

Экология и распространение коллемовидных лишайников на юге российского Дальнего Востока

Т. В. МАКРЫЙ¹, И. Ф. СКИРИНА²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: tatiana.makryi@gmail.com

²Тихоокеанский институт географии ДВО РАН
690041, Владивосток, ул. Радио, 7

Статья поступила 15.02.2020

После доработки 06.04.2020

Принята к печати 01.06.2020

АННОТАЦИЯ

Проанализированы экологически обусловленные закономерности встречаемости на стволах различных пород деревьев в лесах разных типов, а также распространение на юге российского Дальнего Востока 14 видов коллемовидных лишайников (*Collema* s. l. sensu Degel): *C. (Rostania) callibotrys* var. *callibotrys* Tuck., *C. complanatum* Hue, *C. (Enchylium) conglomeratum* var. *conglomeratum* Hoffm., *C. (Arctomia) fasciculare* var. *fasciculare* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *C. japonicum* (Müll. Arg.) Hue, *C. leptaleum* var. *leptaleum* Tuck., *C. (Enchylium) ligerinum* (Hu) Harm., *C. nepalense* Degel., *C. pulcellum* var. *pulcellum* Ach., *C. (Enchylium) pycnocarpum* Nyl. (= *C. conglomeratum* var. *crassiusculum* (Malme) Degel.), *C. shiroumanum* var. *shiroumanum* Räsänen, *C. subconveniens* Nyl., *C. subflaccidum* Degel., *C. substipitatum* var. *substipitatum* Zahlbr. Установлено, что наибольшее разнообразие видов (10 и 9) зарегистрировано на дубе (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) и липе (*Tilia mandshurica* Rupr. et Maxim., *T. amurensis* Rupr.), наименьшее – на лиственных деревьях с гладкой тонкой корой. Дубово-широколиственные и хвойно-широколиственные (с *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) леса наилучшим образом отвечают экологическим потребностям коллемовидных лишайников, в этих лесах отмечено соответственно 8 и 11 видов. Три наиболее теплолюбивых океанических вида, *C. complanatum*, *C. japonicum* и *C. subconveniens*, встречаются только на побережье Японского моря в узкой полосе непосредственного влияния муссонного климата.

Ключевые слова: лишайники, *Collema* s. l. sensu Degel., эпифиты, муссонный климат, дубовые и хвойно-широколиственные леса, Приморский край, Еврейская автономная область.

Коллемовидные лишайники – представители рода *Collema* P. Browne и близких к нему (*Collema* s. l. sensu Degel.) – являются одними из древних представителей мира лишайников. Это слизистые (или желеобразные) лишайники, талломы которых образованы главным образом фикобионтом, а именно цианобактерией (синезеленой водорослью) *Nostoc*. По своей

экологии это преимущественно эпифиты, в меньшей степени – напочвенные и эпилитные лишайники.

В связи с тем что коллемовидные лишайники не защищены от иссушающего и обжигающего действия солнца и ветра, ввиду отсутствия у них корового слоя, образованного грибными гифами, наибольшее разнообразие

эпифитных представителей этих лишайников наблюдается в тропических и умеренно-субтропических областях Земли, в гумидных – океанических и субокеанических – районах. На территории России таким районом является юг Дальнего Востока.

Специального изучения эпифитных коллемовидных лишайников в лесах Приморья и Приамурья до начала исследований Т. В. Макрый не проводилось. Сведения о них имеются в общих лишенофлористических работах [Гурулева, Княжева, 1972; Инашвили, 1975, 1980; Княжева, 1978, 1984; Микулин, 1986, 1989; Скирина, 1995, 2004, 2007; Княжева и др., 2002; Чабаненко, 2002а, б; Скирина, Родникова, 2006; Галанина, Яковченко, 2007; и др.]. В этих источниках для юга Дальнего Востока приводилось 9 видов эпифитных коллем: *C. fasciculare* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *C. flaccidum* (Ach.) Ach., *C. fragrans* (Sm.) Ach., *C. furfuraceum* (Schaer.) Du Rietz, *C. japonicum* (Müll. Arg.) Hue, *C. nigrescens* (Huds.) DC., *C. subconveniens* Nyl., *C. subflaccidum* Degel. и *C. subnigrescens* Degel., 5 из которых (*C. flaccidum*, *C. fragrans*, *C. furfuraceum*, *C. nigrescens*, *C. subnigrescens*) указывались ошибочно [Макрый, Скирина, 2009, 2010; Макрый, 2011].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа написана по результатам обработки коллемовидных лишайников (более 240 образцов), проведенной Т. В. Макрый по гербарным материалам, собранным И. Ф. Скириной в Приморском крае и Еврейской автономной области (Заповедник “Бастак”) в ходе общеофлористического лишенологического изучения территории (1975–2008 г.), а также обработки коллекции, собранной лично Т. В. Макрый в Еврейской АО (заповедник “Бастак”) при проведении специальных исследований (2009 г.).

Район исследований охватывает побережье Японского моря (и острова), восточный и западный склон Сихотэ-Алиня (и хребты в бассейне р. Уссури) и юго-восточные отроги Бурейнского хребта.

Лишайники собраны в разных типах леса с различных представителей арборифлоры: кедра корейского (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.), пихты белокорой (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.), лиственницы Гмелина (да-

урской) (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), липы маньчжурской и амурской (*Tilia mandshurica* Rupr., *T. amurensis* Rupr.), ясеня маньчжурского (*Fraxinus mandshurica* Rupr.), клена мелколистного, желтого, зеленокорого (*Acer mono* (Maxim.) Rupr., *A. ukurunduense* Trautv. et C. A. Mey., *A. tegmentosum* Maxim.), ивы козьей (*Salix caprea* L.), осины (*Populus tremula* L.), тополей душистого и Максимовича (*Populus suaveolens* Fisch., *P. maximowiczii* A. Henry), чозении (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. K. Skvortsov), берез ребристой и Шмидта (*Betula costata* Trautv., *B. schmidtii* Regel), сирени амурской (*Syringa amurensis* Rupr.), рябины амурской (*Sorbus amurensis* Koehne), ореха маньчжурского (*Juglans mandshurica* Maxim.), граба сердцелистного (*Carpinus cordata* Blume), маакии амурской (*Maackia amurensis* Rupr. et Maxim.), крушины уссурийской (*Rhamnus ussuriensis* J. J. Vassil.), ольхи волосистой (*Alnus hirsuta* (Spach) Rupr.), бархата амурского (*Phellodendron amurense* Rupr.), ильма лопастного (*Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr).

Стерильные пленчато-накипные образцы (не поддающиеся идентификации) в обработку не включались. Из листоватых видов лишь *C. subflaccidum* был представлен в основном стерильными образцами. Коллекции лишайников хранятся в Гербарии Тихоокеанского института географии ДВО РАН (VGEO) и Гербарии им. М. Г. Попова в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (NSK).

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Леса Приморья и Юго-Восточного Приамурья – это самые богатые по разнообразию древесных растений леса России, обычно называемые “уссурийской тайгой”. Они расположены в области влияния тихоокеанского муссона, который проявляется в резко противоположной направленности ветров зимой и летом. Зимой дующие с материка ветры (азиатский антициклон) обуславливают холодную и ясную погоду, летом воздушные массы несут с океана туманы, морозящие осадки и ливневые дожди.

Горный рельеф определяет различие климата в разных частях региона. Центральный водораздел Сихотэ-Алиня делит территорию

на прибрежную часть, занимающую восточный склон хребта с ярко выраженным муссонным климатом, и континентальную, расположенную к западу от водораздела, включая территорию в глубине материка, охватывающую Среднеамурскую низменность и юго-восточные отроги Буреинского хребта, для этой территории характерен умеренно-муссонный климат [Смирнова, 1982; Калинин, Фетисов, 2007].

Сихотэ-Алинь представляет естественную климатическую границу между прибрежными и континентальными районами. Он является барьером, препятствующим в зимний период свободному стоку с континента на Японское море холодного воздуха, а в летний период – переносу туда теплого воздуха. В результате январские среднемесячные температуры воздуха на западном макросклоне Сихотэ-Алиня на 10–11° ниже, чем на восточном.

Климат прибрежной полосы обусловлен, с одной стороны, барьерной ролью Сихотэ-Алиня, а с другой – влиянием акватории Японского моря (отепляющим зимой, охлаждающим и увлажняющим летом). Температура воздуха на западном и восточном макросклонах Сихотэ-Алиня в разное время года довольно сильно различается. В Южном Приморье и на восточном склоне Сихотэ-Алиня зима значительно теплее, а лето прохладнее, чем в континентальных частях. Среднемесячные зимние температуры воздуха составляют на западном склоне среднего Сихотэ-Алиня –18 ... –25 °С, а на восточном – всего лишь –11 ... –14 °С, среднемесячные летние температуры на западном склоне – +12 ... +21 °С, а на восточном – +9 ... +18 °С. Еще сильнее сказывается эта разница в более глубинных материковых частях региона. Так, на юго-восточных отрогах Буреинского хребта (заповедник “Бастак”) среднегодовая и среднемесячные (самого холодного – января и самого теплого – июля) температуры воздуха равны +0,6 °С, –24,6 °С и +20,3 °С, тогда как в Южном Приморье (заповедник “Кедровая падь”) эти значения составляют +4 °С, –13 °С и +21 °С соответственно (самый теплый месяц здесь август) [Калинин, Фетисов, 2007; Васильев, 1972].

Количество осадков в разных частях региона также различно: среднегодовая сумма в низкогорной части юго-восточных отрогов Буреинского хребта 650–750 мм (на лет-

не-раннеосенний период приходится 75–80 %), а на побережье Японского моря и восточном склоне Сихотэ-Алиня – 750–800 мм (в летне-раннеосенний период выпадает 65–75 %). С увеличением высоты в верхних поясах гор количество осадков возрастает, а температура воздуха понижается.

Особенности климата сказываются на характере растительного покрова. В Южном Приморье и на восточном склоне Сихотэ-Алиня леса развиваются под непосредственным влиянием тихоокеанского муссона, в условиях мягкого приморского климата, а на западном склоне и юго-восточных отрогах Буреинского хребта – в условиях значительно более сурового умеренно-муссонного климата с резкими колебаниями температуры (в отрогах Буреинского хребта абсолютный максимум температуры +40 °С, а абсолютный минимум –50 °С).

В распределении лесной растительности по профилю гор выделяется три пояса: широколиственных лесов (дубняков) из дуба монгольского, хвойно-широколиственных лесов (кедровников) из кедра корейского, темнохвойных (пихтово-еловых) лесов из пихты белокорой, ели аянской (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) и др. В долинах рек и по руслам ручьев развиваются широколиственные ильмово-ясеновые, чозениевые леса, ивняки и ольшаники.

На восточном склоне Сихотэ-Алиня и побережье Японского моря распространены самые богатые по составу сообщества, здесь представлены леса: дубовые ксеромезофильные (от 0 до 300 м над ур. м.), кедровые и кедрово-широколиственные ксеромезофильные и мезофильные (200–500 м над ур. м.), кедровые и кедрово-еловые психромезофильные (400–700 м над ур. м.), пихтово-еловые психромезофильные (700–1200 м над ур. м.) и пихтово-еловые психрофильные (1100–1300 м над ур. м.) [Скирина, 1995].

На юго-восточных отрогах Буреинского хребта разнообразие лесов значительно ниже, здесь распространены леса: смешанные дубово-широколиственные мезофильные (от 70 до 200–300 м над ур. м.), хвойно-широколиственные мезофильные (находящиеся на северо-западной границе ареала, представленные кедровыми, широколиственно-кедровыми, широколиственно-елово-кедровыми и произ-

водными широколиственными формациями, от 200–300 до 700–800 м над ур. м.) и пихтово-еловые психромезофильные (от 700–800 до 1200 м над ур. м.). Также широко представлены лиственничные леса и редколесья на заболоченных равнинах и в поймах рек.

Таким образом, побережье Японского моря характеризуется ярко выраженным мягким муссонным климатом и только здесь распространены ксеромезофильными дубняками; восточный склон Сихотэ-Алиня, находясь в зоне влияния муссона, имеет самое высокое разнообразие лесной растительности, представленной всеми горно-лесными поясами, включая психрофильные темнохвойные леса; западный склон Сихотэ-Алиня с его умеренно-муссонным климатом представлен более бедным составом лесной растительности с выпадением ксеромезофильных дубняков и психрофильных темнохвойных лесов; а юго-восточные отроги Буреинского хребта, находясь также в зоне умеренно-муссонного климата, отличаются холодными зимами (влияние Сибирского антициклона), что отражается на самом бедном составе лесной растительности с выпадением многих видов древесных, смещением лесных поясов и доминированием лиственничников в низинах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В связи с опубликованием результатов ревизии семейства Collemataceae [Otálora, Wedin, 2013; Otálora et al., 2014; Jørgensen, 2014], проведенной на основании молекулярно-филогенетического анализа, часть видов, ранее относящихся к роду *Collema*, теперь перенесены в другие роды.

Виды коллемовидных лишайников, выявленные на юге российского Дальнего Востока, относятся к четырем родам: *Collema* s. str., *Enchylium* (Ach.) Gray, *Rostania* Trevis. и *Arctomia* Th. Fr. s. l. (последний род входит в семейство Arctomiaceae). Однако ввиду того что внутривидовая таксономия и номенклатура видов в настоящее время не разработаны, а проведенная ревизия не охватывала восточно-азиатские материалы (которые отличаются от европейских), авторы статьи считают справедливым приводить виды под старыми названиями, в том объеме, в котором понимал их G. Degelius [1954, 1974] (поскольку не оче-

видно, что восточно-азиатские таксоны идентичны европейским, узаконенным под новыми названиями).

Всего для юга российского Дальнего Востока в настоящее время выявлено 14 видов коллемовидных лишайников, относящихся к роду *Collema* s. l. sensu Degel. [Макрый, Скирина, 2009, 2010; Макрый, 2011, 2014], 9 из которых не встречаются в других регионах России. Это следующие виды (принадлежность к признаваемому в настоящее время роду указана в скобках): *Collema* (*Rostania*) *callibotrys* var. *callibotrys* Tuck., *C. complanatum* Hue, *C. (Enchylium) conglomeratum* var. *conglomeratum* Hoffm., *C. (Arctomia) fasciculare* var. *fasciculare* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *C. japonicum* (Müll. Arg.) Hue, *C. leptaleum* var. *leptaleum* Tuck., *C. (Enchylium) ligerinum* (Hy) Harm., *C. nepalense* Degel., *C. pulcellum* var. *pulcellum* Ach., *C. (Enchylium) pycnocarpum* Nyl. (= *C. conglomeratum* var. *crassiusculum* (Malme) Degel.), *C. shiroumanum* var. *shiroumanum* Räsänen, *C. subconveniens* Nyl., *C. subflaccidum* Degel., *C. substipitatum* var. *substipitatum* Zahlbr. Виды *C. nigrescens* и *C. subnigrescens*, как было установлено ранее [Макрый, 2014], на Дальнем Востоке не встречаются.

Результаты проведенных исследований отражены в табл. 1–3.

ОБСУЖДЕНИЕ

I. Анализ распределения представителей коллемовидных лишайников по древесным породам показал, что чаще всего эти лишайники встречаются на дубе монгольском (на нем отмечено 10 видов в 53 местонахождениях) и липе (маньчжурской и амурской) (9 видов в 30 местонахождениях). Реже коллемы поселяются на ясене маньчжурском и клене мелколистном (по 6 видов), иве козьей (5), чозении (4), осине, пихте белокорой, сирени амурской и березе (ребристой и Шмидта) (по 3 вида).

Безусловно, данные эти нельзя считать абсолютными, но они показывают определенную тенденцию в характере заселения разных представителей арборифлоры, что обусловлено различными физическими и химическими свойствами их коры. Например, на бархате амурском при специальных по-

Т а б л и ц а 1
Встречаемость коллемовидных видов лишайников (*Collema* s. l.) на разных древесных породах и каменистом субстрате

Вид <i>Collema</i> s. l.	Древесная порода																									
	Камни, скалы	Кедр корейский	Пихта белокорая	Лиственница Лмелина (даурская)	Дуб монгольский	Липа (амурская, маньчжурская)	Ясень маньчжурский	Клен мелколиственный	Клен (желтый, зеленокорый)	Лива козья	Осина	Тополь (лушитель, Максимовича)	Чозения	Береза (редистая, Шмидта)	Сирень амурская	Орех маньчжурский	Лаквия амурская	Траб сердцелистный	Рябина амурская	Крушина	Уссурийская	Ольха волосистая	Бархат амурский	Ильмь лопастный	Валеж (свежеулав-пий лиственный)	
<i>C. (Rostania) callibotrys</i> var. <i>callibotrys</i>				1																					1	
<i>C. complanatum</i>				6	2	1								1												
<i>C. (Enchylium) conglomeratum</i> var. <i>conglomeratum</i>				1	1		5																			
<i>C. (Enchylium) pycnocarpum</i>				1																						1
<i>C. (Arctomia) fasciculare</i> var. <i>fasciculare</i>				8	2		1			1					1											1
<i>C. japonicum</i>	8				5	1	1				1	1					1									
<i>C. leptaleum</i> var. <i>leptaleum</i>			2	1	3	3	2	1	2	1	1	1	1	1	1											
<i>C. (Enchylium) ligerinum</i>				1	1																					
<i>C. nepalense</i>																										
<i>C. pulcellum</i> var. <i>pulcellum</i>		1	2	6	1	6	3	1	1	7	4	4	4			2	2									1
<i>C. shiroumanum</i> var. <i>shiroumanum</i>			1																							
<i>C. subconveniens</i>				1																						
<i>C. subflaccidum</i>	7	1	2	27	14	14	11	2	6	7	1	4	4		1	3	2				1	1	1	1	1	14
<i>C. substipitatum</i> var. <i>substipitatum</i>						1																				
Число видов	2	2	3	1	10	9	6	2	5	3	2	4	3	3	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	5
Число местонахождений	15	2	5	2	53	30	26	23	3	11	15	10	3	3	3	5	4	1	1	1	1	1	1	1	1	17

исках не удалось найти виды коллем, хотя в старых коллекциях имеется один образец *C. subflaccidum*, собранный на бархате.

Малопригодными для заселения коллемовидных лишайников являются клен зеленокорый с его гладкой корой, а также клен желтый и многие березы, имеющие шелушащуюся или отслаивающуюся кору. На многих гладкокорых деревьях, включая разные виды ив, виды коллем практически не поселяются, предпочитая деревья с трещиноватой (до глубоко трещиноватой) и сильно растрескавшейся корой. Этим условиям соответствует кора зрелого дуба, липы, ясеня, клена мелколистного, ивы козьей. На растрескавшейся, не обросшей мхами коре поселяются такие виды, как *C. conglomeratum* var. *conglomeratum*, *C. ligerinum*, а на сильно замшелой коре старых толстоствольных (100–130 см в диаметре) дубов – *C. ruscocarpum* и *C. callibotrys* var. *callibotrys*. Из деревьев с гладкой корой наиболее заселяема осина. На ее коре довольно часто поселяются *C. pulcellum* var. *pulcellum* и *C. subflaccidum*.

Химические свойства коры также имеют для лишайников немаловажное значение. Кора хвойных деревьев характеризуется в основном кислой реакцией (рН 3,4–4,5), а кора лиственных деревьев – нейтральной или субнейтральной (рН 4,7–7,9) [Barkman, 1958]. В районе исследования значения рН коры хвойных деревьев находятся в диапазоне 3,6–4,9 (для пихты белокорой рН равен 4,5–4,9, для ели аянской – 3,6–4,9, для кедра – 3,8–4,9), для коры лиственных деревьев показатели рН значительно выше – 5,2–6,9 (для дуба монгольского – 5,2–6,8) [Скирина, Скирин, 2008, 2009; Скирин, Скирина, 2012].

Если виды родов *Usnea*, *Bryoria*, *Parmelia* и другие представители семейства Parmeliaceae легко поселяются на хвойных, то виды коллем практически на них не встречаются, зато заселяют в тех же условиях стволы лиственных пород деревьев. Это указывает на то, что для коллем оптимальной является кора с нейтральной или субнейтральной реакцией. На хвойных деревьях коллемы обитают, как правило, на сухих ветках и сучьях, часто лишенных коры и уже не содержащих смолистых веществ.

На заселяемость различных древесных пород коллемами влияет также их возраст.

На молодых деревьях с тонкими стволами (на дубах и ясенях до 20–24 см в диаметре) коллемы не встречаются или очень редки, а чем старше дерево, тем сильнее оно заселено. Исследования, проведенные И. Ф. Скириной, Ф. В. Скириным [2008], показали, что с возрастом дерева значение рН коры повышается, при этом на дубе общее число произрастающих видов лишайников уменьшается. Вероятно, поэтому на относительно молодых дубах коллем встречается значительно меньше по сравнению с представителями других родов и семейств, а на старых (при выпадении последних) коллемы (наряду с видами *Leptogium*) бывают единственными представителями эпифитной лишайнофлоры, поселяясь среди мохового покрова – на мхах или вместе с ними.

Т. В. Макрый установлено, что многие виды, при их отсутствии на нижних частях стволов (на уровне 1–5 м над землей), обильно покрывают стволы в верхних частях (на высоте около 8–15 м); это было обнаружено в результате обследования свежеспаваленных деревьев осины и клена мелколистного. По-видимому, на нижних частях стволов лишайники не развиваются из-за сильной затененности этих участков кронами деревьев и кустарников (см. ниже), тогда как в верхних частях стволов освещенность значительно выше.

Виды, отмеченные на высоте 8–15 м и более, *C. pulcellum* var. *pulcellum*, *C. conglomeratum* var. *conglomeratum*, *C. fasciculare* var. *fasciculare* и *C. subflaccidum* не ограничены только верхними частями стволов деревьев, хотя *C. pulcellum* var. *pulcellum*, как правило, встречается именно на верхних частях стволов, тогда как *C. conglomeratum* var. *conglomeratum*, наоборот, чаще был собран на нижних частях стволов отдельно стоящих деревьев, а *C. subflaccidum* обычен и в верхних, и в нижних частях стволов.

На характер заселения коллемами тех или иных пород деревьев влияет и такой чисто статистический фактор, как частота встречаемости разных представителей арборифлоры в лесах. Если одни деревья (дуб, липа, ясень, клен мелколистный и некоторые другие) постоянно присутствуют (хотя бы в виде примеси) в древостоях дубовых, смешанных широколиственных, кедрово-дубовых и хвойно-широколиственных

лесов, то деревья других пород встречаются не во всех типах лесов либо бывают там не так обычны и обильны, и могут пропускаться при лихенологическом обследовании этих лесов. Т. В. Макрый проведены специальные исследования в конкретных лесных ценозах: осмотрено по 10 деревьев каждой породы, и отмечено присутствие на этих деревьях коллемовидных лишайников. Результаты показали, что наиболее часто виды коллем встречаются на дубе, ясене, липе, клене мелколистном, совсем не найдено талломов этих лишайников на бархате, редко они присутствуют на орехе маньчжурском, грабе и маакии. Это подтверждают выводы, сделанные на основании табличных показателей.

II. Анализ распределения коллемовидных лишайников по типам леса (табл. 2) показал, что больше всего видов зарегистрировано в хвойно-широколиственных лесах – 11 (в 77 местонахождениях).

Это обусловлено тем, что в этих лесах, занимающих нижние пояса гор, складываются оптимальные для произрастания коллем экологические условия, в них достаточно тепло и влажно, а затенение кронами – умеренное и довольно ровное в разное время года (после листопада оно поддерживается за счет крон кедров).

В дубовых и дубово-широколиственных лесах, занимающих равнины и предгорья, разнообразие коллемовидных лишайников ниже. Здесь выявлено только 8 видов (в 85 местонахождениях). По-видимому, произрастанию здесь наиболее тенелюбивых и влаголюбивых видов препятствует большая сухость воздуха под пологом этих лесов и более резкие колебания проникновения лучистой энергии, а следовательно, освещенности и температуры воздуха в периоды облиствения крон и после листопада.

В елово-пихтовых лесах выявлено только 3 вида коллем. В этих лесах при сниже-

Т а б л и ц а 2

Встречаемость коллемовидных видов лишайников (*Collema* s. l.) в разных типах леса и каменистых экотопах юга российского Дальнего Востока

Вид <i>Collema</i> s. l.	Леса					
	Прибрежные скалы и каменные россыпи	Приморские дубняки	Широколиственные леса (дубняки)	Хвойно-широколиственные леса (кедровники)	Темнохвойные леса (елово-пихтовые)	Горно-долинные чозениевые, ясеновые и другие леса
<i>C. (Rostania) callibotrys</i> var. <i>callibotrys</i>				2		
<i>C. complanatum</i>		9				
<i>C. (Enchylium) conglomeratum</i> var. <i>conglomeratum</i>			4	2		
<i>C. (Enchylium) pycnocarpum</i>			1	1		
<i>C. (Gabura) fasciculare</i> var. <i>fasciculare</i>			8	5		
<i>C. japonicum</i>	2	12		2	1	1
<i>C. leptaleum</i> var. <i>leptaleum</i>			4	6	4	2
<i>C. (Enchylium) ligerinum</i>			1	1		
<i>C. nepalense</i>				1		
<i>C. pulcellum</i> var. <i>pulcellum</i>			12	10		10
<i>C. shiromanum</i> var. <i>shiromanum</i>				1		
<i>C. subconveniens</i>		1				
<i>C. subflaccidum</i>	4	13	53	46	4	13
<i>C. subspitatum</i> var. <i>subspitatum</i>			2			
Число видов	2	4	8	11	3	4
Число местонахождений	6	35	85	77	9	26

нии температуры и освещенности увеличивается влажность, что способствует пышному развитию мхов как на стволах деревьев, так и на ветвях и колоднике (мы наблюдали значительные моховые обрастания в нижней части пояса елово-пихтовых лесов в заповеднике “Бастак”). Мхи более конкурентоспособны по сравнению с лишайниками и при значительно более быстром росте, безусловно, препятствуют развитию видов коллем (за исключением тех видов, которые поселяются на мхах, а не непосредственно на коре). Кроме того, подходящего субстрата – широколиственных деревьев – в елово-пихтовых лесах значительно меньше, или же эти породы полностью выпадают из древостоев, а вместо них появляются малопригодные для заселения коллемами березы. Все находки коллем в елово-пихтовых лесах сделаны в нижней части этого пояса, в основном на лиственных деревьях.

В горно-долинных и приручейных лесах отмечено 4 вида коллем, это *C. pulcellum* var. *pulcellum*, *C. subflaccidum*, *C. leptaleum* var. *leptaleum* и *C. japonicum*. Первые два наиболее обычны в долинных лесах, вид *C. japonicum* характерен для приморских дубняков, тогда как в пойменном чозеннике собран лишь один раз, опять же в непосредственной близости от берега Японского моря.

Для приморских ксеромезофильных дубняков типичны 4 вида, наряду с *C. japonicum* там встречаются *C. subflaccidum*, *C. complanatum* и *C. subconveniens*, причем последние два отмечены только в этих дубняках, а первые два еще и на скалах и каменных россыпях под пологом леса и на открытых прилиторальных участках на побережье Японского моря. Интересно отметить, что все эти виды имеют листоватый таллом с развитым типичным или примитивным псевдокортексом, что, возможно, и способствует тому, что эти виды обитают в наиболее ксеротических для данного региона экотопах. Псевдокортекс, образованный гифами грибов, защищает их талломы от солнечного света и иссушения.

Три вида – *C. callibotrys* var. *callibotrys*, *C. pycnocarpum* и *C. shiroumanum* var. *shiroumanum* – встречены лишь в старовозрастных, наиболее влажных хвойно-широколиственных, кедрово-дубово-широколиственных и смешанных широколиственных лесах. Эти виды имеют пленчато-накипные до субфоли-

озных талломы, лишённые псевдокортекса, сильно разбухающие во влажном состоянии, поэтому для поддержания метаболической активности они нуждаются в постоянной повышенной влажности воздуха и значительной защищенности от солнечного света. Кедрово-широколиственные и хвойно-широколиственные леса выступают наиболее благоприятным экотопом для этих влаголюбивых видов. В отличие от них, *C. pulcellum* var. *pulcellum* и *C. subflaccidum*, имеющие листоватый таллом, обитают и в более освещенных условиях с менее постоянным режимом влажности воздуха, первый вид встречается как в широколиственных, так и в хвойно-широколиственных, а также в горно-долинных лесах, а второй вообще во всех типах леса и в каменистых экотопах.

Еще два вида *C. ligerinum* и *C. conglomeratum* var. *conglomeratum*, имеющие мелкие размеры талломов (2–10 мм), поселяющиеся в трещинах коры, отмечены и в широколиственных, и в хвойно-широколиственных лесах, но почти всегда на очень старых толстоствольных деревьях, обычно стоящих отдельно на открытых участках, в том числе в антропогенно нарушенных местообитаниях – среди лугов на пасаках. По-видимому, можно говорить о том, что эти виды достаточно устойчивы к условиям с повышенным освещением и сухостью воздуха.

Воздействие древесного яруса на микроклимат под пологом леса весьма значительно. Оно проявляется в экранировании солнечного излучения и зависит от состава, возраста, ярусности древостоя, сомкнутости и сезонного облиствения крон. Наибольшее количество света (9 %) пропускают ильмово-ясеновые леса, а наименьшее – чернопихтарники (2 %) [Таранков, 1978]. Особенно резкие колебания проникновения лучистой энергии под полог древостоя характерны для широколиственных лесов. После листопада светопропускаемость древесного полога дубняков и ясеновников увеличивается более чем в 10 раз. В хвойных лесах проникновение лучистой энергии незначительно снижается лишь в зимний период. Степень экранирующего влияния древесного яруса ярко проявляется в снижении испаряемости в лесах по сравнению с открытыми незалесенными участками. Так, в дубняках и ясеновниках испаряемость

Встречаемость коллемовидных видов лишайников (*Collema* s. l.) в разных районах южной части российского Дальнего Востока

Вид <i>Collema</i> s. l.	Район			
	Побережье и острова залива Петра Великого	Восточный макросклон Сихотэ-Алиня	Западный макросклон Сихотэ-Алиня	Юго-восточные отроги Буреинского хребта
<i>C. (Rostania) callibotrys</i> var. <i>callibotrys</i>		1		1
<i>C. complanatum</i>	8	1		
<i>C. (Enchylium) conglomeratum</i> var. <i>conglomeratum</i>				6
<i>C. (Enchylium) pycnocarpum</i>		1		1
<i>C. (Gabura) fasciculare</i> var. <i>fasciculare</i>		3	4	6
<i>C. japonicum</i>	14	4		
<i>C. leptaleum</i> var. <i>leptaleum</i>		7	4	5
<i>C. (Enchylium) ligerinum</i>				2
<i>C. nepalense</i>				1
<i>C. pulcellum</i> var. <i>pulcellum</i>		15	7	10
<i>C. shiroumanum</i> var. <i>shiroumanum</i>				1
<i>C. subconveniens</i>	1			
<i>C. subflaccidum</i>	16	38	30	49
<i>C. substipitatum</i> var. <i>substipitatum</i>				2
Число видов	4	8	4	11
Число местонахождений	39	69	46	84

ниже в 2–2,5 раза по сравнению с открытыми участками, в кедровниках – в 3 раза, а в чернопихтарниках и ельниках – в 3–6 раз [Таранков, 1978].

Таким образом, экологические условия (световой, температурный режим и влажность воздуха) в лесах различного типа и в разных районах сильно различаются, что и отражается в закономерностях распределения коллемовидных лишайников.

III. Характер распространения коллемовидных лишайников на изученной территории весьма показателен (табл. 3). В трех районах, на восточном и западном склонах Сихотэ-Алиня, а также в юго-восточных отрогах Буреинского хребта отмечено только 4 общих вида; *C. fasciculare* var. *fasciculare*, *C. leptaleum* var. *leptaleum*, *C. pulcellum* var. *pulcellum* и *C. subflaccidum*. Эти виды наименее теплолюбивы и достаточно широко распространены в регионе как в силу своей экологии, так и ареалов, при этом *C. subflaccidum* – самый обычный и повсеместно встречающийся вид. Все эти виды характерны

для теплоумеренных широт: *C. subflaccidum* имеет широкий, более или менее сплошной мультирегиональный ареал; *C. pulcellum* var. *pulcellum* – широкий бореально-неморальный восточноазиатско-североамериканский ареал, а первые два вида – крайне дизъюнктивные неморально-субтропические мультирегиональные ареалы.

Виды *C. conglomeratum* var. *conglomeratum* и *C. ligerinum* отмечены лишь в юго-восточных отрогах Буреинского хребта. Скорее всего, это обусловлено слабой изученностью распространения этих мелких по размерам видов, которые пропускаются при сборе материала, но, вполне вероятно, что они характерны как раз для более континентальных районов и не встречаются на восточном склоне Сихотэ-Алиня. Данные лишайники имеют весьма дизъюнктивные ареалы – евразийско-североамериканский и евразийский, охватывающие теплоумеренную зону; в России они известны из нескольких местонахождений в Европейской части и Сибири; в Азии за пределами России неизвестны.

Виды *C. callibotrys* var. *callibotrys* и *C. pycnocarpum*, имеющие неморально-субтропический восточноазиатско-североамериканский (один) и (другой) субтропический азиатско-американский ареалы, отмечены как на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, так и в юго-восточных отрогах Буреинского хребта, но не отмечены на западном макросклоне Сихотэ-Алиня. Возможно, это – закономерное явление, обусловленное тем, что восточные и юго-восточные склоны более теплые, поскольку получают больше лучистой солнечной энергии. (Подобное явление асимметричного распределения на восточных и западных макросклонах хребтов мезофильных теплолюбивых лишайников наблюдается в Байкальской Сибири [Макрый, 2002].) Но возможно также, что данная картина объясняется недообследованностью западного макросклона Сихотэ-Алиня.

Три вида отмечены исключительно на побережье Японского моря и нижней части восточного макросклона Сихотэ-Алиня, но не встречены на западном макросклоне Сихотэ-Алиня и в юго-восточных отрогах Буреинского хребта. Это наиболее теплолюбивые неморально-субтропические и субтропические океанические и субокеанические виды: *C. complanatum*, *C. japonicum* и *C. subconveniens*. Первый имеет узкий восточноазиатский ареал, два других – западнотихоокеанские ареалы (охватывающие Восточную, Юго-Восточную Азию и Австралию).

По-видимому, побережье Японского моря в пределах Южного Приморья и восточный макросклон Сихотэ-Алиня являются северо-западной границей распространения этих видов. Интересно, что на островах в заливе Петра Великого никакие другие виды коллем, кроме *C. complanatum* и *C. japonicum* (а также повсеместно обычного *C. subflaccidum*), вообще не отмечены. Для этих двух видов острова и побережье Японского моря являются основным районом их распространения. Вероятно, можно говорить о том, что именно тихоокеанский муссон определяет характер ареала всех этих трех видов на юге российского Дальнего Востока, ареала, охватывающего лишь узкую полосу побережья в зоне непосредственного влияния муссона с постоянно влажным морским воздухом, умеренно теплой зимой и прохладным летом. Следует отметить, что первые два вида известны также на о-ве Ку-

нашир в схожих экологических условиях [Макрый и др., 2010]. Скорее всего, проникновению данных видов в глубь материка препятствуют низкие зимние температуры, наблюдающиеся по мере удаления от берега моря.

Всего на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня и побережье Японского моря отмечено 9 видов, включая 3, известных только здесь. Этот район отличается наиболее благоприятными для обитания эпифитных коллем экологическими условиями (мягкий климат, высокое разнообразие экотопов, типов леса и древесных пород). Можно предполагать, что при проведении специальных исследований в этом районе будет выявлено наибольшее разнообразие эпифитных видов коллемовидных лишайников.

В настоящее время, больше всего видов (11) обнаружено в юго-восточных отрогах Буреинского хребта (заповедник “Бастак”), что легко объясняется тем фактом, что именно в этом районе проводились специальные исследования Т. В. Макрый, направленные на изучение видов коллем.

Остается невыясненным вопрос о распространении на территории юга российского Дальнего Востока трех восточноазиатских видов – *C. nepalense*, *C. shiroumanum* var. *shiroumanum* и *C. substipitatum* var. *substipitatum*, выявленных каждый лишь в одном-двух местонахождениях в юго-восточных отрогах Буреинского хребта.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Юг российского Дальнего Востока, характеризующийся самыми богатыми по составу древесных пород и разнообразию флоры лесами, находящимися в зоне влияния тихоокеанского муссона, является и наиболее богатым регионом России в отношении состава эпифитной лишайниковой флоры, включая виды коллемовидных лишайников, которых в настоящее время в этом регионе известно 14.

Установлено, что на хвойных породах деревьев виды коллем почти не поселяются, а наибольшее их разнообразие встречается на дубе монгольском, липе (маньчжурской и амурской), клене мелколистном, ясене маньчжурском и иве козьей, что обусловлено особыми свойствами их коры – трещиноватостью и субнейтральной кислотно-щелочной реакцией.

Горные дубово-широколиственные и кедрово-широколиственные леса наилучшим образом отвечают экологическим потребностям представителей коллемовидных лишайников по температурному режиму, влажности воздуха и освещенности; в них отмечено все их разнообразие. В долинных и особенно в темнохвойных пихтово-еловых лесах коллемы встречаются значительно реже.

В распространении видов на изученной территории наблюдаются определенные закономерности. Три наиболее теплолюбивых субтропических океанических вида – *C. complanatum*, *C. japonicum* и *C. subconveniens* – отмечены только на побережье Японского моря в узкой полосе непосредственного влияния муссонного климата. Четыре наименее теплолюбивых вида – *C. subflaccidum*, *C. pulcellum* var. *pulcellum*, *C. fasciculare* var. *fasciculare* и *C. leptaleum* var. *leptaleum* – встречаются в трех горных районах: на восточном и западном склонах Сихотэ-Алиня, а также в юго-восточных отрогах Буреинского хребта.

На характер встречаемости разных видов коллем в тех или иных районах и экотопах, с одной стороны, влияют экологические условия, а с другой – особенности строения талломов. Так, листоватые виды с типичным или примитивным псевдокортексом лучше переносят освещение и пониженную сухость воздуха, тогда как виды с пленчато-накипным сильно разбухающим талломом без псевдокортекса встречаются лишь в условиях с повышенной влажностью воздуха.

Восточный макросклон Сихотэ-Алиня и побережье Японского моря отличаются наиболее благоприятными для обитания эпифитных коллем экологическими условиями (мягкий климат, высокое разнообразие экотопов, типов леса и древесных пород). Можно предполагать, что в этом районе (при проведении специальных исследований) будет выявлено наибольшее разнообразие эпифитных видов коллемовидных лишайников.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам заповедника “Бастак”, Е. С. Лонкиной, П. В. Збаню, И. Л. Полковникову и В. А. Грибкову, а также В. И. Скирину за помощь, оказанную при проведении полевых исследований. Работа выполнена в рамках проекта VI.52.1.5 в соответствии с государственным заданием ЦСБС СО РАН АА-АА-А17-117012610055-3 и государственной темы 0272-2019-0027 ТИГ ДВО РАН.

- Васильев Н. Г. Растительность заповедника “Кедровая падь” // Флора и растительность заповедника “Кедровая падь”. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 17–42.
- Галанина И. А., Яковченко Л. С. Эпифитные лишайники дуба зубчатого (*Quercus dentata*) в Приморском крае // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 180–192.
- Гурулева Н. И., Княжева Л. А. Лишайники заповедника “Кедровая падь” // Флора и растительность заповедника “Кедровая падь”. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 168–171.
- Инашвили Ц. Н. Род *Collema* // Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. С. 85–105.
- Инашвили Ц. Н. Новые и редкие для СССР виды из семейства Collemataceae // Новости систематики низших растений, 1980. Т. 17. С. 134–136.
- Калинин А. Ю., Фетисов Д. М. Природные условия заповедника // Флора, микобиота и растительность заповедника “Бастак”. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 15–22.
- Княжева Л. А. Лишайники // Флора и растительность Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1978. С. 115–126.
- Княжева Л. А. Лишайники // Флора Верхнеуссурийского стационара (Южный Сихотэ-Алинь). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 65–74.
- Княжева Л. А., Скирина И. Ф., Чабаненко С. И. Лишайники // Кадастр растений и грибов заповедника “Кедровая падь”: Списки видов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 124–136.
- Макрый Т. В. Мезофильные реликты в лишенофлоре Прибайкалья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы 1-й Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 26–28 ноября, 2002 г.). Барнаул, 2002. С. 45–55.
- Макрый Т. В. Два новых для России вида рода *Collema* (Collemataceae) с юга Дальнего Востока // Новости систематики низших растений. 2011. Т. 45. С. 194–198.
- Макрый Т. В. Лишайники *Collema pulcellum* и *C. ryszoleum* (Collemataceae) в Байкальской Сибири и России // Раст. мир Азиат. России. 2014. № 2. С. 9–18.
- Макрый Т. В., Скирина И. Ф. Редкие и слабо изученные в России эпифитные виды *Collema* (Collemataceae, Lichenes) из южной части Дальнего Востока // Turczaninowia. 2009. Т. 12, вып. 3–4. С. 53–62.
- Макрый Т. В., Скирина И. Ф. Три новых для России вида рода *Collema* (Collemataceae) с юга Дальнего Востока // Новости систематики низших растений. 2010. Т. 44. С. 214–220.
- Макрый Т. В., Таран А. А., Чабаненко С. И. *Collema complanatum* (Collemataceae) – новый вид для лишенофлоры России // Ботан. журн. 2010. Т. 95, № 7. С. 989–991.
- Микулин А. Г. Лишайники // Флора и растительность Большехехирского заповедника (Хабаровский край). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 71–78.
- Микулин А. Г. Лишайники // Грибы, лишайники, водоросли и мохообразные Комсомольского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1989. С. 49–65.
- Скирин Ф. В., Скирина И. Ф. Эколого-субстратная приуроченность эпифитных лишайников пихтово-еловых и кедрово-широколиственных лесов Южного Сихотэ-Алиня // Turczaninowia. 2012. Т. 15, вып. 1. С. 70–79.

- Скирина И. Ф. Лишайники Сихотэ-Алинского биосферного района. Владивосток: Дальнаука, 1995. 132 с.
- Скирина И. Ф. Лишайники островов и прибрежных участков. Лихеноиндикация загрязнения воздуха // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Исследования. Владивосток: Дальнаука, 2004. Т. 1. С. 586–687.
- Скирина И. Ф. Лишайники // Флора, микобиота и растительность заповедника “Бастак”. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 209–260.
- Скирина И. Ф., Родникова И. М. Лишайники // Флора, растительность и микобиота заповедника “Уссурийский”. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 235–262.
- Скирина И. Ф., Скирин Ф. В. Изучение видового состава эпифитных лишайников и кислотно-щелочных свойств коры дуба монгольского (на примере юга Дальнего Востока России) // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы Всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Ч. 2. Петрозаводск, 2008. С. 234–238.
- Скирина И. Ф., Скирин Ф. В. Изучение видового состава эпифитных лишайников и кислотно-щелочные свойства коры пихты почкочешуйной, ели аянской и кедра корейского // Изучение грибов в биогеоценозах: материалы V Международ. конф. Пермь, 2009. С. 332–336.
- Смирнова Е. А. Климат // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. М.: Наука, 1982. С. 16–22.
- Таранков В. И. Физико-географические условия // Флора и растительность Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1978. С. 5–17.
- Чабаненко С. И. Лишайники // Флора, микобиота и растительность Лазовского заповедника. Владивосток: Изд-во “Русский остров”, 2002а. С. 77–191.
- Чабаненко С. И. Конспект флоры лишайников юга российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2002б. 232 с.
- Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen, 1958. 628 p.
- Degelius G. The lichen genus *Collema* in Europe. Morphology, taxonomy, ecology // Symb. Bot. Upsal. 1954. Vol. 13, N 2. 500 p.
- Degelius G. The lichen genus *Collema* with special references to the extra-european species // Symb. Bot. Upsal. 1974. Vol. 20, N 2. 215 p.
- Jørgensen P. M. Taxonomy and nomenclature of *Collema fasciculare* (L.) G. H. Weber // Lichenologist. 2014. Vol. 46, N 4. P. 594. doi: 10.1017/S0024282914000140
- Otálora M. A. G., Jørgensen P. M., Wedin M. A revised generic classification of the jelly lichens, Collemataceae // Fungal Diversity. 2014. Vol. 64, N 1. P. 275–293. doi: 10.1007/s13225-013-0266-1
- Otálora M. A. G., Wedin M. *Collema fasciculare* belongs in Arctomiaceae // Lichenologist. 2013. Vol. 45, N 3. P. 295–304. doi: 10.1016/j.lympev.2013.04.004

The ecology and distribution of collemiform lichens in the south of the Russian Far East

T. V. MAKRYI¹, I. F. SKIRINA²

¹Central Siberian Botanical Garden of SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: tatiana.makryi@gmail.com

²Pacific Institute of Geography of FEB RAS
690041, Vladivostok, Radio str., 7

The environmentally related patterns of occurrence of 14 species of collemiform lichens (*Collema* s. l. sensu Degel.: *C. (Rostania) callibotrys* var. *callibotrys* Tuck., *C. complanatum* Hue, *C. (Enchylium) conglomeratum* var. *conglomeratum* Hoffm., *C. (Arctomia) fasciculare* var. *fasciculare* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *C. japonicum* (Müll. Arg.) Hue, *C. leptaleum* var. *leptaleum* Tuck., *C. (Enchylium) ligerinum* (Hy) Harm., *C. nepalense* Degel., *C. pulcellum* var. *pulcellum* Ach., *C. (Enchylium) pycnocarpum* Nyl. (= *C. conglomeratum* var. *crassiusculum* (Malme) Degel.), *C. shiromanum* var. *shiromanum* Räsänen, *C. subconveniense* Nyl., *C. subflaccidum* Degel., *C. substipitatum* var. *substipitatum* Zahlbr.) on trunks of various tree species in different types of forests, as well as their distribution in the south of the Russian Far East, have been analyzed. It was established that the greatest diversity of the species of collemiform lichens (10 and 9) was registered on the oak (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) and the linden (*Tilia mandshurica* Rupr. et Maxim., *T. amurensis* Rupr.), while the lowest diversity was found on deciduous trees with smooth thin bark. The oak-broad-leaved and coniferous-broad-leaved (with *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) forests are best suited to the ecological needs of the collemiform lichens; in these forests, 8 and 11 species, respectively, have been registered. The three most thermophilic oceanic species, *C. complanatum*, *C. japonicum*, and *C. subconveniense*, have been found only on the coast of the Sea of Japan in the narrow zone of direct influence of the monsoon climate.

Key words: lichens, *Collema* s. l. sensu Degel., epiphytes, monsoon climate, oak and coniferous-broad-leaved forests, Primorsky Territory, Jewish Autonomous Region.