О. Є. Ходосовцев

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ЛІТОЛІХЕНОБІОТ АЛЬПІЙСЬКОЇ СКЛАДЧАСТОЇ ОБЛАСТІ ТА ПРИЛЕГЛИХ РЕГІОНІВ

Альпійський складчастий пояс характеризується дуже розчленованим та високим рельєфом, підвищеною сейсмічністю та сучасним вулканізмом. До нього відносяться такі гірські системи, як Альпи, Піренеї, північні дуги Атласу, Апенніни, гори Балканського півострова, Карпати, Кримські та Кавказькі гори, гори Малої Азії та Ближнього Сходу, Памір, та Гімалаї. Серед альпійського складчастого поясу розташовані глибокі западини внутрішніх морів (Середземного, Чорного та Каспійського). Відслонення альпійського складчастого поясу складені породами мезозою та кайнозою, іноді зустрічаються породи до альпійських структур. Область альпійської складчастості на всьому протязі знаходиться в заключній орогенній фазі розвитку. Альпійський пояс почав формуватися з тріасового періоду (а в деяких структурах пізніше – з юри та крейди). На Памірі встановлено участь в геосинклінальному комплексі порід верхнього палеозою [6].

Порівняння ліхенобіот Альпійської складчастої області та прилеглих регіонів пов‘язано з деякими труднощами. По-перше, в літературі немає повних даних щодо ліхенобіот окремих гірських систем, а складені чеклісти стосуються лише адміністративно відокремлених регіонів, частіше країн. По-друге, ліхенобіоти геосинкліналі вивчені недостатньо, особливо це стосується Азіатської частини, де детальні дослідження стосуються лише окремих груп лишайників [2, 3, 4, 7, 10, 15 та ін.]. По-третє, списки лишайників складалися різними авторами у різні роки кінця минулого століття, що не може не вплинути на детальність та одноманітність виділення тих чи інших таксонів, а також на їх кількість.

Однак, існуючі відомості щодо систематичної структури, дозволяють нам провести порівняльний аналіз, що допоможе встановити місце літоліхенобіоти Кримського півострова в межах Альпійської геосинкліналі та відмітити певні закономірності зміни систематичної структури. Для порівняння нами були обрано 12 ліхенобіот, включаючи ліхенобіоту Кримського півострова (власні дані). Серед них Марокко [8], Туніс [16]; Сардинія [13, 14], Середземноморська частина Туреччини [11], Ізраїль [12], Кавказ [1], Таджикистан (Кудратов, неопубліковані дані), Монголія [3, 4] Австрія [17]. Серед вищезгаданих регіонів тільки рівнинна частина України та гори Монголії не входять до Альпійської складчастої області (таблиця 1). Нами були відібрані епілітні таксони а також ті, які відмічалися як епілітні, або пов‘язані з кам‘янистими відслоненнями (тріщини в скелях, прошарки ґрунту між скелями, епібріофітні види, що зростають поверх валунів та ін.). За можливістю, види та роди розглядалися за чеклістом лишайників Італії [13]. Родини групувалися за системою Д. Хоуксворса [9]. Найбільша кількість видів виявилась у літоліхенобіоті Австрії (1136 видів) та Марокко (693 види), а найменша у літоліхенобіоті Ізраілю (172 види) та Середземноморської

Туреччини (270 видів) (табл. 1). В середньому, для більшості літоліхенобіот кількість видів коливалась в межах 450-580. В цілому, для порівняння було використано 2146 видів лишайників, що відносяться до 236 родів та 55 родин.

Нами було проведене порівняння провідних родин літоліхенобіот Альпійської складчастості і складений максимальний кореляційний шлях на основі визначених коефіцієнтів Спірмена. Структури провідних за кількістю видів родин літоліхенобіот досить близькі (рис. 1). Даний розподіл родин може бути наслідком Альпійського орогенезу, який відбувався із сходу на захід. При значенні коефіцієнту Спірмена p_s = 0,84 відокремлюються дві плеяди. Одна включає південно-західні

Середземноморські літоліхенобіоти (Марокко, Туніс, Сардинія, Ізраїль), а інша об‘єднує північні та північно-східні літоліхенобіоти (Кавказ, Альпи, Карпати, Монголія). На нашу думку, такий розподіл в систематичній структурі провідних родин може бути залишком розподілу давніх літоліхенобіот, що формувалися на північному та південному берегах палеоокеану Тетіс. Літоліхенобіота Криму, разом з літоліхенобіотами Рівнинної частини України та Середземноморської Туреччини займають проміжне положення.

Таблиця 1. Характеристика регіонів, що порівнюються

№	Регіон	Площа тис. км^2	Гірська система	Найвища точка, м н.р.м.	Кількість видів літоліхено-біоти
1.	Кримський півострів	25,500	Кримські гори	1545	570
2.	Сардинія	24, 089	-	1834	581
3.	Середземноморська частина Туреччини	138, 137	хребет Тавр	3726	303
4.	Марокко	447, 000	Атлаські гори	4165	693
5.	Туніс	164, 148	Західний Атлас		270
6.	Ізраїль	20,000	Західні Ізраїльські гори	1006	172
7.	Українські Карпати	24,000	Карпати	2061	459
8.	Рівнинна частина України	541,200	-	515	250
9.	Кавказ	440,000	Кавказ	5642	518
10.	Таджикистан	143,100	Паміро-Алай	7495	449
11.	Монголія	1500,000	Хангай Хентей Алтай	4362	451
12.	Австрія	83,800	Альпи	3797	1136

У складі провідних родин проаналізованих регіонів, стійке перше місце посідає родина *Teloschistaceae* для літоліхенобіот Середземноморської області, тоді як у північніших (Альпи, Карпати) та східних літоліхенобіотах (Кавказ, Паміро-Алай) ця родина поступово втрачає провідні позиції і займає 2-3 місця, а для літоліхенобіоти Монголії взагалі 7 місце. З іншого боку, для східних

літоліхенобіот характерним є провідні позиції родини *Acarosporaceae* (1-2 місця), а для Карпати, Альп та Паміро-Алаю (Таджикистан) провідна роль (1-е місця) відводиться родині *Verrucariaceae*. Досить стійкі позиції у літоліхенобіотах Альпійської складчастості та прилеглих регіонів мають родини *Lecanoraceae* (для більшості літоліхенобіот 4-е місце) та *Physciaceae* (2-3 місце) і лише для Таджикистану та Рівнинної частини України 5-е місце. Родина *Hymeneliaceae* є більш характерною для східних літоліхенобіот (5-6 місце), тоді як для інших вона займає 8-10 місце або взагалі не входить до провідних. Для літоліхенобіот Кримського півострова ця роди посідає 6-е місце, що вказує на риси подібності до східних літоліхенобіот. Досить цікавим є позиція родини *Lichinaceae*, яка є характерною для літоліхенобіот аридних регіонів Марокко (8-е місце), Тунісу (7-е місце), Ізраїлю (5-е місце), Таджикистану та Монголії (9-е місце). Для інших літоліхенобіот вона нехарактерна і не входить до десяти провідних. В провідні родини у літоліхенобіот північно-західної Африки входить родина *Roccellaceae* (9-е місце), що є характерним для західного Середземномор‘я. В цілому, для літоліхенобіот Середземноморської області характерним є також високе положення родини *Catillariaceae* (7-е – 10-е місця). Родина *Rhizocarpaceae* притаманна високогірським регіонам завдяки відслоненням значної кількості вулканічних гірських порід у літогенній основі: Альпи (5-е місце), Атлаські гори (6-е місце). Для вологих високогірських регіонів в десятку провідних включається родина *Peltigeraceae*: 8-е місце для літоліхенобіот Карпат, Кавказу та Монголії.

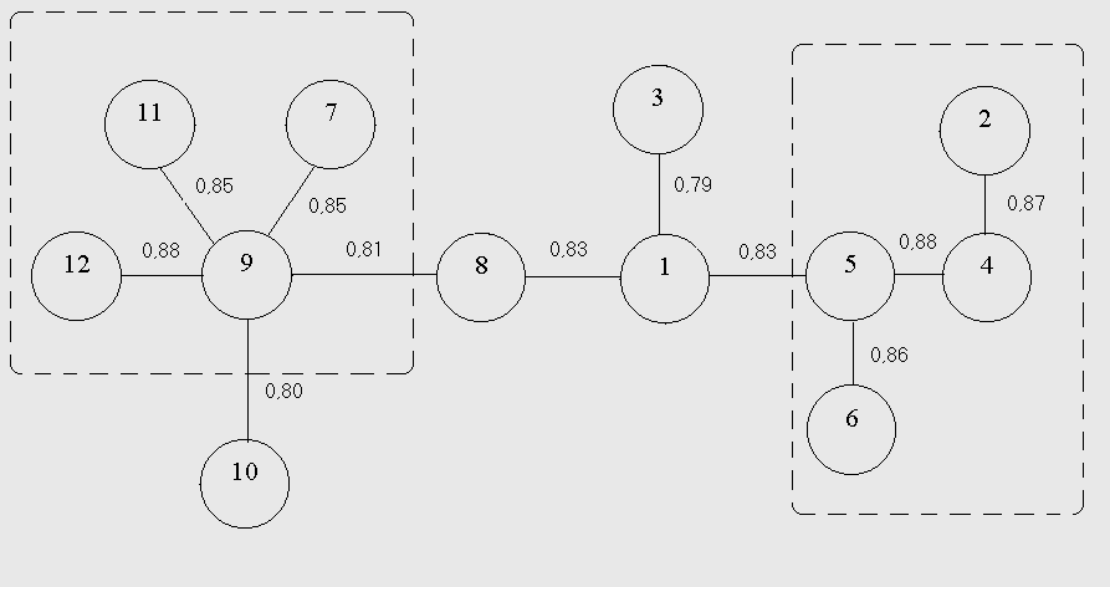


Рис. 1. Дендрит та кореляційні плеяди (пунктир), що відображають ступінь подібності структури провідних за кількістю видів родин літоліхенобіот Альпійської складчастої області та прилеглих регіонів:1 – Крим, 2 – Сардинія, 3 – Середземноморська частина Туреччини, 4 – Марокко, 5 – Туніс, 6 – Ізраїль, 7 – Українські Карпати; 8 – Рівнинна частина України; 9 – Кавказ, 10 – Таджикистан;

11 – Монголія; 12 – Австрія.

На основі матриці коефіцієнтів кореляції Спірмена нами були також побудовані максимальні кореляційні шляхи між провідними за кількістю видів родами літоліхенобіот Альпійської складчастої області (рис. 2). При значенні коефіцієнту p_s = 0,84 відокремлюються дві плеяди з найбільшою подібністю літоліхенобіот. Одна включає аридні літоліхенобіоти центрального та західного Середземномор‘я (Марокко та Сардинія), а інша центральноєвропейські гігрофільні літоліхенобіоти (Карпати та Альпи). Кримський півострів, як і в першому випадку, займає проміжне положення між цими літоліхенобіотами, однак більше тяжіє до літоліхенобіот Середземномор‘я (Туніс, Сардинія) (рис.5.3.2). Зв‘язок орогенетичних процесів та склад провідних за кількістю видів родів у літоліхенобіотах Альпійської складчастості також відображається у досить близьких значеннях коефіцієнта Спірмена. При p_s = 0,74 відокремлюється плеяда, яка майже повністю включає літоліхенобіоти Альпійської складчастості, за виключенням

Середземноморської частини Туреччини, яка на наш погляд, ще недостатньо вивчена.

Провідними родами за кількістю видів для майже всіх досліджених літоліхенобіот є *Caloplaca, Lecanora* та *Verrucaria*, які звичайно займають 1-3 позиції (табл. 5.3.4). Для східних літоліхенобіот відбувається зниження ролі роду *Caloplaca* (3-е місце для Таджикистану та 4-е для Монголії). Для цих літоліхенобіот перше місце характерно для роду *Acarospora*, тоді як західніше його позиції зменшуються звичайно до 4-6 місць.

Для східних літоліхенобіот досить суттєвим є зменшення ролі роду *Verrucaria* (9-е місце для Таджикистану та виключення з десяти провідних для літоліхенобіоти Монголії). Рід *Aspicilia* є також одним з характерніших родів східної частини Альпійської складчастості та східних прилеглих регіонів (1-е місце для Кавказу, 2-е для Монголії, 4-е для Криму, Рівнинної частини України та Таджикистану), тоді як для західної частини геосинкліналі ця родина посідає з 7-го по 10-е місця (Сардинія, Середземноморська частина Туреччини, Марокко, Карпати, Альпи). Рід *Collema* входить до десяти провідних у літоліхенобіотах давньосередземноморських регіонів, де переважають юрські вапнякові відслонення (Туреччина, Крим, Кавказ, Туніс, Таджикистан), де він посідає 6-8 місце. Його роль у літоліхенобіотах вологіших гірських систем значно зменшується. Значну роль у формуванні літоліхенобіот Альпійської складчастої області відіграє рід *Rinodina*, що входить у десятку провідних родів для більшості літоліхенобіот. Одним з провідних аридних середземноморських родів можна вказати рід *Toninia*, який у літоліхенобіотах від Марокко до Кримського півострова входить до десяти провідних, займаючи 6-10 місця. Епілітні представники роду *Buellia* найпоширеніші у регіонах із значною кількістю вулканічних гірських порід. В Марокко цей рід займає 5-ту, в Сардинії – 7-му, в Криму – 9-у, в Альпах та на Кавказі 10-у позиції. Для літоліхенобіоти Ізраїлю його роль підвищується до 3-го місця, але на фоні незначної кількості лишайників в роді (всього

7 видів). Рід *Cladonia* не характерний для кам‘янистих відслонень, лише деякі види зростають між камінням, на прошарках ґрунту в тріщинах вапнякових скель, поверх епілітних мохів, або займають вільні місця на ґрунті у карових полях. Однак, все ж таки він іноді входить до десяти провідних, особливо для рівнинних регіонах (рівнинна частина України – 5-е місце). Теж саме стосується і роду *Peltigera*, види якого можуть колонізувати різноманітні субстрати, однак найбільша кількість представників роду зустрічається у вологих гірських системах (Карпати, Альпи, Кавказ, Монголія). Епілітні представники роду *Candelariella* мають найбільшу кількість видів у центральній та східній частинах Альпійської складчастої області (Крим – 10 видів, Таджикистан – 11 видів), займаючи останню позицію в десятці провідних (Рівнинна частини України та Таджикистан). Рід *Rhizocarpon* сягає високих позицій у високогірських регіонах із значним різноманіттям вулканічних гірських порід: в Альпах та Середземноморській Туреччині (3-е місце), Кавказ (5-е місце), Сардинія та Карпати (6-е місце), Рівнинна частина України та Монголія (8-е місце).

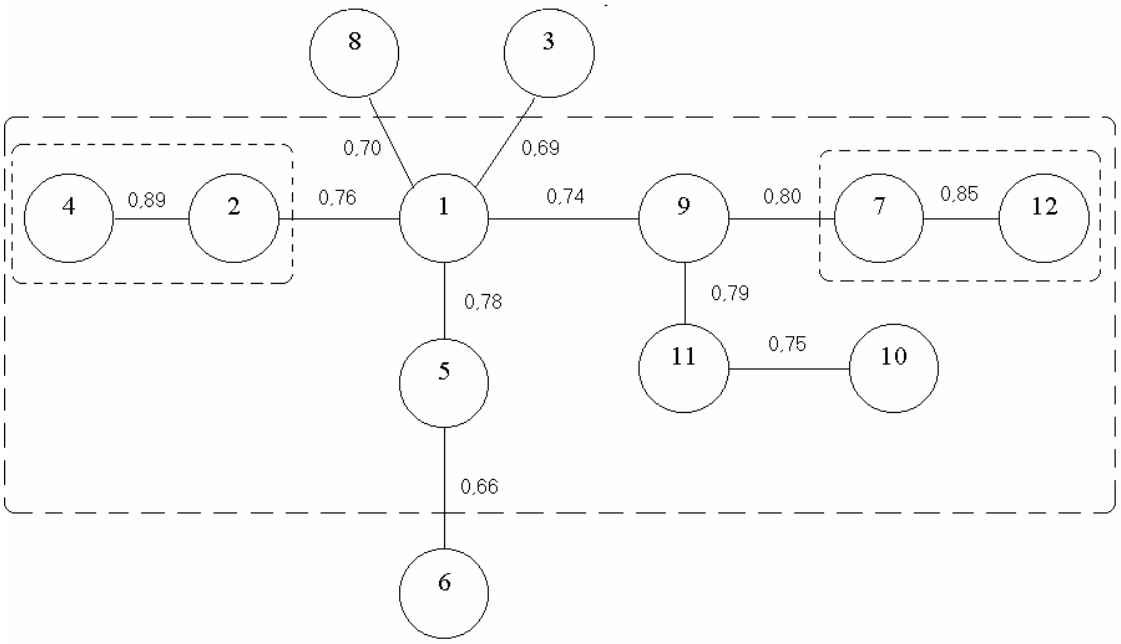


Рис. 2. Дендрит та кореляційні плеяди (пунктир), що відображають ступінь подібності структури провідних за кількістю видів родів літоліхенобіот Альпійської складчастої області. Позначення літоліхенобіот, що порівнюються див. на рис. 1.

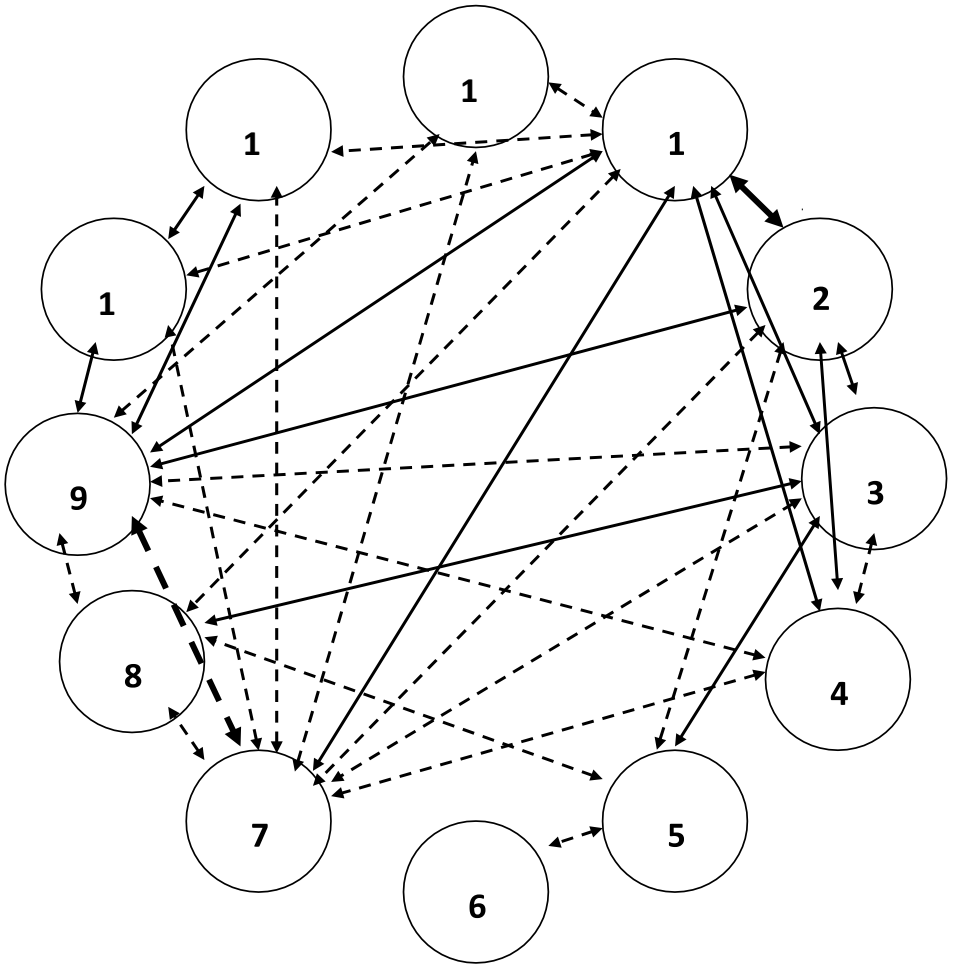
Для епілітних представників роду *Xanthoria* характерним є існування у теплих середземноморських регіонах, де цей рід іноді входить до десяти провідних (Середземноморська частина Туреччини, Туніс, південь Рівнинної частини України). Для пустельних регіонів (Ізраїль) характерним є високі позиці роду *Lichinella* (5-е місце) та *Diploschistes* (4-е місце). Для західного Середземномор‘я відзначається значне різноманіття представників роду *Ramalina* (9-е

місце у літоліхенобіоті Марокко). З іншого боку, для високогірських регіонів з холодним кліматом (Альпи, Карпати, Таджікістан, Монголія) підвищується кількість представників роду *Lecidea* (від 4-го по 7-е місця) та *Umbilicaria* (8-е місце для літоліхенобіоти Кавказу). Епілітні представники роду *Pertusaria* переважають у середземноморських регіонах (9-е місце для літоліхенобіоти Сардинії). Для аридних регіонів східної частини Альпійської складчастої області та прилеглих регіонів підвищується кількість представників роду *Catapyrenium* s.l. (6-е місце для Таджикистану та 9-е місце для Монголії). Також значна кількість видів цього роду відома із південної частини Середземномор‘я (Марокко, Туніс). Для гірських регіонів центральної Європи виявилася значна частка представників роду *Polyblastia* (6-е місце для Альп), тоді як в більшості регіонів цей рід взагалі відсутній. Можливо, що саме Альпи та прилеглі гірські системи є одним з центрів видоутворення роду.

Нами був побудований граф відношень включення та подібності флористичних списків літоліхенобіот що порівнюються (рис. 3) на основі матриці пересічень та матриці мір включень.

Рис.3. Граф відношень включення видових складів літоліхенобіот, що порівнюються:

Умовні позначення: 1 – Крим, 2 – Сардинія, 3 – Середземноморська частина



Туреччини, 4 – Марокко, 5 – Туніс, 6 – Ізраїль, 7 – Українські Карпати; 8 – Рівнинна частина України; 9 – Кавказ, 10 – Таджикистан; 11 – Монголія; 12 – Австрія.

поріг = 0,60; поріг = 0,50,

поріг 0,40, поріг, 0,30.

Аналіз розрахунків мір включенння між літоліхенобіотами рівнинної частини України, Криму та Українських Карпат показав їх подібність до встановленої раніше закономірності на основі аналізу всієї ліхенобіоти цих регіонів [95]. Однак, порогові значення вище, що вказує на консервативніший характер літоліхенобіот та їх тісніші зв‘язки. Так, на рівні 0,80 літоліхенобіота рівнинної частини України включається у літоліхенобіоту Кримського півострова, тоді як тільке на рівні 0,70 вона включається в літоліхенобіоту Українських Карпат. Між літоліхенобіотами Українських Карпат та рівнинної частини України виникають відношення подібності на рівні 0,60. Гірські країни України, за видовим складом лишайників кам‘янистих відслонень стоять досить далеко одна від одної. На рівні 0,50 літоліхенобіота Карпат включається у літоліхенобіоту Кримського піострова.

Риси подібності літоліхенобіоти Кримського півострова виражені тільки з літоліхенобіотою Сардинії при пороговому значенні 0,60. При

значенні 0,40 літоліхенобіота Кримського півострова має риси подібності з літоліхенобіотами Середземноморської частини Туреччини, Марокко, Українських Карпат та Кавказу (рис. 3). Можливо, що причорноморська частина Кавказу виявить тісніші зв‘язки між літоліхенобіотою Криму, однак на сьогодні вона ще дуже слабко досліджена. Найхарактернішою літоліхенобіотою Альпійської складчастої області є літоліхенобіота Австрійських Альп. При пороговому значенні 0,70 вона вже включає літоліхенобіоту Криму, Середземноморську частину Туреччини, рівнинної частини України та Кавказу. Кримський півострів, як і у випадку порівняння провідних родин та родів, має тісні зв‘язки із східно-середземноморськими літоліхенобіотами. Середземноморська Туреччина при пороговому значенні 0,70 включається у літоліхенобіоту Криму. Найслабкіші звязки літоліхенобіоти Кримського півострова із східними літоліхенобіотами. Кримський півострів включається у літоліхенобіоту Таджикистану та Монголії тільки при пороговому значенні 0,34.

Типовими літоліхенобіотами західної частини Альпійської складчастості (Західне Середземномор‘я) є літоліхенобіота Марокко, в яку включається 6 літоліхенобіот при пороговому значенні 0,50. Досить репрезентативною є середземноморська літоліхенобіота Сардинії, до якої включається 6 літоліхенобіот при тому ж значенні. Для північних, вологіших гірських систем цієї генетично однорідної структури типовою є літоліхенобіота Альп, яка включає 10 літоліхенбіот, що порівнювалися. Для центральної частини складчастості, або східної частини середземноморської області типовою є літоліхенобіота Кримського півострова, що включає 5 літоліхенобіот. Досить відокремлену позицію займає літоліхенобіота Таджикистану, яка є, можливо, найбільш давньою серед всіх досліджених літоліхенобіот і має досить слабкі зв‘язки з іншими регіонами. Літоліхенобіота Монголії, регіони якої не входять до складу Альпійської складчастої області має більше рис спорідненості з північними літоліхенобіотами Альпійської складчастості (Кавказ, Карпати), ніж з ближче розташованою літоліхенобіотою Таджикистану.

В цілому, за систематичною структурою провідних родів та родин, літоліхенобіота Криму займає проміжне положення між ксерофітними середземноморськими та гумідними європейсько-азіатськими літоліхенобіотами південної частини Альпійської складчастості, і виявляє найбільші риси подібності з літоліхенобіотою Сардинії. За структурою провідних родів літоліхенобіота Криму наближається до середземноморських регіонів. За видовим складом літоліхенобіота Кримського півострова можна вважати типовою літоліхенобіотою східного Середземномор‘я.

Список літератури:

1. Бархалов Ш.О. Флора лишайников Кавказа. Баку: «Элм», 1983. – 340 с.
2. Голубкова Н. С. Род *Acarospora* A. Massal. // Определитель лишайников СССР. Вып. 5: Кладониевые – Акароспоровые. – Л: Наука, 1978 а. – С. 143–155.
3. Голубкова Н. С. Конспект флоры лишайников МНР. – Л.: Наука, 1981. – 201 с.
4. Голубкова Н.С. Анализ флоры лишайников Монголии. – Л: Наука, Ленингр. отд-ние, 1983. – 248 с.
5. Кондратюк С. Я. Ліхенофлора рівнинної частини України та її аналіз// Дис. .... доктора біолог. наук: 03.00.05, 03.00.24 – Київ, 1996. – 592 с.
6. Левитес Я.М. Историческая геология с основами палеонтологии и геологии СССР. – М.: Недра, 1970. – 288 с.
7. Breuss O. Revision der Flechtengattung *Placidiopsis* (*Verrucariaceae*) // Österr. Z. Pilsk. – 1996. – N 5. – P. 65–94.
8. Egea J. M. Catalogue of lichenized and lichenicolous fungi of Morocco // *Bocconea*. – 1996. – N 6. – P. 19–114.
9. Hawksworth & al. Dictionary of the fungi. – International Mycological Institute. – 1995. – 616 p.
10. Hertel H. Gesteinsbewohnende Arten der Sammelgattung *Lecidea* (*Lichenes*) aus Zentral- Ost- und Sudasien. Eine erste Ubersicht // Khumbu-Himal. – 1977. – Vol. 6, N 3. – P. 145–378.
11. John V. Preliminary catalogue of lichenized and lichenicolous fungi of Mediterranean Turkey // Bocconea. – N 6. – 1996. – P. 173–216.
12. Kondratyuk S.Ya., Navrotskaya I.L., Zelenko S.D., Wasser S.P., Nevo E. The first cheklist of lichen-forming and lichenicolous fungi of Israel. – Kyiv, Haifia: M.G. Kholodny Institute of Botany, Intern. Centre for Criptogamic Plants and Fungi, 1996. – 136 p.
13. Nimis P. L. The Lichens of Italy. An annotated catalogue. – Monogr., 12. – Torino, 1993. – 897 p.
14. Nimis P. L. & Poelt J. The Lichens and lichenicolous Fungi of Sardinia (Italy) // Studia geobotanica. – 1987. – Vol. 7. suppl. 1.– 269 p.
15. Poelt J. & Hintegger E. Beitrage zur Kenntnis der Flechtenflora des Himalaya. VII. Die Gattungen *Caloplaca, Fulgensia* und *Ioplaca* // Bibl. Lichenol. – 1993. – N 50. – P. 1–265.
16. Seaward M.R.D. Checklist of Tunisian lichens // Bocconea. – N 6. – 1996. – P. 115–148.
17. Turk R. & Poelt J. Bibliographie der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze in Osterreich. – Wien, 1993. – P. 168.