родов, из которых свыше 10 видов в роде отмечено в 26 родах (табл. 2), насчитывающих 714 видов, что составляет почти 54 % от общего состава.

Количественные характеристики систематической структуры флор, несомненно, имеют глубокие корни, отражая существенные ботанико-географические закономерности, степень гетерогенности территории, разнообразие природных факторов и приусице им особенности флорогенеза.

Анализируя составы ведущих семейств и родов Тувы, следует подчеркнуть, что их основы слагают полиморфные семейства и роды, входящие в комплексы ведущих в лишайнобиотах других регионов умеренной области Голарктики. Высокое положение в спектре ведущих сем. *Parmeliaceae* (первое место), объединяющего значительное количество эпифитных лишайников, особенно из родов *Usnea*, *Melanelia*, *Bryoria*, а также *Cladoniaceae*, *Peltigeraceae*, виды которых участвуют

Таблица 1

Ведущие по числу видов семейства лишайнобиоты Тувы

Место в лишайнобиоте по числу видов	Семейство	Число видов	Процент от общего числа видов
1	<i>Parmeliaceae</i> Zenker	131	9.88
2–3	<i>Lecanoraceae</i> Körb.	102	7.70
2–3	<i>Physciaceae</i> Zahlbr.	102	7.70
4	<i>Verrucariaceae</i> Zenker	92	6.94
5	<i>Cladoniaceae</i> Zenker	78	5.89
6	<i>Teloschistaceae</i> Zahlbr.	75	5.66
7	<i>Bacidiaceae</i> Walt. Watson	60	4.53
8	<i>Hymeneliaceae</i> Körb.	58	4.38
9	<i>Acarosporaceae</i> Zahlbr.	57	4.30
10	<i>Collembataceae</i> Zenker	37	2.79
11	<i>Pertusariaceae</i> Körb. ex Körb.	36	2.72
12	<i>Rhizocarpaceae</i> M. Choisy ex Hafellner	35	2.64
13	<i>Umbilicariaceae</i> Chevall.	33	2.49
14	<i>Peltigeraceae</i> Dumort.	30	2.26
15	<i>Stereocaulaceae</i> Chevall.	29	2.19
16	<i>Lecideaceae</i> Chevall.	27	2.04
17	<i>Lichinaceae</i> Nyl.	25	1.89
18	<i>Porpidiaceae</i> Hertel et Hafellner	19	1.43
Всего:		1026	77.43

Таблица 2

Состав ведущих по числу видов родов Тувы

Место в лихенобиоте по числу видов	Род	Число видов	Процент от общего числа видов
1	<i>Cladonia</i> Hill ex P. Browne	77	5.81
2	<i>Lecanora</i> Ach.	69	5.20
3	<i>Caloplaca</i> Th. Fr.	62	4.68
4	<i>Acarospora</i> A. Massal.	46	3.47
5	<i>Aspicilia</i> A. Massal.	41	3.09
6	<i>Rhizocarpon</i> Ramond ex DC.	33	2.49
7	<i>Verrucaria</i> Schrad.	32	2.42
8–9	<i>Rinodina</i> (Ach.) Gray	28	2.11
8–9	<i>Umbilicaria</i> Hoffm.	28	2.11
10	<i>Collema</i> F.H. Wigg.	26	1.96
11–12	<i>Pertusaria</i> DC.	25	1.89
11–12	<i>Peltigera</i> Willd.	25	1.89
13	<i>Lecidea</i> Ach.	24	1.81
14	<i>Stereocaulon</i> Hoffm.	22	1.66
15	<i>Buellia</i> De Not.	20	1.51
16	<i>Usnea</i> Dill. ex Adans.	19	1.43
17	<i>Melanelia</i> Essl.	17	1.28
18	<i>Phaeophyscia</i> Moberg	16	1.21
19	<i>Bryoria</i> Brodo et D. Hawksw.	15	1.13
20–22	<i>Bacidia</i> De Not.	14	1.05
20–22	<i>Physcia</i> (Schreb.) Michx.	14	1.05
20–22	<i>Polyblastia</i> A. Massal.	14	1.05
23	<i>Ramalina</i> Ach.	13	0.98
24	<i>Lecania</i> A. Massal.	12	0.90
25–26	<i>Leptogium</i> (Ach.) Gray	11	0.83
25–26	<i>Xanthoria</i> (Fr.) Th. Fr.	11	0.83
Всего:		714	53.04

в формировании напочвенного покрова лесных фитоценозов, сближает лихенобиоту Тувы с бореальными лихенобиотами умеренной Голарктики. Большой удельный вес в характеризуемой лихенобиоте семейств *Physciaceae*, *Verrucariaceae*, *Rhizocarpaceae*, *Umbilicariaceae*, *Stereocaulaceae*, *Lecideaceae*, *Porpidiaceae* подчеркивает ее горное расположение. Высокое положение в составе лихенобиоты Тувы семейств *Hymeneliaceae*, *Acarosporaceae*, *Collemataceae*, *Lichinaceae*, а также родов *Aspicilia* (41 вид), *Acarospora* (46 видов), *Collema* (26 видов), *Leptogium* (11 видов) свидетельствует о ее близости к флорам Древнего Средиземноморья.

Наибольшее видовое разнообразие в Туве дают накипные эпилиты, приуроченные к выходам на дневную поверхность скал, к валунам, щебню. Накипные эпилиты, как силикофилы, так и кальцефилы из родов *Aspicilia*, *Rhizocarpon*, *Lecanora*, *Acarospora*, *Bellemeria*, *Lecidea*, *Porpidia*, играют существенную роль в высокогорных тундрах, формируя эпилитно-лишайниковые сообщества, где их покрытие может достигать 80 % при средней встречаемости видов свыше 60 %. В рассматриваемой лихенобиоте число видов с

жизненной формой накипного слоевища возрастает от степного пояса к высокогорному.

По мере разрушения поверхностного слоя горной породы, в котором, кроме природных физических факторов, участвуют в определенной мере сами лишайники, а также накопления органического вещества и мелкозема, в ходе сукцессий появляется возможность для развития листоватых эпилитов из родов *Umbilicaria*, *Melanelia*, *Arctoparmelia*, *Brodoa*. Листоватые, как и накипные, эпилиты распространены во всех поясах, во всех экологических условиях Тувы.

Значительной роли накипные и листоватые эпилиты, кроме высокогорных сообществ, достигают в петрофитных вариантах горных степей и степных фитоценозах обширных котловин, занимающих ведущее положение среди наземных экосистем Тувы. Из накипных эпилитов следует отметить виды родов *Acarospora*, *Lecanora*, *Pleopsidium*, *Caloplaca* и особенно, как правило, доминирующий в степных эпилитных лихеносинузиях вид *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman, общее покрытие которых может превышать 50 % при средней встречаемости видов 50–70 %. Видовое разнообразие степных фитоценозов обогащается также за счет листоватых эпилитов из родов *Rhizoplaca*, *Xanthoria*, *Xanthoparmelia*, *Physcia*, *Lasallia*, поселяющихся на каменистых пятнах, покрытие которых может достигать 50 %. В опустыненных степных сообществах Тувы найдены кочующие аспидиили – *Aspicilia esculenta* (Pall.) Flagey, *A. fruticulosa* (Eversm.) Flagey, *A. vagans* Oхner, характеризующиеся слоевищем в виде комочков шаровидной или неправильной формы, не прикрепленным к почве. Все перечисленные виды являются ксерофитами, тяготеющими в своем распространении к аридным областям.

Особого внимания, на мой взгляд, заслуживают криофитные степи с эдификатором *Caragana jubata* (Pall.) Poir., которые относят (Куминова, Намзалов, 1982) к своеобразным эндемичным фитоценозам высокогорий юга Сибири, зарегистрированным на довольно больших площадях только на нагорье Сангилен по южным покатым склонам. Для данных сообществ характерно сочетание монтаных, высокогорных и степных видов. Доминирует в фитоценозах *Caragana jubata*, образующая верхний ярус высотой 30–35 см. Основу среднего яруса, достигающего высоты 15–20 см, формируют дерновинные злаки и кобрезии. Нижний ярус высотой не более 7 см сильно разрежен и представляет собой чередование цветковых растений и пятен лишайников.

Основу кустарникового яруса слагает синузия из *Caragana jubata* и *Rhododendron adamsii* Rehd. с доминированием первого вида. К отмеченному ярусу отнесены две синузии лишайников, развивающиеся на коре караганы гривастой. На ранних стадиях разрушения коры на последней развивается синузия накипных, эпифлеодных лишайников – *Lecanora argentata* (Ach.) Malme, *Lecidella elaeochroma* (Ach.)

M. Choisy, *Caloplaca flavorubescens* (Huds.) J.R. Laundon, *C. holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A.E. Wade, *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach., *Rinodina exigua* (Ach.) Gray. В ходе сукцессий в трещинах коры развиваются другие виды накипных лишайников, дополняющие выделенную синузию – это *Lecanora fuscescens* (Sommerf.) Nyl., *L. orae-frigidae* R. Sant, *L. hagenii* (Ach.) Ach., *Lecidea turgidula* Fr. По мере дальнейшего разрушения коры на ней формируется синузия листоватых лишайников из *Physcia stellaris* (L.) Nyl., *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr., *Parmelia sulcata* Taylor, *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg, *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M.J. Lai. Таким образом, кустарниковый ярус характеризуется трехсинузальной структурой. Травянистый ярус с покрытием до 30 % сложен преимущественно синузией высокогорных злаков и кобрезий.

Нижний лишайниковый ярус представлен синузией кустистых лишайников – *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) A. Massal., *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et Thell, *F. nivalis* (L.) Kärnefelt et Thell, *Bryocaulon divergens* (Ach.) Kärnefelt, куда отнесена *Xanthoparmelia camschadalis* (Ach.) Hale, не прикрепленная к субстрату, имеющая слоевище от листоватого до полукустистого. Покрытие синузии в среднем составляет 20 %. Доминирует *Alectoria ochroleuca* с покрытием 10–15 % и встречаемостью 60–70 %. Анализ связей по признаку покрытия между *Caragana jubata* и *Alectoria ochroleuca* показал слабую ($r = -0.29$) отрицательную связь. Остальные виды, входящие в синузию, имеют неравномерное распределение по площади фитоценоза, что отражает сложную специфику условий местобитаний.

Определенный интерес в анализируемых сообществах представляет собой растительность каменистых пятен и щебня, на которых формируются синузии накипных и листоватых лишайников. В синузии накипных эпилитов зарегистрированы *Aspicilia desertorum* (Kremp.) Mereschk., *Lecanora dispersa* (Pers.) Sommerf., *L. argopholis* (Ach.) Ach., *L. crenulata* Hook., *Caloplaca flavovirescens* (Wulfen) Dalla Torre et Sarnth., *Acarospora badiofusca* (Nyl.) Th. Fr., *Rhizocarpon dispersum* (Nägeli ex Hepp) Müll. Arg., *Aspicilia cinerea* (L.) Körb. с доминированием *Dimelaena oreina*. Покрытие синузии может достигать 40 % при средней встречаемости видов 60–70 %. В ходе сукцессий каменистые пятна заселяются листоватыми эпилитами *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr., *Rhizoplaca chrysoleuca* (Sm.) Zopf, *Physcia caesia* (Hoffm.) Fűrnr., *Melanelia tominii* (Oxner) Essl., *Xanthoparmelia somloënsis* (Gyeln.) Hale, покрытие которых может составлять 60 %. Особенно интересными находками в данных типах сообществ являются кочующие аспидии – *Aspicilia esculenta*, *A. fruticulosa*, а также *Catapyrenium desertorum* (Tomin) N.S. Golubk., *C. sphaerosporum* (de Lesd.) Sedeln., *Seirophora contortuplicata* (Ach.) Fröden, обычно встречающиеся в более южных вариантах степных фитоценозов.

В составе лишайников горных степей преобладают виды степного элемента с широкими голарктическими и пюлиррегиональными ареалами, среди которых *Lecanora frustulosa*, *L. campestris* (Schaer.) Hue, *Dimelaena oreina*, *Acarospora glaucocarpa* (Ach.) Körb., *A. veronensis* A. Massal, *Caloplaca saxicola* (Hoffm.) Nordin, *C. cirrochroa* (Ach.) Th. Fr., *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy, *Xanthoria elegans*, *Xanthoparmelia somloënsis*, *Neofuscelia pulla* (Ach.) Essl. являются доминантами, содоминантами и постоянными видами эпилитных лишайниковых синузий. Ядро в степном элементе принадлежит лишайникам с центрально-азиатским типом ареала: *Pleopsidium gobiensis* (H. Magn.) Hafellner, *Catapyrenium bohlinii* (H. Magn.) N.S. Golubk., *Acarospora bohlinii* H. Magn., *A. sarcogynoides* H. Magn., *Aspicilia maculata* (H. Magn.) Oxner, *Polysporina gyrocarpa* (H. Magn.) N.S. Golubk., *Sarcogyne picea* H. Magn., *Caloplaca bicolor* H. Magn., *Buellia hedinii* H. Magn. Генезис многих степных лишайников связан с Древним Средиземноморьем. Например, *Placocarpus schaeereri* (Fr.) Breuss, собранный на экспонированных известняках в бассейне р. Улар, имеет центр массовости в Средиземноморье, но по карбонатным горным породам заходит в Приатлантическую и Среднюю Европу. Спорадическими местонахождениями в районе исследования характеризуются некоторые виды рода *Endocarpon* Hedw., например, *E. alaicum* Tomin, *E. sinense* H. Magn., *E. subfoliaceum* Tomin. Род *Endocarpon* насчитывает около 30 видов, рассеянно и редко встречающихся на Земле с наибольшей приуроченностью большинства к Древнесредиземноморью, где, несомненно, находится центр их видообразования.

Немало примеров среди лишайников средиземноморского генезиса в монтанном географическом элементе, в котором они объединены в субсредиземноморский тип ареала. Большинство видов, включенных в данный тип ареала, – кальцефилы, за исключением *Aspicilia reticulata* Kremp., растущей на силикатных горных породах. Довольно редким в этой группе является *Diploschistes ocellatus* (Vill.) Norman, собранный на карбонатных горных породах в бассейне р. Улар, а также известный в Сибири на Западном Саяне, в Горной Шории, Республике Алтай. Европейские местонахождения этого вида связаны в основном с районами Средиземноморья, кроме того, он указан для Казахстана, Африки (Алжир), Канарских островов (Питеранс, 1975).

Не останавливаясь на других примерах лишайников средиземноморского генезиса, считаю необходимым напомнить о существовавшей когда-то связи Древнего Средиземноморья с Алтае-Саянской горной областью, предположение о которой высказывал М.М. Ильин (1941). Процесс проникновения средиземноморцев на юг Сибири мог начаться в связи с сокращением и исчезновением восточного отрезка Тетиса, что способствовало ксерофитизации освобо-

дившейся из-под вод территории. Таким образом, третичные ксерофиты расширяли свой ареал, поселяясь преимущественно на известняках, что говорит о потребности этих видов в теплом, легко прогреваемом субстрате.

В качестве примера лесостепных экосистем Тувы проанализированы лишайники Балгазынского бора, расположенного на древних эоловых песках холмисто-увалистой возвышенности Сыргалык-Тайга. При анализе составов лишайников различных типов балгазынских лесов было выяснено (Седельникова, 2002), что наиболее высокий уровень их видового разнообразия характерен разнотравно-брусничному с лиственницей сосняку, близкому к одноименной группе сосновых лесов Прихубсугуля. К нему по составу и фитоценотической роли лишайников приближается лишайниковый тип, остальные типы сосняков отличаются друг от друга незначительно. По отношению к субстрату все виды Балгазынского бора объединены в три экологические группы: эпифлеодные, растущие на коре древесных пород (сюда отнесены и незначительно представленные гипофлеодные лишайники, развивающие слоевище в более глубоких слоях коры, а на коре лишь плодовые тела), эпиксильные, растущие на древесине, и эпигейные, произрастающие на почве. Большая роль в стволовых синузиях принадлежит накипным эпифлеодным *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel, *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd, *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid., *Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold, *Lecanora argentata*, а также листоватым *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *H. vittata* (Ach.) Parrique, *Melanelia exasperata* (De Not.) Essl., *M. olivacea* (L.) Essl., *Parmelia sulcata*, *Xanthoria candelaria*, *Physcia stellaris*, *Vulpicida pinastri*, которые могут быть доминантами, содоминантами и постоянными видами эпифитных лихеносинузий. С жизненной формой кустистого слоевища эпифитную лихеносинузию образуют *Usnea hirta* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *U. subfloridana* Stirt., *Evernia mesomorpha* Nyl., *Bryoria fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *B. implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw., *B. furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw., *B. nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. Если составы доминантов и содоминантов эпифитных лихеносинузий в обследованных типах сосновых лесов отличались незначительно, то гораздо большими различиями они характеризовались в эпигейных лихеносинузиях. В более осветленных местообитаниях разнотравно-злаковых и разнотравно-злаково-карагановых сосняков доминантами и содоминантами эпигейных лихеносинузий с жизненной формой кустистого слоевища отмечены *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. ssp. *mitis* (Sandst.) Ruoss, *Cl. rangiferina* (L.) L.H. Wigg., *Cl. pyxidata* (L.) Hoffm., *Cl. pocillum* (Ach.) Grognot, *Cl. crispata* (Ach.) Flot., *Cl. furcata* (Huds.) Willd., *Cl. subrangiformis* Sandst. С жизненной формой листоватого слоевища в эпигейных лихеносинузиях анализируемых типов сосняков доминан-

тами и содоминантами являются *Peltigera didactyla* (With.) J.R. Laundon, *P. ponojensis* Gyeln., *P. praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf, *P. rufescens* (Weiss) Humb. В разнотравно-брусничном с лиственницей, кустарниковом и редкотравном типах соснового леса в условиях большего затенения доминантами и содоминантами эпигейных лихеносинузий с жизненной формой кустистого слоевища отмечены *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. arbuscula* (Wallr.) Flot. ssp. *arbuscula*, *Cl. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *Cl. gracilis* (L.) Willd., *Cl. turgida* Hoffm., *Cl. verticillata* (Hoffm.) Schaer. В этих же местообитаниях в эпигейных лихеносинузиях с жизненной формой листоватого слоевища в состав доминантов и содоминантов вошли *Peltigera malacea* (Ach.) Funck, *P. aphthosa* (L.) Willd., *P. elisabethae* Gyeln., *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln., *P. neopolydactyla* (Gyeln.) Gyeln., *P. horizontalis* (Huds.) Baumg.

Среди выявленных в Балгазынском бору видов новыми для Сибири, Азии и России оказались (Седельникова, 2002) *Hypogymnia submundata* (Oxner) Rass., *Usnea carpatica* Motyka, *U. rigida* (Ach.) Röhl., *U. samjatnini* Tomin.

Балгазынский бор служит местообитанием реликтовых видов, расширивших свои ареалы в эпоху плейстоценового оледенения. Плейстоценовый комплекс сосновых боров составили 4 арктоальпийских вида: *Peltigera scabrosa* Th. Fr., *Hypogymnia subobscura* (Vain.) Poelt, *Parmelia omphalodes* (L.) Ach., *Cladonia stricta* (Nyl.) Nyl. и 17 гипоарктомонтанных: *Hypogymnia bitteri* (Lyng) Ahti, *Cladonia acuminata* (Ach.) Norrl., *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, *Melanelia infumata* (Nyl.) Essl., *Bryoria bicolor* (Ehrh.) Brodo et D. Hawksw., *B. chalybeiformis* (L.) Brodo et D. Hawksw., *B. simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw., *Cladonia bacilliformis* (Nyl.) Glück, *Cl. cornuta* (L.) Hoffm., *Cl. amaurocraea*, *Cl. polycarpoides* Nyl., *Cl. stellaris*, *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm., *Usnea perplexans* Stirt., *Rinodina conradii* Körb., *Xylographa parallela* (Ach.: Fr.) Fr., характеризующиеся широкими евразоамериканским, голарктическим, голарктико-нотарктическим и плюрирегиональным типами ареалов. О проявлении реликтовых черт плейстоценового флористического комплекса писал в середине XX столетия И.М. Крашенинников (1954), анализируя сосновые леса Южной Сибири.

Анализ составов лишайников лесных формаций показал наиболее высокий уровень их видового разнообразия для пихтовых лесов, особенно в бассейне р. Кантегир. Видовое богатство лишайников-эпифитов пихты достигало в отмеченных выше лесах 98 видов. В эпифитных лихеносинузиях ствола пихты с жизненными формами накипного слоевища доминантами и содоминантами являлись *Lecanora argentata*, *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl., *P. alpina* Hepp ex H.E. Ahles, *P. albescens* (Huds.) M. Choisy et Werner, *P. sommerfeltii* (Flörke ex Sommerf.) Fr., *Amandinea punctata*, *Lecidella euphorea*, *Bacidia vermifera* (Nyl.) Th. Fr., *Buellia disciformis*, *Mycobilimbia carneoalbida* (Müll. Arg.)

Printzen. С жизненной формой листоватого слоевища в эпифитной лихеносинузии ствола пихты в составе доминантов и содоминантов отмечены *Melanelia olivacea*, *M. exasperatula* (Nyl.) Essl., *Hypogymnia physodes*, *H. farinacea* Zopf, *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl., *Parmelia sulcata*, *Nephroma parile* (Ach.) Ach., *N. bellum* (Spreng.) Tuck., *N. helveticum* Ach., *N. resupinatum* (L.) Ach. На ветвях пихты в эпифитной лихеносинузии с жизненной формой кустистого слоевища составы доминантов и содоминантов определяют *Usnea hirta*, *U. subfloridana*, *U. longissima* Ach., *Evernia mesomorpha*, *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Ramalina dilacerata* (Hoffm.) Hoffm., *Bryoria nadvornikiana*, *B. furcellata*, *B. implexa*. Кроме указанных видов ствольные группировки лишайников иногда обогащаются редкими в районе исследования неморальными видами: *Graphis scripta* (L.) Ach., *Lobaria isidioides* (Müll. Arg.) Vain., *L. retigera* (Bory) Trevis., *L. scrobiculata* (Scop.) DC., *Leptogium burnetiae* C.W. Dodge, *L. cyanescens* (Rabenh.) Körb.,

Collema nigrescens (Huds.) DC., *C. fragrans* (Sm.) Ach., *C. subflaccidum* Degel., *Pannaria conoplea* (Ach.) Bory, *Hypogymnia submundata*, *Bryoria fremontii* (Tuck.) Brodo et D. Hawksw., *Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevis, *Ramalina sinensis* Jatta, *Tuckneraria laureri* (Kremp.) Randl. et Thell, которые автор считает реликтами древнесредиземноморского, тропического и тургайского генезиса.

Таким образом, анализ состава лихенобиоты Тувы показал ее гетерогенность. Это объясняется, в первую очередь, природными условиями Тувы, где горно-таежные и горно-лесостепные ландшафты резко отличаются от территорий степей и пустынь. Следует подчеркнуть, что различия в составах лихенобиоты объясняются не только современными физико-географическими условиями, но и особенностями исторического становления флор в составе резко отличающихся областей Голарктики: Бореального и Древнесредиземноморского подцарств.

ЛИТЕРАТУРА

- Бязров Л.Г. Видовой состав лихенобиоты Монголии. Версия 2. 2004. <http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov.html>
- Голубкова Н.С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.
- Зятькова Л.К. Тува // Алтае-Саянская горная область. М., 1969. С. 336–373.
- Ильин М.М. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1941. Вып. 1. С. 257–292.
- Кравчук С.В. Некоторые редкие и интересные лишайники южной части Красноярского края и Тувы // Вопросы ботаники и физиологии растений. Красноярск, 1973. Вып. 3. С. 20–26.
- Крашенинников И.М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Географические работы. М., 1954. С. 214–263.
- Куминова А.В., Намзалов Б.Б. О роли караган в степных фитоценозах Тувы // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск, 1982. С. 201–203.
- Определитель растений Республики Тыва / И.М. Красноборов, М.Н. Ломоносова, Д.Н. Шауло и др. Новосибирск, 2007. 705 с.
- Питеранс А.В. Сем. *Diploschistaceae* // Определитель лишайников СССР. Л., 1975. Вып. 3. С. 45–53.
- Седельникова Н.В. Новый вид из рода *Placodium* (Ach.) Müll. Arg. // Новости сист. низш. раст. 1982. Т. 19. С. 165–166.
- Седельникова Н.В. Новый вид *Aspicilia* из нагорья Сангилен Тувинской АССР // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 11. С. 1552–1554.
- Седельникова Н.В. Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск, 1985. 180 с.
- Седельникова Н.В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 174 с.
- Седельникова Н.В. Анализ лихенофлоры Балгазынского бора Республики Тыва // Сиб. экол. журн. 2002. № 6. С. 247–255.
- Седельникова Н.В. Лишайники Алтае-Саянского экорегиона // Сиб. экол. журн. 2008. № 2. С. 851–858.
- Zhurbenko M.P., Otnyukova T.N. Lichenicolous fungi from the Sayan-Tuva Mountains, Southern Siberia, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2001. N 38. P. 79–84.