

- Loppes R., Matagne R. Complementation at the arg-7 locus in *Chlamydomonas reinhardtii* // Heredity. 1972. Vol. 28. N 2. P. 239—251.
- Maguire M. P. Mitotic and meiotic behavior of the chromosomes of the octet strain of *Chlamydomonas reinhardtii* // Genetica. 1976. Vol. 46. N 4. P. 479—502.
- McVittie A., Davies D. R. The location of the Mendelian linkage groups in *Chlamydomonas reinhardtii* // Molecular a. General Genetics. 1971. Vol. 112. N 3. P. 225—228.
- Merten P., Lechtreck K. F., Melkonian M. Nucleus basal body connector of *Dunaliella* threshold concentration of calcium necessary for in vitro contraction // Bot. Acta. 1995. Vol. 108. N 1. P. 2—6.
- Schaechter M., DeLamater E. D. Studies on mitosis and meiosis in *Chlamydomonas* // Trans. N. Y. Acad. Sci. 1954. Ser. 11. Vol. 16. N 7. P. 371—372.
- Schaechter M., DeLamater E. D. Mitosis in *Chlamydomonas* // Amer. J. Bot. 1955. Vol. 42. N 5. P. 417—422.
- Storms R., Hastings P. J. A fine structure analysis of meiotic pairing in *Chlamydomonas reinhardtii* // Exp. Cell Res. 1977. Vol. 104. N 1. P. 39—46.
- Tippit D. H., Pillus L., Pickett-Heaps J. Organization of spindle microtubules in *Ochromonas danica* // J. Cell Biol. 1980. Vol. 87. N 3. Pt 1. P. 531—545.
- Triemer R. E., Brown R. M. Cell division in *Chlamydomonas mowusii* // J. Phycol. 1974. Vol. 10. N 4. P. 419—433.
- Wetherell D. F., Krauss R. W. Colchicine-induced polyploidy in *Chlamydomonas* // Science. 1956. Vol. 124. N 3210. P. 25—26.
- Williamson R. E. Organelle movements along actine filaments and microtubules // Plant Physiol. 1986. Vol. 82. N 3. P. 631—634.
- Williamson R. E. Organelle movements // Ann. Rev. Plant Physiol. 1993. Vol. 44. P. 181—202.

#### SUMMARY

Interphase nuclei of the *Euchlamydomonas*-group algae are located at the anterior end of the cell, 2.0 to 4.5  $\mu$  in diameter, have irregularly roundish shape and the complex chromocenter type of organization. The mitosis proceeds according the general pattern. Its peculiarities concern some details, among them are the emergence of the light zone with a peculiar clew-shaped chromosome congregation and sometimes with a faintly stained substance; shape and degree of differentiation of the spindle as well as a number, shape, arrangement of the chromosomes in the metaphase plate; morphological features and a pattern of transformation of the interzonal spindle area in the anaphase; duration of the mitosis phases. The karyotype of the studied algae consists of small rod-like and dot-like chromosomes (in *C. parallelistriata*, *C. debaryana* var. *debaryana*, *C. debaryana* var. *cristata*  $n = 7$ , in *C. komma*  $n = 9—10$ , in *C. proboscigera* var. *conferta*  $n \sim 11$ ).

УДК 582.293

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 1

© А. Е. Ходосовцев

### ЛИШАЙНИКИ КАРСТОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ ЧАТЫРДАГА (КРЫМ)

A. Ye. KHODOSOVTVSEV. LICHENS OF THE CHATYRDAG KARST OUTCROPS (CRIMEA)

Херсонский государственный педагогический университет  
325000 Херсон, ул. 40 лет Октября, 27  
Поступила 17.07.2000

Приведены данные об экопическом распространении лишайников карста Чатырдага (Крым). На горизонтальных поверхностях известняковых обнажений отмечено 48 видов, на наклонных — 71, на вертикальных — 58, на россыпях мелких камней — 31, в трещинах с мелкоземом — 24, на почве — 20, на мхах — 16 и на растительных остатках — 21 вид. Повышение доли субаркто-альпийских и аркто-альпийских видов на верхнем плато, а континентально-ксерофитных и средиземноморско-ксерофитных на нижнем связано с климатическими особенностями ландшафтных местностей Чатырдага. Обсуждаются жизненные формы лишайников карста.

Ключевые слова: лишайники, карст, экопическое распределение, Крым.

Ландшафты Крымского п-ова привлекали внимание исследователей еще с середины XIX в. В 1842 г. J. H. Leveille указал лишайник *Dermatocarpon miniatum* для Чатырдага, который представляет один из наиболее распространенных яйлинских ландшафтов Главной Крымской гряды. Вклад в изучение лишайников Чатырдага внесли Л. А. Ришави (1881), N. Zelenezky (1986), А. А. Еленкин (1901а, б), К. С. Мережковский (1920) (Mereschkowsky (1920)), О. Szatala (1942). Специальное изучение лишайнофлоры Крыма, в том числе и Чатырдагского массива, проводилось А. Н. Окснером (1956, 1968, 1993) и Е. Г. Копачевской (1986) (Копачевська, 1961, 1963). Всего для данной территории в литературе указывалось 70 видов лишайников, в том числе 18 видов облигатно эпифитных. Особый интерес представляет Чатырдагский массив в связи со значительным числом карстовых обнажений, представляющих разнообразные экотопы для лишайников, поскольку крымские высокогорные закарстованные ландшафты уникальны.

### Рельеф и природные условия

Чатырдаг представляет собой прямоугольный горный массив площадью 28 км<sup>2</sup>, вытянутый с севера на юг и резко очерченный со всех сторон крутыми обрывами (Ена, 1961). Хребет имеет 2 гипсометрических уровня: верхнее плато — 1400—1500 м с наивысшей точкой Эклизи-Бурун (1527 м) и нижнее плато — 900—1000 м с наивысшей точкой 1252 м (Леончева, 1956; Ена, 1961). Сложен массив наклонно залегающей толщей верхнеюрских известняков рифового происхождения, имеющих лужитанский, киммерийский и титонский возраст. Чатырдагский ландшафт расположен в той части Главной Крымской гряды, которую охватывает среднегодовая изотерма +4 °С. Зима здесь устойчивая, холодная, снежная, температура самого холодного месяца составляет -4 °С, средняя температура июля — +15 °С. Годовое количество осадков — около 900 мм. Значительная часть их выпадает в виде снега. Средняя толщина снежного покрова — 30—40 см, однако в воронках его толщина может достигать 100 см. Ветра сильные, особенно в холодное время года. Основой растительного покрова на верхнем и нижнем плато являются сообщества горно-степного и лугового типов, однако в средней части нижнего плато распространены лесные буково-сосновые урочища, занимающие около 10—15% площади территории (Ена, 1961).

### Материалы и методы

Лишайники собирались на протяжении полевых сезонов 1998—1999 гг. в 53 точках Чатырдагского хр. Исследованиями были охвачены все экотопы дневной поверхности карста. Определение видового состава проводилось по общепринятой методике (Окснер, 1974; Purvis et al., 1992). Объем таксонов приводится по второму списку лишайников, лишайнофильных и близких грибов Украины (Kondratyuk et al., 1998). Коллекции лишайников хранятся в Гербарии низших растений Херсонского государственного педагогического ун-та (КНЕР).

### Результаты и обсуждение

На обнажившихся элементах карста произрастают лишайники, являющиеся типичными представителями каменистых обнажений равнинных и горных территорий. Результаты инвентаризации собранного материала с учетом литературных данных позволили составить список лишайников карста Чатырдага, насчитывающий 174 вида, принадлежащих к 64 родам, 25 семействам, 10 порядкам и группе *Fungi imperfecti* (табл. 1, 2). Выявлено 15 видов лишайников, новых для Крымского п-ова. *Anapthychia crinalis*, *Aspicilia coronata*, *Bagliettoa baldensis*, *Caloplaca glomerata*, *C. tirolensis*, *Collema parvum*, *Evernia terrestris*, *Lecanora agardhiana*, *Lempholemma polyanthes*, *Leptogium schraderi*, *Polyblastia gelatinosa* впервые приводятся для лишайнофлоры Украины. Наибольшее число семейств, родов и видов насчитывает порядок *Lecanorales* (табл. 2). Однако наибольшее число видов представлено в сем. *Teloschistaceae* (29 видов), что характерно для кальцийсодержащих субстратов Средиземноморской обл. (Ходосовцев, 1999).

ТАБЛИЦА 1

Распределение лишайников по экотопам карста Чатырдага

Вид	ГП	НП	ВП	К	ГрТ	Гр	М	Ро
# <i>Acarospora cervina</i> A. Massal.	о	о	г	г	г	—	—	—
<i>A. glaucocarpa</i> (Ach.) Körber	—	с	—	—	—	—	—	—
<i>A. macrospora</i> (Hepp.) A. Massal. ex Bagl.	—	с	с	—	—	—	—	—
* <i>Agonimia tristicula</i> (Nyl.) Zahlbr.	—	—	—	—	—	—	с	—
# <i>Anaptychia ciliaris</i> (L.) Körber ex A. Massal	?							
** <i>A. crinalis</i> (Schleicher) Vežda	—	—	—	—	—	—	г	с
* <i>A. bryorum</i> Poelt	—	—	—	—	—	—	с	с
* <i>Arthonia calcicola</i> Nyl.	с	г	о	—	—	—	—	—
<i>A. lapidicola</i> (Taylor) Branch et Rostr.	—	—	—	с	—	—	—	—
# <i>Aspicilia calcarea</i> (L.) Mudd	о	о	о	о	—	—	—	—
<i>A. contorta</i> (Hoffm.) Krempelsh.	о	о	г	о	—	—	—	—
<i>A. contorta</i> subsp. <i>hoffmanniana</i> Ekman et Fröberg	о	о	г	д	—	—	—	—
** <i>A. coronata</i> (A. Massal.) B. de Lesd.	с	с	с	г	—	—	—	—
<i>Aspicilia fruticulosus</i> (Eversm.) Flagey	—	—	—	—	—	с	—	—
<i>A. viridescens</i> (A. Massal.) Hue	г	г	г	—	—	—	—	—
<i>Bacidia bagliettoana</i> (A. Massal. et de Not.) Jatta	—	—	—	—	—	—	о	г
** <i>Bagliettoa baldensis</i> (A. Massal.) Vežda	г	г	о	г	—	—	—	—
<i>B. parmigera</i> (Steiner) Vežda et Poelt	с	г	о	с	—	—	—	—
<i>Botryolepraria lesdainii</i> (Hue) Canals, Hernandez-Marine, Gomez-Bolea et Llimona	—	—	—	—	с	—	—	—
<i>Bryoria implexa</i> (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw.	—	—	—	—	—	—	—	с
<i>Buellia epipolia</i> (Ach.) Mong.	о	о	о	г	—	—	—	—
<i>Buellia</i> aff. <i>chlorophaea</i> (Leighton) Lettau	—	г	—	—	—	—	—	—
<i>Caloplaca alociza</i> (A. Massal.) Mig.	г	о	д	с	—	—	—	—
# <i>C. aurantia</i> (Pers.) J. Steiner								
<i>C. cerina</i> (Ehrh. ex Hedwig) Th. Fr. var. <i>chloroleuca</i> (Sm.) Th. Fr.	—	—	—	—	—	—	о	о
<i>C. chalybaea</i> (Fr.) Müll. Arg.	о	о	г	г	—	—	—	—
<i>C. chrysophtalma</i> Degel.	—	—	—	—	—	—	—	с
<i>C. citrina</i> (Hoffm.) Th. Fr.	—	—	г	—	—	—	—	—
<i>C. decipiens</i> (Arnold) Blomb. et Forssell	с	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. dolomiticola</i> (Hue) Zahlbr.	г	о	г	г	—	—	—	—
<i>C. flavescens</i> (Huds.) J. R. Laundon	—	—	с	—	—	—	—	—
<i>C. flavovirescens</i> (Wulfen) Dalla Torre et Sarnth.	о	о	г	—	—	—	—	—
<i>C. inconnexa</i> (Nyl.) Zahlbr.	о	о	г	—	—	—	—	—
** <i>C. glomerata</i> Arup	—	—	—	с	—	—	—	—
<i>C. lactea</i> (A. Massal.) Zahlbr.	—	г	—	о	—	—	—	—
* <i>C. litophila</i> H. Magn.	—	с	—	—	—	—	—	—
<i>C. marmorata</i> (Bagl.) Jatta	г	о	г	о	—	—	—	—
<i>C. nubigena</i> (Krempelsh.) Dalla Torre et Sarnth.	—	г	—	—	—	—	—	—
<i>C. oasis</i> (A. Massal.) Szatala	г	г	г	—	—	—	—	—
<i>C. ochracea</i> (Schaer.) Flagey	—	—	с	—	—	—	—	—
<i>C. polycarpa</i> (A. Massal.) Zahlbr.	—	с	г	—	—	—	—	—
<i>C. saxicola</i> (Hoffm.) Nordin	—	с	—	—	—	—	—	—
<i>C. schaeereri</i> (Flörke) Zahlbr.	—	г	г	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	ГП	НП	ВП	К	ГрТ	Гр	М	Ро
** <i>Caloplaca tiroliensis</i> Zahlbr.	—	—	—	—	—	—	—	г
* <i>C. variabilis</i> (Pers.) Müll. Arg.	о	д	г	о	—	—	—	—
<i>Candelariella aurella</i> (Hoffm.) Zahlbr.	о	о	г	о	—	—	—	г
<i>C. medians</i> (Nyl.) A. L. Sm.	с	г	о	—	—	—	—	—
* <i>C. xanthostigma</i> (Ach.) Lettau	—	—	—	—	—	—	—	о
<i>C. vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	д	о	г	с	—	—	—	—
<i>Catapyrenium cinereum</i> (Pers.) Körber	—	—	—	—	—	г	—	—
<i>C. squamulosum</i> (Ach.) Breuss	—	—	—	—	—	о	—	—
* <i>C. rufescens</i> (Ach.) Breuss	—	—	—	—	—	?	—	—
* <i>Catillaria lenticularis</i> (Ach.) Th. Fr.	—	—	г	—	—	—	—	—
<i>C. chalybaea</i> (Borrer.) A. Massal.	с	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cercidospora ulothii</i> Körber [LF]	о	—	—	—	—	—	—	г
* <i>Cetraria aculeata</i> (Schreb.) Fr.	—	—	—	—	—	о	—	—
* <i>C. islandica</i> (L.) Ach.	—	—	—	—	—	д	—	—
* <i>C. steppae</i> (Savicz) Kärnef.	—	—	—	—	—	г	—	—
* <i>Cladonia convoluta</i> (Lam.) Anders	—	—	—	—	—	д	—	—
* <i>C. furcata</i> (Huds.) Schrad.	—	—	—	—	—	д	—	—
* <i>C. pyxidata</i> (L.) Hoffm. s. l.	—	—	—	—	о	о	о	г
<i>C. rangiformis</i> Hoffm.	—	—	—	—	—	о	—	—
<i>C. subrangiformis</i> Sandst.	—	—	—	—	—	о	—	—
<i>Clauzadea immersa</i> (Hoffm.) Hafellner et Bellem.	с	с	—	—	—	—	—	—
<i>C. metzleri</i> (Körber) D. Hawksw.	—	—	—	с	—	—	—	—
<i>C. monticola</i> (Schaer.) Hafellner et Bellem.	—	—	г	—	—	—	—	—
* <i>Collema auriforme</i> (With.) Coppins et J. R. Laundon	—	—	—	—	—	—	—	—
* <i>C. cristatum</i> (L.) F. Weber ex F. H. Wigg.	с	о	с	—	д	—	—	—
<i>C. fuscovirens</i> (With.) J. R. Laundon	—	о	—	—	о	—	—	—
** <i>C. parvum</i> Degel.	—	—	о	—	—	—	—	—
* <i>C. polycarpon</i> Hoffm.	с	г	г	—	о	—	—	—
<i>C. tenax</i> (Swartz) Ach. em Degel.	—	—	—	—	—	о	—	—
<i>C. undulatum</i> Laurer ex Flot.	—	г	—	—	г	—	—	—
* <i>Dactylina madreporiformis</i> (Ach.) Tuck.	—	—	—	—	—	о	—	—
* <i>Dermatocarpon miniatum</i> (L.) Mann.	—	с	г	—	—	—	—	—
<i>Diploschistes candidissimus</i> (Krempelh.) Zahlbr.	—	—	с	—	—	—	—	—
* <i>D. ocellatus</i> (Vill.) Norman	—	—	с	—	—	—	—	—
<i>Endocarpon adscendens</i> (Anzi.) Müll. Arg.	—	—	—	—	г	—	—	—
* <i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	—	—	—	—	—	—	—	с
** <i>E. terrestris</i> (Tomin) Golubk.	—	—	—	—	—	с	—	—
* <i>Farnoldia jurana</i> (Schaer.) Hertel	—	—	г	—	—	—	—	—
<i>Fulgensia bracteata</i> (Hoffm.) Räsänen	—	—	—	—	г	—	—	—
* <i>F. fulgens</i> (Sw.) Elenkin	—	—	—	—	с	—	—	—
<i>F. schistidii</i> (Anzi.) Poelt	—	—	—	—	—	—	о	—
<i>Lecania rabenhorstii</i> (Hepp.) Arnold	г	г	г	с	—	—	—	—
<i>L. turicensis</i> (Hepp.) Müll. Arg.	—	—	с	—	—	—	—	—
** <i>Lecanora agardhiana</i> Ach.	—	о	д	—	—	—	—	—
<i>L. crenulata</i> Hook.	о	о	г	с	—	—	—	—
<i>L. dispersa</i> (Pers.) Sommerf.	о	о	г	с	—	—	—	—
<i>L. hagenii</i> (Ach.) Ach.	—	—	—	—	—	—	—	о
* <i>L. muralis</i> (Schreb.) Räsänen	д	о	г	г	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	ГП	НП	ВП	К	ГрТ	Гр	М	Ро
<i>Lecanora pruinosa</i> Chaub.	—	—	s	—	—	—	—	—
** <i>L. xanthostoma</i> Cl. Roux et Fröberg	o	s	—	—	—	—	—	—
# <i>Lecidea lurida</i> Ach.	—	r	—	—	d	—	—	—
<i>L. silacea</i> (Ach.) Ach.	—	—	s	—	—	—	—	—
<i>Lecidella carpathica</i> Körber	—	s	—	—	—	—	—	—
# <i>L. elaeochroma</i> (Ach.) Choisy s. l.	—	—	—	—	—	—	—	d
* <i>L. stigmatea</i> (Ach.) Hertel et Leuck.	r	o	o	r	—	—	—	—
** <i>Lempholemma polyanthes</i> (Bernh. in Schrad.) Malme	—	—	—	—	—	—	r	—
* <i>Lepraria lobificans</i> Nyl.	—	—	s	—	r	—	—	—
# <i>Leproloma membranacea</i> (Dicks.) Vainio	—	—	—	—	?	—	—	—
<i>Leptogium gelatinosum</i> (With.) J. R. Laundon	—	—	—	—	o	—	o	—
<i>L. lichenoides</i> (L.) Zahlbr.	—	—	—	—	o	—	o	—
** <i>L. schraderi</i> (Bernh.) Nyl.	—	—	—	—	—	s	—	—
<i>L. tenuissimum</i> (Dicks.) Körber	—	—	—	—	—	—	o	o
<i>Lobothallia radiosa</i> (Hoffm.) Hafellner	o	o	—	—	—	—	—	—
# <i>Megaspora verrucosa</i> (Ach.) Hafellner et V. Wirth.	—	—	—	—	—	o	r	r
# <i>Mycobilimbia hypnorum</i> (Libert) Kalb et Hafellner	—	—	—	—	—	—	?	?
<i>M. sabuletorum</i> (Schreb.) Hafellner	—	—	—	—	r	—	o	r
# <i>Neofuscelia ryssolea</i> (Ach.) Essl.	—	—	—	—	—	?	—	—
<i>N. pokorny</i> (Zahlbr.) Essl.	—	—	—	—	—	o	—	—
<i>Opegrapha calcarea</i> Sm.	—	s	r	—	—	—	—	—
# <i>Parmelia saxatilis</i> (L.) Ach.	?	?	—	—	—	—	—	—
<i>P. pastillifera</i> (Harm.) Hale	—	—	—	—	—	—	—	s
<i>Peccania coralloides</i> (A. Massal.) A. Massal.	—	—	—	—	s	—	—	—
# <i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.	—	—	—	—	—	?	—	—
# <i>P. horizontalis</i> (Huds.) Baumg.	—	—	—	—	—	?	—	—
# <i>P. lepidophora</i> (Nyl. ex Vainio) Bitter	—	—	—	—	—	?	—	—
# <i>P. rufescens</i> (Weis) Humb.	—	—	—	—	—	o	—	—
# <i>Phaeophyscia orbicularis</i> (Neck.) Moberg	—	r	—	—	—	—	—	—
# <i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H. Olivier	r	s	—	—	—	—	—	—
<i>P. caesia</i> (Hoffm.) Fűrnr.	d	r	—	—	—	—	—	—
<i>P. semipennata</i> (J. F. Gmel.) Moberg	—	s	—	—	—	—	—	—
# <i>P. tribacea</i> (Ach.) Nyl.	?	—	—	—	—	—	—	—
# <i>Physconia distorta</i> (With.) J. R. Laundon	—	—	—	—	—	—	—	?
<i>P. muscigena</i> (Ach.) Poelt.	—	—	—	—	—	—	—	r
# <i>Physconia venusta</i> (Ach.) Poelt.	—	—	—	—	—	—	—	?
# <i>Placocarpus schaeereri</i> (Fr.) Breuss	d	o	—	r	—	—	—	—
# <i>Placynthium nigrum</i> (Huds.) S. O. Grey	—	r	—	—	o	—	—	—
<i>P. subradiatum</i> (Nyl.) Arnold	—	—	r	—	—	—	—	—
# <i>Pleurosticta acetabulum</i> (Neck.) Elix et Lumbsch	—	—	—	—	—	—	—	s
** <i>Poliblastia gelatinosa</i> (Ach.) Th. Fr.	—	—	—	—	—	—	s	—
<i>Polycoccum marmoratum</i> (Krempelh.) D. Hawksw. (LF)	r	—	—	—	—	—	—	—
* <i>Porina mammilosa</i> (Th. Fr.) Zahlbr.	—	—	—	—	—	—	s	—
<i>Protoblastenia calva</i> (Dicks.) Zahlbr.	—	—	r	—	—	—	—	—
# <i>P. incrustans</i> (DC.) J. Steiner	—	—	r	—	—	—	—	—
<i>P. rupestris</i> (Scop.) J. Steiner	—	r	o	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	ГП	НП	ВП	К	ГрТ	Гр	М	Ро
<sup>#</sup> <i>Pseudevernia furfuracea</i> (L.) Zopf.	—	—	—	—	—	—	—	s
<sup>#</sup> <i>Psora decipiens</i> (Hedw.) Hoffm.	—	—	—	—	s	—	—	—
<i>Rinodina bischoffii</i> (Hepp) A. Massal.	г	г	—	d	—	—	—	—
<i>R. calcerea</i> (Arnold) Arnold	—	s	—	—	—	—	—	—
<i>R. immersa</i> (Körber) Zahlbr.	s	г	d	г	—	—	—	—
<i>R. lecanorina</i> (A. Massal.) A. Massal.	s	s	—	—	—	—	—	—
<i>Rinodina</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	г
<sup>#</sup> <i>Sarcogine regularis</i> Körber	—	—	—	г	—	—	—	—
<sup>#</sup> <i>Squamarina cartilaginea</i> (With.) J. R. Landon	—	—	—	—	o	—	—	—
<sup>#</sup> <i>S. gypsacea</i> (Sm.) Poelt.	—	—	—	—	—	—	s	—
<sup>#</sup> <i>S. lentigera</i> (F. C. Weber) Poelt.	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Synalissa symphorea</i> (Ach.) Nyl.	—	—	г	—	o	—	—	—
<i>Thelidium decipiens</i> (Hepp) Krempelh.	—	—	o	—	—	—	—	—
<sup>*</sup> <i>T. incavatum</i> Mudd	—	г	o	—	—	—	—	—
<i>T. papulare</i> (Fr.) Arnold	—	o	г	—	—	—	—	—
<i>Thyrea</i> aff. <i>confusa</i> Henssen	—	s	—	—	—	—	—	—
<sup>#</sup> <i>Toninia athallina</i> (Hepp.) Timdal	?	?	—	—	—	—	—	—
<sup>#</sup> <i>T. candida</i> (F. Weber) Th. Fr.	—	—	—	—	o	—	—	—
<i>T. cinereovirens</i> (Schaer.) A. Massal.	—	—	—	—	s	—	—	—
<i>T. opuntioides</i> (Vill.) Timdal	—	—	—	—	г	—	—	—
<sup>#</sup> <i>T. sedifolia</i> (Scop.) Timdal	—	—	—	—	d	—	—	—
<sup>#</sup> <i>T. taurica</i> (Szat.) Oxner	—	—	—	—	г	—	—	—
<sup>#</sup> <i>Verrucaria calciseda</i> auct.	o	г	—	—	—	—	—	—
<i>V. caerulea</i> DC.	o	o	—	—	—	—	—	—
<i>V. fuscula</i> Nyl.	s	—	—	—	—	—	—	—
<i>V. glaucina</i> auct.	г	—	—	—	—	—	—	—
<i>V. lecideoides</i> Trevis.	г	г	—	—	—	—	—	—
<i>V. marmorea</i> (Scop.) Arnold	—	s	—	—	—	—	—	—
<i>V. muralis</i> Ach.	—	—	—	г	—	—	—	—
<sup>#</sup> <i>V. nigrescens</i> Pers.	г	o	s	d	—	—	—	—
<sup>#</sup> <i>V. umbrinula</i> Nyl.	—	—	—	?	—	—	—	—
<i>V. viridula</i> (Schrad.) Ach.	—	—	—	г	—	—	—	—
<sup>#</sup> <i>Xanthoparmelia camtschadalis</i> (Ach.) Hale s. l.	—	—	—	—	—	o	—	—
<sup>#</sup> <i>X. conspersa</i> (Ehrh. ex Ach.) Hale	?	—	—	—	—	—	—	—
<i>Xanthoria elegans</i> (Link.) Th. Fr.	d	o	—	—	—	—	—	—
<i>X. papillifera</i> (Vainio) Poelt.	d	г	—	—	—	—	—	—
<i>X. parietina</i> (L.) Th. Fr.	—	s	—	—	—	—	—	—
<i>X. sorediata</i> (Vainio) Poelt.	o	s	—	—	—	—	—	—
	48	71	58	31	24	20	16	21

Примечание. ГП — горизонтальные поверхности; НП — наклонные поверхности; ВП — вертикальные поверхности; К — россыпи камней; ГрТ — трещины в известняках с мелкоземом; Гр — почва; М — мхи; Ро — растительные остатки; d — доминирующие виды; o — обычные виды; г — редкие виды; s — единичные находки; \* — виды, новые для Крыма; \*\* — виды, новые для Украины; # — виды, приводимые по литературным данным; ? — предполагаемый экотоп.

ТАБЛИЦА 2

Таксономическая насыщенность порядков лишайников карста Чатырдага

Порядок	Количество		
	семейств	родов	видов
<i>Arthoniales</i>	2	2	3
<i>Dothideales</i>	1	2	2
<i>Lecanorales</i>	14	37	103
<i>Lichinales</i>	1	4	4
<i>Ostropales</i>	1	1	2
<i>Peltigerales</i>	2	2	6
<i>Pertusariales</i>	1	1	1
<i>Teloschistales</i>	1	3	29
<i>Trichotheliales</i>	1	1	1
<i>Verrucariales</i>	1	9	23
<i>Fungi imperfecti</i>	—	2	2
Всего	25	64	174

Наиболее распространенными видами являются эпилиты *Lecanora muralis*, *Placocarpus schaeferi*, *Caloplaca variabilis*, *Collema cristatum*, *Rinodina immersa*, *Xanthoria elegans*. Среди редких лишайников следует отметить *Anaptychia bryorum*, *Aspicilia fruticulosa*, *Caloplaca glomerata*, *Clauzadea immersa*, *Evernia terrestris*, *Leptogium schraderi*, *Peccania coralloides*, *Polyblastia gelatinosa*, *Porina mammilosa*. Некоторые из видов *Botryolepraria lesdainii*, *Bryoria implexa*, *Caloplaca flavescens*, *Diploschistes candidissimus*, *D. ocellatus*, *Verrucaria marmorea*, встречающиеся здесь единично, являются обычными в других частях Крымского п-ова.

Среди экотопов карста, где хорошо развиты лишайники, можно выделить горизонтальные, наклонные и вертикальные поверхности известняковых обнажений, трещины в известняке с мелкоземом, россыпи мелких камней, почвенные экотопы, а также специфические экотопы, связанные с мхами и растительными остатками.

Горизонтальные поверхности каменных обнажений характеризуются повышенной нитрофильностью, что благоприятствует образованию сообществ с доминирующим *Physcia caesia*, *Xanthoria papillifera*, *Placocarpus shaererii*, *Acarospora cervina*, *Lobothallia radiosa*, причем пионерные стадии зарастания здесь практически не встречаются. Только возле разработок пещеры Эмине-Баир-Хосар на вывернутых из-под земли каменных валунах были отмечены *Caloplaca saxicola*, *C. decipiens*, *Phaeophyscia orbicularis*. Всего здесь отмечено 48 видов лишайников с разной встречаемостью (табл. 1).

Вертикальные поверхности занимают площади от нескольких десятков квадратных дециметров — на вертикалях карровых ножей — до нескольких десятков метров на вертикальных скальных яйлинских обрывах. Здесь произрастают в основном эндолитные лишайники *Arthonia calcicola*, *Bagliettoa baldensis*, *Lecanora agardhiana*, *Protoblastenia incrustans*, *Rinodina immersa*, *Thelidium incavatum*, *Verrucaria calciseda* и др. У некоторых из них плодовые тела полностью погружены в субстрат. Анализ жизненных форм (Голубкова, 1983) показал, что в данных экотопах возрастает количество эндогенных жизненных форм (рис. 1). Эндолитные лишайниковые сообщества (чаще *Rinodinium immersae* Roux.) занимают значительные площади на вертикалях. Возможно, такая жизненная форма позволяет лишайникам переносить экстремальные условия существования, особенно в зимний период. Зимой на яйлах Крымского п-ова наблюдаются сильные ветры при частом выпадении снега. Именно в этот период вертикальные поверхности карстовых образований, возможно, наиболее подвержены механическому воздействию крупинки льда, особенно при ураганных

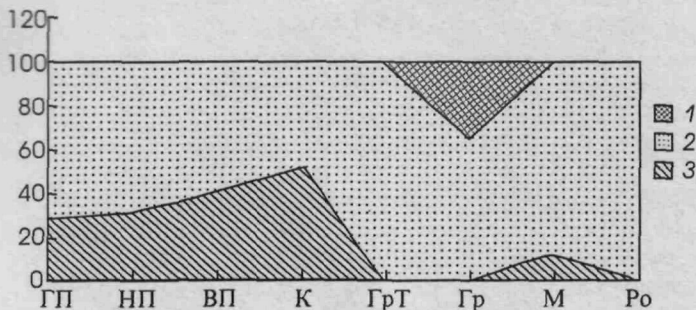


Рис. 1. Соотношение жизненных форм лишайников (%) в основных экотопах карста Чатырдага.

1 — эндогенные, 2 — эпигенные, 3 — свободноживущие лишайники. По оси абсцисс — экотопы карста Чатырдага: ГП — горизонтальные поверхности, НП — наклоненные поверхности, ВП — вертикальные поверхности, К — россыли камешей, ГрТ — трещины с мелкоземом, Гр — почва, М — мхи, Ро — растительные остатки; по оси ординат — число видов лишайников, %.

порывах ветра около 40 м/с. Совместное действие этих факторов приводит к повреждению ареол эпигенных лишайниковых слоевищ. По-видимому, эндогенные формы лишайников, защищенные самим субстратом, наиболее устойчивы к этому воздействию, что объясняет их преобладание на вертикальных открытых известняковых поверхностях. На затененных, более защищенных от ветра вертикальных участках карста, занимающих небольшие территории, можно встретить сообщества с участием *Caloplaca citrina*, *Collema parvum*, *C. cristatum*, *Dermatocarpon miniatum*, *Opegrapha calcarea*. Чаше такие сообщества можно найти на участках северной экспозиции, хотя затенение расположенных рядом карстовых гребней приводит к образованию сходных условий на поверхностях различных экспозиций. Всего для вертикальных экотопов нами было зарегистрировано 54 вида лишайников (табл. 1).

Наклоненные под различным углом (от 20 до 60°) поверхности известняковых обнажений характеризуются максимальным разнообразием лишайников, что можно объяснить микрорельефным экотонным эффектом, который возникает между вертикальными и горизонтальными поверхностями. Сложная морфология поверхности с различно ориентированными выступами и углублениями обеспечивает произрастание 71 вида лишайников (табл. 1).

Весьма своеобразными нестабильными экотопами являются мелкие камешки, встречающиеся на яйле, особенно по краям обрывов. Нестабильность данного экотопа (Fröberg, 1989) связана с возможностью камня погрузиться в почву или передвинуться на другое место под действием дождевых и талых вод. На небольших камешках (размером до 1 см в диам.) поселяются *Aspicilia contorta* subsp. *hoffmaniana*, *Verrucaria muralis*, *V. nigrescens*, *V. viridula*, причем в большинстве случаев здесь встречаются стерильные слоевища. Эти виды можно встретить и на нижней, обращенной к земле, стороне камешков. По-видимому, лишайники, обитающие на относительно подвижном субстрате, приспособлены к кратковременному существованию без доступа света. На камешках размером до 5 см в диам. можно найти лишайниковые сообщества с доминированием *Aspicilia contorta*, *Rinodina bischoffii*, *Caloplaca marmorata*. Только для таких экотопов характерны *Clauzadea metzlerii*, *Caloplaca glomerata*, *Sarcogine regularis* и *Verrucaria viridula*. На устойчивых, зафиксированных в почве камнях диаметром более 10 см образуются сообщества с участием *Caloplaca flavovirescens*, *Lecanora muralis*, *Placocarpus schaereri* и др., подобные сообществам на нитрофильных горизонтальных поверхностях. В данном экотопе нами был встречен 31 вид лишайников (табл. 1), причем около 50 % видов (рис. 1) имели эндогенную жизненную форму, что связано с частыми механическими воздействиями на субстрат водных потоков и подвижностью самого субстрата.

Подушки мохообразных, удерживающие значительно больше влаги, чем голые камни, служат своеобразным гетерогенным экотопом для существования некоторых видов лишайников (табл. 1). Некоторые виды, например *Fulgensia schistidii*, *Porina*



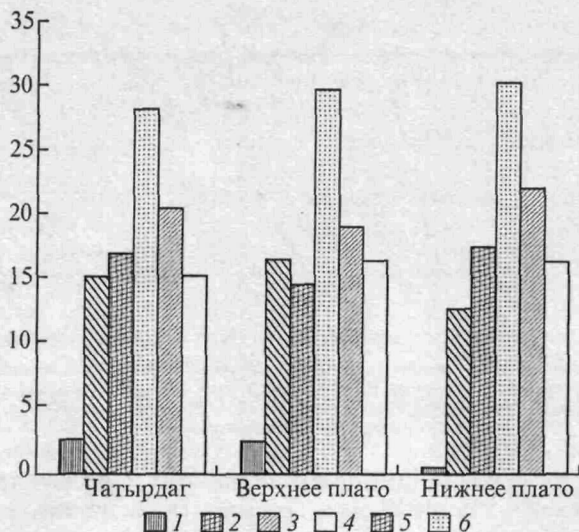


Рис. 2. Распределение фитоклиматических элементов лишенофлоры карста Чатырдага.

По оси абсцисс — фитоклиматические элементы: 1 — аркто-альпийский, 2 — континентально-ксерофитный, 3 — средиземноморско-ксерофитный, 4 — субаркто-альпийский, 5 — умеренно-ксерофитный, 6 — умеренный; по оси ординат — число видов лишайников, %.

*mammilosa*, *Lempholemma polyanthes*, были найдены на мхах, растущих исключительно на скалах, другие (*Megaspora verrucosa*, *Bacidia bagliettoana*, *Anaptychia bryorum* и др.) — на мхах, обитающих на почве.

На растительных остатках и одревесневающих частях полукустарничков отмечены виды (табл. 1), не встречающиеся в других экотопах карста: *Bryoria implexa*, *Caloplaca tirolensis*, *Candelariella xanthostigma*, *Evernia prunastri*, *Pseudevernia furfuracea*, *Pleurosticta acetabulum* и др. Некоторые из них характерны для лесных экотопов, расположенных ниже яйлы.

Расщелины в известняке с мелкоземом являются обычным экотопом для произрастания представителей рода *Toninia*, которые имеют корнеобразно разветвленные ризогифы, иногда в несколько раз превышающие высоту ареол и глубоко проникающие через частички мелкозема внутрь субстрата, тем самым довольно крепко закрепляя слоевище. Здесь нами отмечено 5 представителей *Toninia* (табл. 1). Расщелины в скалах служат основным экотопом для *Endocarpon adscendens*, *Fulgensia bracteata*, *F. fulgens*, *Lecidea lurida*, *Peccania coralloides*, *Squamarina cartilaginea*.

Лишайники, встречающиеся на почве, отличались от эпигейных видов, которые развивались на мелкоземе в расщелинах скал, не только по видовому составу, но и по жизненным формам (рис. 1). Некоторая часть напочвенных яйлинских лишайников относится к субэпигеидам, которые не имеют плотного контакта с почвой и развиваются в подушке на расстоянии 2—3 см от почвы (Макрый, 1990). Большинство субэпигеидов присуща свободноживущая жизненная форма (Голубкова, 1983). Однако название «свободноживущие» употребляется здесь в довольно широком смысле. Например, *Dactylina madreporiformis* образует в местах соприкосновения с субстратом гаптеры (Окснер, 1974). Благодаря разветвленной кустистой форме свободноживущие субэпигеиды хорошо приспособлены для закрепления (вернее, запутывания) среди травянистой растительности яйлы. Такая жизненная форма позволяет лишайникам не только захватывать новые местообитания на яйле, но и не сдуваться с поверхности почвы под воздействием сильных, часто ураганных ветров. Среди лишайников напочвенных экотопов обычными видами были *Cetraria aculeata*, *Cladonia pyxidata*, *Leptogium teretiusculum*, *Megaspora verrucosa*. На высоте около 1500 м над ур. м. на верхнем плато довольно обильно встречалась *Dactylina madre-*

*poriformis*, а также единичные популяции *Anaptychia crinalis*, *Catapyrenium cinereum*, *Eiemia terrestris*, *Physconia muscigena*. На нижнем плато, не переходя отметки 1200 м над ур. м. частыми были *Xanthoparmelia* aff. *camtschadalis*, *Cetraria steppae*, *Catapyrenium squamulosum*, изредка — *Aspicilia fruticulosa*, *Leptogium schraderi*. Такое распределение связано с климатическими особенностями ландшафтных местностей верхнего и нижнего плато.

Проведенный нами фитоклиматический анализ лишенофлоры карста Чатырдага, основанный на выделении фитоклиматических элементов — группы лишайников, для которых оптимальными являются регионы с характерными особенностями климата (Ходосовцев, 1999), показал доминирование умеренных видов лишайников, а также довольно высокий процент континентально-ксерофитных, средиземноморско-ксерофитных и субаркто-альпийских видов (рис. 2). Как было показано (Nimis, Losi, 1984; Nimis, Tretiach, 1995), фитоклиматические группы отражают общие климатические параметры территорий. Видовой состав лишайников верхнего и нижнего плато Чатырдага отличался незначительно, соответственно 160 и 163 вида. Однако при сравнении распределения фитоклиматических элементов на уровне этих ландшафтных местностей Чатырдага было отмечено повышение доли арктоальпийских и субарктоальпийских видов (рис. 2) на верхнем плато, тогда как нижнее плато характеризовалось повышенным количеством средиземноморско-ксерофитных континентально-ксерофитных видов. Причем если изменения фитоклиматических элементов в экотопах на каменистых субстратах были незначительными, то в экотопах, связанных с грунтом, мхами и растительными остатками, колебания на уровне ландшафтных местностей были максимальными. По всей видимости, такое распределение связано с тем, что каменистые карбонатные экотопы стабилизируют общие климатические изменения на различных высотных уровнях, приводя к унификации лишенофлоры, тогда как эпигейные, субэпигейные, эпифитореликвитные и эпибриофитные виды наиболее зависимы от климатических факторов. В первую очередь это — общее количество осадков, которое колеблется от 1000 мм для западных высоких яйл и около 600 мм для восточных, низких яйл; температурный режим — средняя годовая температура для западных яйл 4—5 °С, для восточных 13—14 °С, а также коэффициент увлажнения, который изменяется от 2.94 до 1 соответственно (Ведь, 1999). Чатырдагский хребет по своим ландшафтным и климатическим показателям находится на стыке западных и восточных яйл, что и объясняет изменения в структуре фитоклиматических элементов верхнего и нижнего плато.

### Благодарности

Автор статьи признателен С. Я. Кондратюку (Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины) за помощь на всех этапах написания статьи; В. Г. Ене (Таврический ун-т) и Ал. В. Ене (Симферопольский аграрный ун-т) за помощь в работе с литературными источниками и обсуждение работы; А. Гуттовой (Институт ботаники, Братислава, Словакия) за определение некоторых видов рода *Leptogium*. Работа была частично поддержана проектом INTAS № 9730778.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ведь В. П. Климат // Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. Вопросы развития Крыма. 1999. № 11. С. 10—12.
- Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.
- Еленкин А. А. Лишайниковые формации в Крыму и на Кавказе // Тр. С.-Петербургского общ-ва естествоисп. 1901а. № 32. Вып. 1. С. 1—10.
- Еленкин А. А. Lichenes florum Rossiae et regionum confinium orientalium. Fasc. II—IV // Тр. Имп. С.-Петербургского сада. 1901б. № 19. Вып. 1. С. 1—52.
- Ена В. Г. Чатырдагский ландшафт Главной Крымской гряды // Вестн. Московск. ун-та. 1961. № 4. С. 15—22.

- Копачевська Є. Г.* Нові для Криму лишайники // Укр. бот. журн. 1961. Т. 18. № 3. С. 96—101.
- Копачевська Є. Г.* Матеріали до вивчення ліхенофлори лісів Кримського державного заповідно-мисливського господарства // Питання фізіології, цитоембріології флори України. Київ, 1963. С. 211—223.
- Копачевская Е. Г.* Лихенофлора Крыма и ее анализ. Киев, 1986. 296 с.
- Леончева Н. В.* Карст Чадырдага // Вопр. карста на юге европейской части СССР. Киев, 1956. С. 107—114.
- Макрый Т. В.* Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 200 с.
- Мережковский К. С.* Список лишайников Крыма // Тр. Бот. музея РАН. 1920. Вып. 18. С. 141—180.
- Окснер А. М.* Флора лишайників України. Київ, 1956. Т. 1. 495 с.
- Окснер А. М.* Флора лишайників України. Київ, 1968. Т. 2. Вып. 1. 500 с.
- Окснер А. М.* Определитель лишайников СССР (морфология, систематика и географическое распространение). Л., 1974. Вып. 2. 283 с.
- Окснер А. М.* Флора лишайників України. Київ, 1993. Т. 2. Вып. 2. 544 с.
- Пишави Л. А.* Материалы для лихенологической флоры Крыма // Записки новороссийского общ-ва естествоисп. 1881. Т. 7. № 2. С. 1—10.
- Ходосовцев О. Є.* Лишайники причорноморських степів України. Київ, 1999. 236 с.
- Fröberg L.* The calcicolous lichens on the Great Alvar of Oland, Sweden. Lund, 1989. 109 p.
- Kondratyuk S. Y., Khodosovtsev A. Y., Zelenko S. D.* The second checklist of lichen forming, lichenicolous and allied fungi of Ukraine. Kiev, 1998. 180 p.
- Leveille J. H.* Observation medicales et enumeration des plantes recueillies en Tauridae // Voyage dans la Russie Meridionale de la Crimea de M Anatole de Demidoff. Paris, 1842. Т. 2. P. 135—152.
- Mereschkowsky C.* Enumeratio lichenum in peninsula Taurica hucusque congitorum // Bull. Soc. bot. France. 1920. Vol. 67. P. 186—197; 284—295.
- Nimis P. L., Losi L.* Lichens as phytoclimatical indicators in the Trieste Kars // Gortania. 1984. N 5. P. 63—80.
- Nimis P. L., Tretiach M.* The lichens of Italy — a phytoclimatical outline // Crypt. Bot. 1995. N 5. P. 199—208.
- Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., Moore D. M.* The lichen flora of Great Britain and Ireland // Nat. Hist. Mus. Publ. London, 1992. 710 p.
- Szatala O.* Lichenes in peninsula Taurica et in Caucaso ab F. Kamienski, D. Sosnowsky et E. Keonig collecti // Borbasia. 1942. Vol. 4. N 1/6. P. 70—96.
- Zelenzky N.* Materiaux pour l'etude de la flora lichenologique de la Crimée // Bull. Herb. Boissier. 1896. Vol. 4. N 7. P. 529—537.

#### SUMMARY

Data are given on distribution of lichens of the Chatyrdag karst by ecotopes. 48 species are recorded on horizontal surfaces of limestone outcrops, 71 species on inclined surfaces, 58 on vertical ones, 31 on stone fields, 24 in fissures with finegrained soil, 20 on soil, 16 on mosses and 21 species on plant remains. Increase of the share of subarctic-alpine and arctic-alpine species on the upper plateau, and that of continental-xerophytic and mediterranean-xerophytic ones on the lower plateau is related to the climatic features of the Chatyrdag landscape areas. Life forms of the karst lichens are discussed.