

УЧАСТИЕ ВИДОВ ЛИШАЙНИКОВ В ГОРНЫХ СВЕТЛОХВОЙНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ ЛЕСНОГО ПОЯСА РЕСПУБЛИКИ ТЫВА*

Н.В. Седельникова

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

Впервые для Республики Тыва проанализированы лишенокомплексы основных горных светлохвойных фитоценозов лесного пояса.

Ключевые слова: светлохвойные фитоценозы, лишеносинусия, лишайник, доминант, содоминант, постоянный вид, лиственничный лес, сосновый лес, Республика Тыва.

THE PARTICIPATION OF LICHEN SPECIES AT MOUNTAIN LIGHTCONIFEROUS PHYTOCOENOSIS OF THE FOREST BELT OF REPUBLIC TIVA

N.V. Sedelnikova

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

For the first time were analysed lichen complexes of the main mountain lightconiferous phytocoenosis of the forest belt of Republic Tuva.

Key words: lightconiferous phytocoenosis, lichensynusia, lichen, dominant, sodominant, constant, larix forest, pine forest, Republic Tuva.

Ранее отмечалось (Зятькова, 1969; Седельникова, Седельников, 2018), что Республика Тыва расположена в географическом центре Азиатского континента; простираясь с запада на восток более чем на 700 км, а с севера на юг – до 480 км, обладая исключительной контрастностью природных условий, представляющих собой переплетение ландшафтных элементов Сибири и Центральной Азии.

Лесной пояс Тывы образован преимущественно лиственничными лесами с верхней границей, сформированной лиственничными и кедрово-лиственничными редколесьями, в отличие от которых в верховьях р. Сыстыг-Хем распространены пихтовые и пихтово-кедровые редколесья, составляющие границы пихтовых и пихтово-кедровых лесов. Кедровые участки отмечают во всех горных системах республики, но преимущественно они сосредоточены в Тоджинской котловине и Каа-Хемском нагорье (Маскаев, 1985). Еловые леса встречаются на шлейфах северных экспозиций в пределах высот 900–2100 м над ур. м., занимая узкие полосы в долинах рек. Пихтовые леса региона, общая площадь которых на данной территории сравнительно мала, характеризуются небольшими

разрозненными участками, они находятся на южном макросклоне хр. Ергак-Таргак-Тайга и, как указано выше, в верховьях р. Сыстыг-Хем (приток р. Бий-Хем).

Сосновые леса можно встретить на склонах разных экспозиций. Основные массивы сосняков приурочены к древним эоловым пескам на западе и юго-востоке Тывы.

В нижней части лесного пояса распространены мелколиственные леса из березы повислой (*Betula pendula* Roth), березы мелколистной (*Betula microphylla* Bunge), тополя лавролистного (*Populus laurifolia* Ledeb.), осины дрожащей (*Populus tremula* L.), причем основная часть этих лесов принадлежит березовым.

Тополевые леса встречаются в основном по долинам рек в Улуг-Хемской, Хемчинской, Турано-Уюкской, Убсунурской, Тоджинской котловинах, кроме того в предгорьях Западного Саяна, хребтов Цаган-Шибэту, Восточного и Западного Танну-Ола. Они занимают немногим более 18 % всей площади мелколиственных лесов.

Наименьшие площади – около 1.5 % покрытой лесом территории Тывы – занимают осиново-

* Доклад доложен на IV (VI) Всероссийской молодежной конференции “Перспективы развития и проблемы современной ботаники” ЦСБС СО РАН, 12.10.2018 г.

са, основные массивы которых расположены преимущественно в восточной части Тывы на юго-западной стороне хр. Акад. Обручева и у северо-восточного подножия хр. Восточный Танну-Ола. Небольшие осинники встречаются также в верховьях р. Кантегир и в центральной части Тоджинской котловины, предпочитая теневые склоны.

Иногда в отмеченных выше типах леса, особенно по берегам речек и ручьев встречаются рябина сибирская (*Sorbus sibirica* Hedl.) и черемуха уединенная (*Padus avium* Mill.). Следует также подчеркнуть, что по всему лесному поясу можно увидеть каменистые россыпи и выходы на дневную поверхность каменистых обнажений. Таким образом, богатство различных местообитаний лесного пояса делает его благодатным объектом для исследования биоразнообразия лишайников и оценки их участия в разных типах лесных фитоценозов.

Ранее уже отмечалось (Седельникова, 1985, 2011), что для всей Тывы были известны лишь 21 вид лишайников (Кравчук, 1973) и 16 видов лишенофильных грибов (Zhurbenko, Otnyukova, 2001). В 1978 г. автором были начаты исследования на нагорье Сангилен, сведения по лишайникам для которого отсутствовали. По результатам этих работ опубликована первая монография, посвященная лишайникам Сибири (Седельникова, 1985), в которой приведен конспект лишенофлоры из 556 видов, дана экологическая и географическая характеристика флоры лишайников, значительное внимание уделено фитоценотической роли лишайников в структуре различных растительных сообществ, приведены динамические ряды формирования сообществ от первичных лишайниковых до плакорных горно-тундровых. В 80-е и 90-е годы XX столетия, а также в 2002–2006 гг. исследования лишенобиоты Тывы были продолжены в Убсунурской котловине, Западном и Восточном Танну-Ола, на хр. Акад. Обручева, на горных массивах Цаган-Шибэту, Монгун-Тайга и других территориях. Кроме изучения видового разнообразия, продолжались и фитоценотические полевые работы.

Для выяснения роли лишайниковых синузий в различных типах лесных фитоценозов составляли геоботанические описания пробных площадей 10 × 10 м; одновременно на пробной площади закладывали площадки 20 × 20 см или 50 × 50 см, на которых определяли проективное покрытие видов, а в ряде случаев брали надземную фитомассу с разбором по видам. Если на пробной площади встречались выходы на дневную поверхность скалистых обнажений, а также каменистые россыпи, которые, как реки, тянутся на хребтах от высокогорий до основания хребтов, на них тоже закладывали площадки и определяли проективное покрытие и встречаемость видов лишайников.

На древесных породах, представляющих собой сложный экотоп с различным набором синузий от основания ствола до кроны, описание проводилось на площадках 20 × 20 см в следующих основных типах местообитаний: 1) основание и нижняя часть ствола (от приземной части ствола с выходящими на поверхность корнями до высоты 0.6 м); 2) ствол (от нижней части ствола до ветвей кроны); 3) ветви кроны. Это объясняется различными условиями влажности, освещенности, подверженности ветрам в типах местообитаний, выделяемых на протяжении ствола.

Определенный интерес в лесном поясе представляют лишайники древесины (встречающейся во всех типах фитоценозов лесного пояса), отличающиеся от лишенофлоры коры живых деревьев. Следует подчеркнуть, что на этом типе субстрата формируются определенные сообщества из гнилостных бактерий, дереворазрушающих грибов, насекомых и лишайников, объединенных тесными сбалансированными связями. Данные сообщества – одни из постоянных компонентов лесных биоценозов с очень сопряженно протекающей эволюцией.

Древесине в большей степени, чем какой-либо другой биологической среде обитания, свойственна нестабильность во времени, что приводит к сукцессиям населяющих ее организмов. Например, первыми из лишайников на ранних стадиях разрушения древесины поселяются порошокплодные *Calicium abietinum* Pers., *C. denigratum* (Vain.) Tibell, *C. adpersum* Pers., *C. salicinum* Pers., *C. trabinellum* (Ach.) Ach., *Chaenotheca chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr., *Ch. ferruginea* (Turner ex Sm.) Mig., *Ch. phaeocephala* (Turner) Th. Fr., *Ch. trichialis* (Ach.) Th. Fr., *Chaenothecopsis nana* Tibell, *Ch. pusilla* (Ach.) A.F.W. Schmidt, *Ch. viridialba* (Kremp.) A.F.W. Schmidt, *Cyphelium tigillare* (Ach.) Ach., *C. notarisii* (Tul.) Blomb. et Forssell и др. Они формируют синузию из *Calicium denigratum*, *C. trabinellum*, *Chaenotheca chrysocephala*, *Ch. phaeocephala*, *Ch. trichialis*, *Chaenothecopsis nana*, *Ch. pusilla*, *Cyphelium tigillare*, *C. notarisii* с покрытием до 40 % и встречаемостью до 70 %.

С течением времени древесина, изменив свои качества в результате деятельности микроорганизмов и насекомых-ксилобионтов, а также абиотических факторов – периодического увлажнения и высыхания, становится подходящим субстратом для поселения более высокоорганизованных накипных лишайников (однообразно-накипных и зернисто-бородавчатых) – *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach., *L. orae-frigidae* R. Sant., *L. saligna* (Schrad.) Zahlbr., *L. symmicta* (Ach.) Ach., *Biatora vernalis* (L.) Fr., *Buellia insignis* (Nägeli ex Hepp) Körb., *B. schaereri* De Not., *Caloplaca ferruginea* (Huds.) Th. Fr., *C. holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A.E. Wade, синузии которых

постепенно вытесняют лишеносинузии порошкоплодных или лепрозных лишайников.

Дальнейшее изменение древесины как среды обитания микроорганизмами, дереворазрушающими грибами приводит к тому, что она становится более подходящим субстратом для еще более высокоорганизованных лишайников с жизненной формой листоватого слоевища.

Синузию листоватых лишайников на древесине образуют *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl., *P. hyperopta* (Ach.) Arnold, *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr., *X. parietina* (L.) Th. Fr., *Parmelia sulcata* Taylor, *Hypogymnia vittata* (Ach.) Parrique, *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M.J. Lai. Общее покрытие синузии достигает 50 %, встречаемость видов колеблется от 70 до 90 %.

С течением времени, когда древесина становится настолько разрыхленной, что может снабжать в необходимой мере питательными веществами кустистые лишайники, в очередной раз происходит смена лишенокомплексов. Синузию кустистых лишайников на старой древесине формируют *Cladonia bacilliformis* (Nyl.) Glück, *Cl. botrytes* (K.G. Hagen) Willd., *Cl. coniocraea* (Flörke) Spreng., *Cl. fimbriata* (L.) Fr., *Cl. macilenta* Hoffm., *Cl. ochrochlora* Flörke.

Таким образом, в сукцессионных преобразованиях лишенокомплексов на древесине как среде обитания важны абиотические факторы, а также существенную роль играют явления сопряженной эволюции заселяющих ее организмов, что отмечал Ю. Одум (1975).

Необходимо еще раз подчеркнуть, что рассмотренные выше сообщества являются одним из постоянных компонентов лесных биогеоценозов, в том числе горных светлохвойных лесов, которые будут рассмотрены ниже, поэтому останавливаться на их характеристике в каждом из различных типов лесных фитоценозов нецелесообразно.

Горные светлохвойные леса, представленные в лесном поясе Тывы лиственничными и сосновыми лесами, среди которых лиственничники с господствующей древесной породой *Larix sibirica* Ledeb., являясь одним из основных компонентов растительного покрова, наиболее распространены в лесном поясе региона.

Лиственница – это сложный экотоп с различным набором лишеносинузий от основания ствола до кроны. Лишеносинузии из различных биоморф сложно переплетаются на протяжении всего ствола дерева лиственницы. В основании и нижней части ствола лиственницы синузию с жизненной формой накипного слоевища образуют *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norman, *Chaenotheca chrysocephala*, *Ch. furfuracea* (L.) Tibell, *Ch. phaeocephala*, *Chaenothecopsis pusilla* (Ach.) A.F.W. Schmidt, *Chrysothrix candelaris* (L.) J.R. Laundon, *Lepraria incana* (L.) Ach.,

дающие общее покрытие видов до 40 % с встречаемостью 60–70 %. В ходе сукцессий развивается синузия лишайников с жизненными формами листоватого слоевища, в которой доминируют *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. et C.F. Culb. или *Vulpicida pinastri*, содоминирует *Xanthoria candelaria*, постоянными видами являются *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *H. bitteri* (Lyng) Ahti, *Flavopunctelia soledica* (Nyl.) Hale. Общее покрытие синузии достигает 50 % при средней встречаемости видов 90 %. В ходе дальнейших сукцессий основание и нижнюю часть стволов лиственниц покрывает синузия кустистых лишайников из *Cladonia ochrochlora*, *Cl. botrytes*, *Cl. caespiticia* (Pers.) Flörke, *Cl. coniocraea*, *Cl. digitata* с общим покрытием 25 % при средней встречаемости видов 65 %.

На стволе лиственниц синузию с общим покрытием до 30 % и встречаемостью видов до 70 % образуют накипные эпифлеодные: *Lecanora symmicta*, *L. pulicaris* (Pers.) Ach., *L. orae-frigidae*, *L. albella* (Pers.) Ach., *Biatora vernalis*, *Buellia insignis*, *B. schaeereri*, *Caloplaca ferruginea*, *C. holocarpa*, *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel, *Lecidea turgidula* Fr.

В синузии лишайников с жизненной формой листоватого слоевища представлены *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, *H. vittata*, *H. tubulosa* (Schaer.) Hav., *Melanelia olivacea* (L.) Essl., *M. septentrionalis* (Lyng) Essl., *Vulpicida pinastri*. Общее покрытие синузии достигает 70 % при средней встречаемости видов 85 %.

На ветвях лиственниц отмечены три синузии. С жизненной формой накипного эпифлеодного слоевища в синузии с малым покрытием (15–20 %) и средней встречаемостью видов 60 % участвуют *Lecanora symmicta*, *Buellia schaeereri* De Not., *Bacidia laurocerasi* (Delise ex Duby) Zahlbr., *B. vermifera* (Nyl.) Th. Fr. Синузию с листоватым слоевищем образуют *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, *Cetraria sepincola* (Ehrh.) Ach., *Melanelia septentrionalis*. Общее покрытие синузии не превышает 30 % при средней встречаемости видов 65 %. На ветвях развивается также синузия кустистых лишайников, в которой представлены *Usnea lapponica* Vain., *U. longissima* Ach., *U. subfloridana* Stirt., *Evernia mesomorpha* Nyl., *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Ramalina thrausta* (Ach.) Nyl., *Bryoria furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw., *Bryoria implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. Общее покрытие синузии достигает 50 % при встречаемости видов 90–100 %.

Таким образом, дерево лиственницы характеризуется сложной синузальной структурой покрывающих его лишайников на протяжении всего ствола, что можно объяснить нестабильностью коры, на которой поселяются лишайники, во времени и это вызывает сукцессии. Кроме того, различны в определенной степени экологические условия в разных местообитаниях, выделяемых на

стволе, – это условия влажности, освещенности, подверженности ветрам.

Следует отметить, что в лиственничниках при покрытии травостоя, составляющего третий ярус после древесного и кустарникового не выше 50 %, развивается мохово-лишайниковый покров, формирующий IV ярус высотой до 10 см и общим покрытием до 60 %, в котором участвуют кустистые кладонии: *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. ssp. *arbuscula*, *Cl. arbuscula* ssp. *mitis* (Sandst.) Ruoss, *Cl. rangiferina* (L.) F.H. Wigg., *Cl. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *Cl. gracilis* (L.) Willd. ssp. *gracilis*, *Cl. gracilis* (L.) Willd. ssp. *elongata* (Wulfen) Vain. Пятнами с жизненной формой листоватого слоевища встречаются пельтигеры: *Peltigera canina* (L.) Willd., *P. malacea* (Ach.) Funck, *P. horizontalis* (Huds.) Baumg., *P. rufescens* (Weiss) Humb.

Особого внимания заслуживает растительность каменистых пятен – курумов, скалистых обнажений, на которых формируются синузии накипных и листоватых лишайников. На начальных стадиях разрушения поверхностного слоя каменистого субстрата он заселяется накипными лишайниками: *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC., *Aspicilia cinerea* (L.) Körb., *Lecanora lithophila* (Wallr.) Oxner, *L. polytropa* (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh., *Tremolecia atrata* (Ach.) Hertel с общим покрытием до 50 %. В ходе сукцессий на каменистых силикатных породах развивается синузия листоватых лишайников, покрывающих до 60 % их поверхности. В нее входят *Umbilicaria caroliniana* Tuck., *U. hyperborea* (Ach.) Hoffm., *U. decussata* (Vill.) Zahlbr., *Melanelia hepatizon* (Ach.) Thell, *M. panniformis* (Nyl.) Essl., *M. stygia* (L.) Essl., *Xanthoparmelia conspersa* (Ach.) Hale, *X. tinctina* (Maheu et A. Gillet) Hale. Таким образом, на скалах и курумах наблюдается микроярусная дифференциация лишеносинузий с верхним микроярусом эпилитных листоватых лишайников и нижним микроярусом накипных лишайников с общим покрытием лишеносинузий до 80 % и встречаемостью видов не ниже 60 %.

Сосновые леса, которые как и лиственничные, относятся к светлохвойным и хотя встречаются на склонах разных экспозиций, покрывают главным образом склоны световых экспозиций, а их основные массивы в Тыве приурочены к древним эоловым пескам, среди которых на окраинах Улуг-Хемской котловины находится уникальный Балгазынский бор, представляющий собой эталон коренной интразональной псаммофитной растительности юга Сибири и, находясь на южной границе бореальных лесов, отражает историю формирования растительного покрова степной и лесостепной зон (Седельникова, 2002).

Доминирующее положение принадлежит сосне – *Pinus sylvestris* L. Дерево сосны на протяжении всего ствола характеризуется сложной лишеноси-

зуальной структурой. В основании и нижней части ствола сосны в синузии накипных лишайников постоянными видами являются *Chaenotheca chrysocephala*, *Ch. trichialis*, *Chrysothrix chlorina* (Ach.) J.R. Laundon, *Ochrolechia arborea* (Kreyer) Almb. Общее покрытие не превышает 30 % при средней встречаемости видов 65 %. В ходе сукцессий преобладающая роль переходит к синузии с видами листоватого слоевища, среди которых постоянны: *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Imshaugia aleurites* (Ach.) S.L.F. Meyer, *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg. Общее покрытие синузии достигает 60 % при средней встречаемости видов 80 %. В третьей геоплезной синузии, имеющей покрытие 25–30 % с встречаемостью видов 70–80 %, представлены лишайники с жизненной формой кустистого слоевища – *Cladonia ochrochlora*, *Cl. fimbriata*, *Cl. bacilliformis*, *Cl. chlorophaea* с доминированием первого вида.

На стволе сосны в синузии накипных лишайников отмечены *Lecanora symmicta*, *L. fuscescens* (Sommerf.) Nyl., *Lecidella euphorea*, *Buellia disciformis*, *B. schaeereri*. Общее покрытие видов 25–30 % при их средней встречаемости 75 %. В ходе сукцессий стволы сосен покрывает синузия листоватых лишайников, которую образуют *Melanelia sorediata* (Ach.) Goward et Ahti, *Hypogymnia physodes*, *H. tubulosa*, *Platismatia glauca*, *Flavopunctelia soredica*, *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl. с доминированием *Melanelia soredica*. Общее покрытие синузии в среднем составляет 50 % при средней встречаемости видов 85 %.

На ветвях кроны в синузии накипных лишайников участвуют те же виды, что и на стволе, – это *Lecanora symmicta*, *Lecidella euphorea*, *Buellia disciformis*, *B. schaeereri*, образующие общее покрытие около 20 % при средней встречаемости видов 70 %. В синузии свисающих кустистых лишайников представлены *Evernia mesomorpha*, *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Usnea subfloridana* Stirt., *U. silvatica* Мотыка. Общее покрытие синузии составляет 45 %, встречаемость видов колеблется от 75 до 90 %.

Таким образом, лишайниковый покров двух основных древесных пород светлохвойных лесов Республики Тыва характеризуется девятисинузальной структурой.

Заканчивая обзор об участии видов лишайников в светлохвойных фитоценозах лесного пояса, следует подчеркнуть, что являясь одним из неотъемлемых компонентов растительного покрова и в связи с их биологическим своеобразием как комплексных организмов, которое реализуется в их удивительных жизненных возможностях, они представляют ценный фактический материал для познания экологической приуроченности видов к определенным субстратам, типам местообитаний, распределения в фитоценозах, а также по поясам и зонам.

ЛИТЕРАТУРА

- Зяцькова Л.К.** Тува // Алтай-Саянская горная область. М., 1969. С. 336–373.
- 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.
- Маскаев Ю.М.** Леса // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск, 1985. С. 68–107.
- Одум Ю.** Основы экологии / Ю. Одум. М., 1975. 740 с.
- Седельникова Н.В.** Лихенофлора нагорья Сангилен / Н.В. Седельникова. Новосибирск, 1985. 180 с.
- Седельникова Н.В.** Анализ лишайнофлоры Балгазынского бора Республики Тыва // Сиб. экол. журн. 2002. Т. 9, № 6. С. 647–655.
- Седельникова Н.В.** Разнообразие лишайнобиоты Тувы // Раст. мир Азиатской России. 2011. № 1 (7). С. 3–8.
- Седельникова Н.В., Седельников В.П.** Оценки участия видов лишайников в высокогорных фитоценозах Республики Тыва // Раст. мир Азиатской России. 2018. № 3 (29). С. 9–35.
- Zhurbenko M.P., Otnyukova T.N.** Lichenicolous fungi from the Sayan – Tuva Mountains, Southern Siberia, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2001. No. 38. P. 79–84.

*Поступила в редакцию 02.08.2018 г.,
после доработки – 18.09.2018 г.,
принята к публикации 05.02.2019 г.*