

Лишайники карбонатных субстратов Патомского нагорья (Восточная Сибирь)

Lichens of carbonate substrates of the Patom Highlands (Eastern Siberia)

Лиштва А. В.

Lishtva A. V.

Иркутский государственный университет, г. Иркутск, Россия. E-mail: Lishtva@rambler.ru
Irkutsk State University, Irkutsk, Russia

Реферат. Проведено изучение лишайников карбонатных субстратов Патомского нагорья. Собрано 177 образцов и определено 28 видов лишайников. Среди обнаруженных видов есть представители как строго кальцефильной флоры, так и лишайники эврисубстратной группы. Кальцефильные виды составляют особую группу лишайников, обычно ксерофитных, либо даже ультраксерофитных и имеют комплекс приспособлений и адаптаций к обитанию на карбонатных субстратах, причем адаптационные стратегии затрагивает не только грибной компонент, но и фотобионт. В качестве адаптаций к ксеротермическим условиям обитания у лишайников рассматривается сквамозный таллом, наличие пруинозности, эпинецрального слоя таллома, а также цианопрокарियोты в качестве фотобинта. Часть обнаруженных видов цианобионтных лишайников редки на территории России, среди таких видов *Synalissa symphorea* (Weber) Poelt и *Racodium rupestre* Pers. Повышенную устойчивость к неблагоприятным климатическим условиям им обеспечивают сине-зеленые водоросли в качестве фотобинта, а вернее их слизистые чехлы, окружающие клетки и нивелирующие воздействие повышенной влажности – сухости, а также температурные колебания. Карбонатные субстраты Патомского нагорья заселены своеобразным комплексом лишайников, среди которых имеются как экологически пластичные, встречающиеся достаточно часто и в различных условиях, так и специфические виды, обладающие узкой экологической амплитудой. Именно карбонаты являются «проводниками» в северные широты теплолюбивых видов, имеющих ряд специфических адаптаций.

Ключевые слова. Адаптации, Восточная Сибирь, карбонаты, лишайники, Патомское нагорье.

Summary. The study of lichens of carbonate substrates of the Patom Highlands was carried out. 177 samples were collected and 28 species of lichens were identified. Among the discovered species there are representatives of both strictly calciphilous flora and lichens of the eurysubstrate group. Calciphilic species constitute a special group of lichens, usually xerophytic or even ultraxerophytic, and have a complex of adaptations to life on carbonate substrates, and adaptation strategies affect not only the fungal component, but also the photobiont. As adaptations to xerothermic habitat conditions, lichens are considered to have a squamous thallus, the presence of pruritus, an epinecral cortex of the thallus, as well as cyanoprokaryotes as a photobiont. Some of the discovered species of cyanobiotic lichens are rare in Russia, among such species are *Synalissa symphorea* (Weber) Poelt and *Racodium rupestre* Pers. Increased resistance to adverse climatic conditions is provided to them by blue-green algae as a photobiont, or rather, their mucous membranes surrounding cells and leveling the effects of high humidity – dryness, as well as temperature fluctuations. The carbonate substrates of the Patom Highlands are inhabited by a peculiar complex of lichens, among which there are both ecologically plastic, occurring quite often and under various conditions, and specific species with a narrow ecological amplitude. It is carbonates that are «guides» to the northern latitudes of heat-loving species that have a number of specific adaptations.

Key words. Adaptations, carbonates, Eastern Siberia, lichens, Patom Highlands.

Патомское нагорье представляет собой средневысотное горное сооружение протерозойско-нижнепалеозойского возраста со средними высотами от 700 до 1200 м над ур. м. (Воскресенский, 1962; Золотарев, 1972), расположенное к северо-востоку от оз. Байкал и входящее в структуру Байкало-Патомского нагорья. Суровые климатические условия территории предопределяют формирование основных элементов растительности в виде лиственничной (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) тайги, зарослей кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) и щебнисто-лишайниковых горных тундр. Карбонатные субстраты в районе исследований имеют крайне ограниченное распространение и представляют собой либо отдельные скальные останцы с прослойками уплотненного мелкозема, либо осыпи, перемежающиеся с задернованными участками.

В лихенологическом отношении территория нагорья до недавнего времени абсолютно не была изучена, имеется лишь указание П. А. Кропоткина об участии лишайников родов *Cladonia* и *Cetraria* в сложении горных тундровых сообществ без указания конкретных видов (Кропоткин, 1873). В ходе специальных лихенологических работ пока было обследовано только три локальных местообитания с выходами карбонатов:

I) Иркутская обл., Бодайбинский р-н, Патомское нагорье, долина р. Ныгри, (правый приток – руч. Александровский, среднее течение), слоистый скальный останец с прослойками мелкозем. N58.578315°, E115.398478°. 19.07.2019.

II) Иркутская обл., Бодайбинский р-н, Патомское нагорье, долина р. Ныгри, (правый приток – руч. Александровский, среднее течение), карбонатная каменная осыпь вблизи старых печей для обжига извести. N58.575950°, E115.379703°. 20.07.2019.

III) Иркутская, область, Бодайбинский р-н, Патомское нагорье, Хомолхинский перевал, каменисто-щебнистая тундра. N58.678818°, E115.424809°. 04.07.2021.

В результате собран гербарный материал в количестве 117 пакетов-образцов и выявлено 28 видов лишайников из 22 родов. Камеральная обработка материала осуществлялась традиционными в лихенологии методами (Флора лишайников ..., 2014) с использованием цветковых реакций на гидроксид калия (K), гипохлорид кальция (C) и парафенилендиамин (P), использования методов тонкослойной хроматографии на данном этапе не потребовалось.

Список выявленных видов:

- Anartychia desertorum* (Rupr.) Poelt На камнях и мелкозем (I).
Buellia epigaea (Hoffm.) Tuck. На почве (I).
Caloplaca saxicola (Hoffm.) Nordin На карбонатных валунах (II, III).
Catapirenum cinereum (Pers.) Körber На мелкозем (I).
Circinaria calcarea (L.) A. Nordin, Savić et Tibell На камнях (I).
Dermatocarpon miniatum (L.) W.Mann На валуне (I).
Dibeis baeomyces (L. f.) Rambold et Hertel На почве (II, III).
Diploschistes diacapsis (Ach.) Lumbsch На мелкозем между валунов (I, II, III).
Endocarpon adsurgens Vain. На мелкозем между камней (I).
Fulgensia bracteata (Hoffm.) Räsänen На почве между валунов (I, II).
Gypsoplaca macrophylla (Zahlbr.) Timdal На мелкозем между валунами (II).
Phaeophyscia constipata (Norrl. et Nyl.) Moberg На почве и замшелых валунах (I, II, III).
Physconia jacutica G. Urban., Ahti et Loht На замшелых карбонатных валунах (I).
Physconia leucoleiptes (Tuck.) Essl. На замшелом валуне (II).
Psora decipiens (Hedwig) Hoffm. На почве между валунов (I, II).
Psora elenkinii Rass. На уплотненном мелкозем (II).
Psora rubiformis (Ach.) Hooker На почве между валунами (II, III).
Psora testacea Hoffm. На мелкозем (I, II).
Racodium rupestre Pers. На скале (I).
Rinodina immersa (Körber) Arnold На скале (I).
Scytinium lichenoides (L.) Otálora, P.M.Jørg. et Wedin В расщелинах, поверх мхов (I).
Scytinium tenuissimum (Hoffm.) Otálora, P.M. Jørg. et Wedin В расщелинах на влажном мелкозем (I).
Solorina saccata (L.) Ach. В расщелинах, на влажной карбонатной почве (I, II).
Squamarina lentigera (Weber) Poelt На карбонатизированной почве (I, II, III).
Synalissa symphorea (Ach.) Nyl. На уплотненном мелкозем (I).
Toninia aromatica (A.L.Sm.) A.Massal. На почве (I).
Toninia candida (Weber) Th.Fr. На почве (I, II).
Xanthoria elegans (Link) Th. Fr. На камнях и уплотненном мелкозем (I, II, III).

Среди выявленных видов лишайников встречаются как собственно кальцефильные лишайники, так и виды, не показывающие строгой приуроченности к кальцийсодержащим субстратам. К последним можно отнести *Dermatocarpon miniatum*, *Dibeis baeomyces*, *Phaeophyscia constipata* и *Xanthoria elegans* – их участие в сложении изученных сообществ свидетельствует скорее о широте их экологической амплитуды, чем о кальцефильности. Кальцефильные виды напротив, составляют особую группу лишайников, обычно ксерофитных, либо даже ультраксерофитных (Голубкова, 1981) и имеют ком-

плекс приспособлений и адаптаций к обитанию на карбонатных субстратах, причем адаптационные стратегии затрагивает не только грибной компонент, но и фотобионт (Hamlett et al., 2011). В качестве адаптаций к ксеротермическим условиям обитания у лишайников обычно рассматривается сквамuleзный таллом, наличие пруйнозности, эпинецрального слоя таллома, а также цианопрокариоты в качестве фотобинта (Jorge-Villar et al., 2011).

Во всех обследованных местообитаниях постоянным видом является *Squamarina lentigera*, в большом обилии встречающийся на карбонатизированном мелкозем. Лишайник широко распространен в умеренном и теплоумеренном поясах Голарктики и часто служит индикатором карбонатных почв (Ходосовцев и др., 2014). Слоевище лишайника довольно толстое, имеет розетковидную форму с лучисто расположенными лопастями и плотно прилегает к субстрату, кроме того, по краям лопастей часто имеется выраженный хорошо смачиваемый белый налет. Несколько иную стратегию выживания демонстрирует другой розетковидный лишайник – *Fulgensia bracteata* – налет на талломе выражен слабо и часто отсутствует. Повышенную устойчивость к экстремальным условиям ему обеспечивают особенности грибного компонента, обладающего высокой вегетативной активностью и наличием особых жировых гиф (Schaper, Ott, 2003). Указанный вид встречается реже и не образует больших скоплений.

Обращает внимание обилие сквамuleзных лишайников с восходящими (*Psora*, *Gypsoplaca*) и распростертыми чешуйками талломов (*Catapirenum*, *Endocarpon*), они встречаются в большом обилии, часто образуя скопления площадью в несколько десятков сантиметров. Все выявленные представители рода *Psora* (*P. decipiens*, *P. elenkinii*, *P. rubiformis* и *P. testacea*) тяготеют к открытым экспонированным пространствам и карбонатизированным субстратам, часто указанные виды приурочены к степным сообществам, или к крио-аридным условиям. Следует отметить, что все они, кроме *P. rubiformis*, являются редкими на территории нагорья. Олиготипный род *Gypsoplaca*, включающий всего 5 видов, в своем распространении тесно связан с сухими и карбонатными горными почвами, наибольшее видовое разнообразие наблюдается в Центральной Евразии (Shi et al., 2018). Основными чертами приспособленности указанных видов к ксеротическим условиям служит наличие интенсивного налета хотя бы по краям чешуек и сквамuleзная форма таллома. Типичными представителями полупустынных и степных сообществ являются плацидиоидные лишайники родов *Catapirenum* и *Endocarpon*, ареалы которых, в основном, охватывает теплоумеренные области (Prieto et al., 2012). В качестве приспособительных адаптаций у *Catapirenum cinereum* и *Endocarpon adsurgens*, вероятно, можно рассматривать чешуйчатый таллом и наличие выраженного эпинецрального слоя поверх таллома, препятствующего излишней инсоляции. Оба вида имеют довольно широкое распространение на территории России, тяготея к степным и скально-степным экотопам с выходами карбонатов.

Особую группу представляют собой выявленные цианобионтные лишайники, часть из которых являются широко распространенными – *Scytinium lichenoides* и *S. tenuissimum*, а часть довольно редкие – *Synalissa symphorea* и *Racodium rupestre*. Лишайники из рода *Scytinium* – отдельная фила слизистых коллемовых лишайников, включающая 44 вида с корковыми чешуйчатыми до листоватыми талломами (Otálora et al., 2014), из которых для России известно 19 видов (Урбанавичюс, 2016), в Южной Сибири – 7 видов. Все выявленные в Сибири виды, включая и два обнаруженных, имеют широкие ареалы в пределах умеренной зоны Голарктики. Филадельфийский лишайник *Racodium rupestre* хотя и имеет циркумбореальный ареал (Muggia et al., 2007), в России пока известен из немногих регионов: Север Европейской России, Дальний Восток и Южная Сибирь (Список лишенофлоры ..., 2010). Также редким видом является *Synalissa symphorea* – обнаружен на Севере Европейской России, Урале, Южной Сибири и Чукотке (Список лишенофлоры ..., 2010). Цианобионтные лишайники широко распространены в степных (Макрый, 2023) и даже полупустынных условиях. Повышенную устойчивость к неблагоприятным климатическим условиям им обеспечивают сине-зеленые водоросли в качестве фотобинта, а вернее их слизистые чехлы, окружающие клетки и нивелирующие воздействие повышенной влажности – сухости, а также температурные колебания (Sanders, Masumoto, 2021).

Карбонатные субстраты Патомского нагорья заселены своеобразным комплексом лишайников, среди которых имеются как экологически пластичные, встречающиеся достаточно часто и в различных условиях, так и специфические виды, обладающие узкой экологической амплитудой. Именно карбонаты являются «проводниками» в северные широты теплолюбивых видов, имеющих ряд специфических адаптаций, среди которых сквамuleзная жизненная форма, пруйнозность и, часто, цианобактерия в качестве фотобинта. Изучение видового состава лишайниковых группировок на карбонатах позволяет установить особенности исторического развития флоры региона и, отчасти, пути ее становления.

ЛИТЕРАТУРА

- Воскресенский С. С.** Геоморфология Сибири. – М.: Изд-во МГУ, 1962. – 352 с.
- Голубкова Н. С.** Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. – Л.: Изд-во «Наука», 1981. – 200 с.
- Золотарев А. Г.** Рельеф и новейшая структура Байкало-Патомского нагорья. – Новосибирск: Изд-во «Наука», 1974. – 120 с.
- Кропоткин П. А.** Отчет об Олекминско-Витимской экспедиции для отыскания скотопроегонного пути из Нерчинского округа в Олекминский, снаряженной в 1866 году олекминскими золотопромышленниками // Записки Императорского Русского географического общества. – Т. 3. – СПб.: Типография Безобразова и Комп., 1873. – 934 с.
- Макрый Т. В.** Слизистые цианобионтные лишайники Оренбургского заповедника (Южный Урал, Россия) // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология, 2022. – Т. 41. – С. 35–44. DOI: 10.26516/2073-3372.2022.41.35
- Список лишайнофлоры России.* – СПб.: Наука, 2010. – 194 с.
- Урбанавичюс Г. П.** Род *Scytinium* (Ach.) Gray (Collemataceae, Lichenized Ascomycota) в лишайнофлоре Кавказа // Ботанический вестник Северного Кавказа, 2016. – № 1. – С. 56–71.
- Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников.* – М.–СПб., 2014. – 392 с.
- Ходосовцев А. Е., Надеина О. В., Ходосовцева Ю. А.** Эпигейные ассоциации лишайников Равнинного Крыма (Украина) // Черноморск. бот. журн., 2014. – Т. 10 (2). – С. 202–223. DOI: 10.14255/2308-9628/14.102/5.
- Hamlett C. A. E., Shirtcliffe N. J., Pyatt F. B., Newton M. I., McHale G., Koch K.** Passive water control at the surface of a superhydrophobic lichen // *Planta*, 2011. – Vol. 234 (6). – P. 1267–1274. DOI: 10.1007/s00425-011-1475-z.
- Jorge-Villar S. E., Miralles I., Capel Ferronc C., Hernandez Raman V.** Spectroscopy study of lichens using three spectrometers under different experimental conditions: analyses of the results with relevance for extraplanetary exploration // *Analytical Methods*, 2011. – Vol. 3. – P. 2783–2791. DOI: 10.1039/c1ay05268c
- Muggia L., Hafellner J., Wirtz N., Hawksworth D. L., Grube M.** The sterile microfilamentous lichenized fungi *Cystocoleus ebeneus* and *Racodium rupestre* are relatives of plant pathogens and clinically important dothidealean fungi // *Mycological research*, 2008. – Vol. 112. – P. 50–56. DOI: 10.1016/j.mycres.2007.08.025
- Otálora M. A. G., Jørgensen P. M., Wedin M.** A revised generic classification of the jelly lichens, Collemataceae // *Fungal Diversity*, 2014. – Vol. 64 (1). – P. 275–293. DOI: 10.1007/s13225-013-0266-1
- Prieto M., Martinez I., Aragon G., Gueidan C., Lutzoni F.** Molecular phylogeny of *Hereroplacidium*, *Placidim* and related catapyrenioid genera (Verrucariaceae, lichen-forming Ascomycota) // *American Journal of Botany*, 2012. – Vol. 99 (1). – P. 23–35. DOI: 10.3732/ajb.1100239
- Sanders W. B., Masumoto H.** Lichen algae: the photosynthetic partners in lichen symbioses // *The Lichenologist*, 2021. – Vol. 53. – P. 347–393. DOI: 10.1017/S0024282921000335
- Schaper T., Ott S.** Photobiont Selectivity and Interspecific Interactions in Lichen Communities. I. Culture Experiments with the Mycobiont *Fulgensia bracteata* // *Plant. Biol.*, 2003. – Vol. 5. – P. 441–450. DOI: 10.1055/s-2003-42711
- Shi H., Wang X., Zhou Y., Liu D., Zhang Y., Yang M., Timdal E., Wang L.** Three new species and one new combination of *Gypsoplaca* (lichenized Ascomycota) from the Hengduan Mountains in China // *Mycological Progress*, 2018. – Vol. 17. – P. 781–790. DOI: 10.1007/s11557-018-1396-3