

УДК 582.29(470.6)
ББК 28.591.6(235.7)
С 488

ISBN 978-5-7680-2240-2

© Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, З. М. Ханов, 2009
© Издательство «Эльбрус», 2009

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и острота проблем, свойственных горным регионам, возрастает во всем мире. Об этом свидетельствует состоявшаяся (сентябрь, 2004) V Международная конференция во Владикавказе, посвященная устойчивому развитию горных территорий после Международного года гор, которым был объявлен 2002 год. В этом представительном форуме принимало участие большое число ученых ближнего и дальнего зарубежья, представляющих ЮНЕСКО. На нем была отмечена важность проведения комплексных исследований в горных условиях по разным научным направлениям, в том числе и по растительному миру.

В настоящей работе приводятся материалы по изучению лишайников горной системы Центральной части Северного Кавказа на примере Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника (КБВГЗ) и Государственного национального парка «Приэльбрусье» (ГНПП).

Система заповедников России – одна из наиболее уникальных в мире и включает 101 заповедник (Гос. доклад МПР РФ, 2002). Одним из них является Кабардино-Балкарский высокогорный государственный заповедник (КБВГЗ), созданный в 1976 году на территории двух административных районов – Черекского и Чегемского, площадью 82,649 тыс. га на высоте 1600 м над уровнем моря и выше. Кроме того, на территории КБР решением Совета Министров РСФСР 22 сентября 1986 г. организован Государственный национальный парк «Приэльбрусье», охватывающий территорию верховий рек Малки и Баксана общей площадью 100,2 тыс. га.

Основными задачами охраняемых территорий являются максимально полное выявление биотического разнообразия данной горной природной территории, глубокое изучение видов и разработка основ охраны, воспроизводства и рационального их использования.

В указанном аспекте достигнуты определенные успехи по исследованию высших растений. Однако низшие растения, в частности лишайники, как справедливо отмечают И. Н. Урбанавичене и Г. П. Урбанавичюс (1998), до настоящего времени остаются недостаточно изученными, а в некоторых заповедниках – и вовсе не изучены.

До начала 90-х гг. прошлого века появлялись лишь спора-

дические сведения о лишайниках Центральной части Северного Кавказа. Планомерные исследования этой группы организмов начались сравнительно недавно по инициативе и под непосредственным руководством профессора Л. Х. Слонова. Первый этап связан с изучением видового состава лишенофлоры Центральной части Северного Кавказа (Слонов, 1990–1999, 2002, 2007). Автором, впервые для Центральной части Северного Кавказа, приводится список, состоящий из 295 видов лишайников.

Для разработки научных основ охраны, воспроизводства и рационального использования необходимо глубокое изучение выявленных видов. В силу этого становится весьма актуальной задача изучения эколого-физиологических особенностей лишайников как индикаторов их жизнедеятельности. В этой связи велось их изучение в разных условиях горной системы Центральной части Северного Кавказа на примере особо охраняемых ее территорий.

В работе впервые рассматривается комплекс эколого-физиологических параметров, раскрывающих механизмы адаптации лишайников разных жизненных форм и экологических групп к конкретным условиям среды обитания, которые могут быть применены для разработки рекомендаций научных основ охраны, воспроизводства и рационального их использования. Работа дополняет федеральный компонент образования оригинальным материалом по физиологии и экологии растений. Она рассчитана на учащихся, студентов, биологов-педагогов общеобразовательных школ, профессиональных и высших учебных заведений, изучающих разные разделы ботаники.

Глава 1

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ ЛИШАЙНИКОВ

Весь многообразный мир растений можно подразделить на две большие группы: 1) пойкилогидровых (растения с непостоянным содержанием воды в тканях) и 2) гомеогидровых (растения, способные поддерживать относительное постоянство гидратации тканей) (Walter, 1931, 1967). К этой последней группе относится наибольшее число существующих видов растений на нашей планете.

В свое время П. А. Генкель (1946) предложил для пойкилогидровых растений термин «пойкилоксерофиты», полагая, что эти понятия являются синонимами. Однако при более детальном изучении выяснилось, что эти понятия неоднозначны. Среди пойкилогидровых растений можно, начиная с отдела мхов, выделить все три экологические группы, но только с приставкой «пойкило»: пойкилогигрофитов, пойкиломезофитов и пойкилоксерофитов (Генкель, Пронина, 1972). Две первые группы не выносят обезвоживания до воздушно-сухого состояния и в природе обитают в сырых местах. Только последняя группа – пойкилоксерофиты – способна выносить без вреда столь полное обезвоживание и переходить при этом в состояние криптобиоза (анабиоза) (Генкель, 1982). Однако почти у всех организмов в результате полового и бесполого размножения формируются органы, способные переходить в состояние криптобиоза (споры, акинеты, аутоспоры, зигоспоры, партеноспоры, конидии, семена). У покрытосеменных растений образуются специальные органы воспроизведения – семена или плоды: семянки, зерновки, которые до своего прорастания находятся в криптобиозе или латентном состоянии, – и, таким образом, растения способны переносить неблагоприятные условия окружающей среды.

П. А. Генкель (1978, 1982), как и авторы других работ (Антипов, 1971; Полевой, 1989 и др.), отмечает, что пойкилоксерофиты не обладают способностью регулировать свой водный режим. При этом следует отметить, что Г. Вальтер (1931, 1967), который разделил все наземные растения на вышеуказанные две большие группы, не дает пойкилогидрическим растениям такой резкой характеристики, а огра-

ничивается указанием на то, что они являются растениями с непостоянным содержанием воды в тканях. Учитывая, что всем живым организмам, в том числе пойкилоксерофитным растениям, присущи различные системы регуляции жизненных процессов, в том числе и водного режима, желательнее опустить выражение «пойкилоксерофиты не обладают способностью регулировать свой водный режим» и, на основании работ П. А. Генкеля (1978, 1982), дать пойкилоксерофитам такое определение: пойкилоксерофиты – растения, которые благодаря присущим им признакам и свойствам обладают способностью выносить длительное обезвоживание и при высыхании до воздушно-сухого состояния не погибают, а впадают в криптобиоз (Л. Слонов, Ханов, Т. Слонов, 2001).

Термин «анабиоз» был предложен Прейером (Preyer, 1873, цит. по: Генкель, 1982) и означает «возвращение к жизни»; он как бы характеризует временное безжизненное состояние организма. Считая анабиоз не безжизненным состоянием, а скрытой жизнью (*vie latente*), П. А. Генкель (1982) вслед за Д. Кейлиным (Keilin, 1959) предлагает называть это состояние термином «криптобиоз». По сводке П. Ю. Шмидта (1955), анабиоз трактуется как остановка жизни и сравнивается с незаведенными часами.

От этого, по существу, неправильного сравнения происходит и неверное представление об оживании организма, как будто бы организм выходит из состояния смерти, а не скрытой жизни. Жизнь в криптобиозе не прекращается, а только переходит в другое качественное состояние, при котором обмен веществ почти полностью останавливается, а вся организация жизни с ее структурой и потенциальными биохимическими и физиологическими свойствами сохраняется (Генкель, 1982).

По-видимому, свойство переходить в состояние криптобиоза возникло с переходом растений от водного к наземному образу жизни (Walter, 1967). Однако оно сохранилось лишь у тех организмов, которые произрастают в соответствующих экологических условиях, то есть или в течение жизни, или временами, когда испытывают перерыв в водоснабжении. Таковы аэрофитные водоросли, живущие на скалах, камнях, коре деревьев или на поверхности почвы. К переходу в криптобиоз способны большинство лишайников, кроме водных, некоторые мхи, папоротники. Эта способность отсутствует у голосеменных и, наконец, вторично проявляется у немногих пойкилоксерофитных покрытосеменных растений. Весьма вероятно, что в группе мхов и папоротников криптобиоз также возник вторично.

Наличие криптобиоза было впервые установлено Левен-

гуком (1701, цит. по: Генкель, 1982) на примере животных организмов коловраток. Затем Нидхем (1743) нашел его у нематод (угриц) в зерне пшеницы и, наконец, Спалланцани (1777) – у тихоходок (см.: Шмидт, 1955). В XIX в. криптобиоз при высыхании был открыт и у растений. Так, например, Шимпер (*Schimper*, 1848, цит. по: Генкель, 1982) обнаружил, что споры некоторых мхов могут выносить пребывание в воздушно-сухом состоянии в гербарии в течение 50 лет, сохраняя способность к прорастанию.

Бертольд (*Berthold*, 1882, цит. по: Генкель, 1982) установил, что красные водоросли *Bangia* и *Porphyra* выносят обезвоживание длительностью от 8 до 14 дней и после периода регидратации снова вегетируют.

М. В. Гусев (1961) отмечает, что многим видам цианобактерий свойственна способность переносить высушивание. Так, тропические виды хорошо переносят период засыхания почв и в дождливый сезон возобновляют рост. Споры *Nostoc commune* прорастают после 87-летнего хранения в сухом состоянии в гербарии (*Lipman*, 1941, цит. по: Генкель, 1982).

Следует отметить, что некоторые пойкилоксерофитные водоросли из экологической группы аэрофитов, например *Porphyridium cruentum*, относимый к классу *Bangiophyceae*, являются, по данным Л. Гейтлера (*Geitler*, 1944), омброфобными организмами. Иными словами, этот вид настолько приспособился к усвоению паров воды из воздуха, что не смачивается влагой дождя, очевидно, за счет свойств оболочки своей клетки. Интересно, что при погружении его в воду происходит плазмолиз, то есть клетка лопается. При медленной подаче воды плазмолиз не происходит.

Для познания механизмов вхождения организмов в криптобиоз, несомненно, большой интерес представляет работа А. С. Зусмана и Х. О. Хальворсона (*Sussman, Halvorson*, 1966), которые предполагают, что связанная вода в эндоспорах бактерий, ассоциированная с белками и нуклеиновыми соединениями, может быть заменена полярными органическими соединениями, в частности высокими концентрациями дипиколиновой кислоты. С. Ганди (*Gundy*, 1965) предполагает, что перенесению криптобиоза может способствовать высокое содержание липидов.

Лишайники также способны впадать в криптобиоз, однако далеко не все из них обладают этой особенностью. А. Рид (*Ried*, 1960) в зависимости от условий местообитания различает четыре экологические группы лишайников: 1) водные; 2) земноводные, которые выдерживают в течение некоторого времени затопление; 3) наземные, выдерживающие сравнительно кратковременное затопление (до нескольких

недель); 4) исключительно наземные. Из приведенных Ридом групп, по-видимому, лишайники двух последних могут впадать в криптобиоз при отсутствии осадков.

В работе Е. М. Жданкиной и Н. И. Антипова (1968) приводится много ценных наблюдений над водным режимом у лишайников-пойкилоксерофитов. Однако авторы ошибочно проводят аналогию между пойкилоксерофитами и водными растениями, что отмечает П. А. Генкель (1982). Здесь наблюдается лишь ассоциативная аналогия, так как водные растения не могут существовать без водной среды. В то же время пойкилоксерофиты теряют воду и переходят в состояние криптобиоза.

О. Ланге (*Lange*, 1953), изучавший способность лишайников выносить обезвоживание, выдерживал их в специальных камерах над серной кислотой и определял тот минимум относительной влажности воздуха, которые выносили испытанные им виды.

В 30-х гг. XX в. началось более глубокое изучение физиологии и экологии организмов, способных переходить в состояние криптобиоза.

В 1930 г. появилась работа В. С. Ильина (*Ijlin*, 1930), которая была посвящена выяснению механизма криптобиоза. В этом сообщении Ильин отмечал, что способностью впадать в криптобиоз при высушивании обладают лишь те организмы, которые не имеют вакуолей и чья протоплазма при обезвоживании переходит в состояние геля. Можно считать, что начиная с этой работы наступил новый период в познании явлений криптобиоза, связанный с выяснением механизма перехода организмов в криптобиоз. Данные В. С. Ильина были позднее подтверждены И. Рушалем (*Rouschal*, 1938). Однако и после этих работ продолжались исследования по установлению продолжительности нахождения организмов в состоянии криптобиоза.

В основу своих экспериментальных работ П. А. Генкель (1968, 1972, 1982) положил представление, что обезвоживание до воздушно-сухого состояния для этой группы организмов является не патологией, а нормой реагирования, возникшей в процессе их эволюции.

По данным Е. М. Жданкиной и Н. И. Антипова (1968), большинство пойкилоксерофитов за первый час обезвоживания теряют 30–40 % своего веса. Особенно быстро происходит потеря воды у лишайников. По данным О. Штокера (*Stocker*, 1927), лишайники, насыщенные водой, уже через 30 минут после подсушивания на воздухе становились жесткими, а через 45–60 минут достигали воздушно-сухого состояния. В тени этот процесс длился вдвое больше. Аналогичные дан-

ные имеются у И. А. Шапиро (1991). Быстрая потеря воды – это тоже приспособление к жизни в неблагоприятных условиях. Не имея возможности активно функционировать в периоды «стрессов», лишайник «благоразумно» отдает воду и впадает на это время в криптобиоз. Если бы этого не происходило, то при повышенной температуре воздуха увлажненный лишайник нес бы огромные потери в процессе дыхания, а в морозы влага внутри его слоевища превращалась бы в лед и разрывала стенки клеток (Шапиро, 1991).

Существует универсальное мнение, что поглощение жидкой воды сухим лишайниковым талломом – быстрый процесс (Stocker, 1927; Smyth, 1934; Ried, 1960 a; Smith, 1961, 1962; Blum, 1973; Larson, 1981 и др.). После быстрого начального впитывания жидкой воды скорость поглощения воды замедляется и в зависимости от вида лишайника может продолжаться в течение нескольких часов.

Эксперименты с погружением лишайников в воду показывают, что большинство лишайников достигают полной насыщенности таллома в пределах 5 минут. Однако некоторые виды лишайников способны гидратироваться дольше. Так, О. Блюм (1973) сообщал, что *Aspicilia esculenta* и *A. fruticulosa* за 17 и 26 минут соответственно достигали состояния полного насыщения. Д. Ларсон (Larson, 1981) отмечал для *Stereocaulon saxatile* время насыщения более чем 300 минут. О. Блюм (1973) расценивает это явление как состояние перенасыщения. Д. Ларсон (Larson, 1981) также исследовал потенциальную роль ризин в процессе поглощения воды. Удаление ризин у *Umbilicaria vellea* и *U. mammulata* заметно снижало скорость водопоглощения. Напротив, удаление ризин у *Peltigera canina* не затрагивало скорость поглощения воды талломом. Это противоречит комментариям Х. Янса (Jahns, 1973), отмечавшего важную роль ризин в поглощении воды видами рода *Peltigera*.

Лишайники могут поглощать пары воды из атмосферы и влагу росы (Butin, 1954; Игумнова, Шамурин, 1965; Шапиро, 1991), однако водяные пары впитываются растениями медленно, не создавая оптимальных условий для их роста (Müller, 1909, цит. по: Anderson, Bourdeau, 1955; Butin, 1954; Блюм, 1964). Существуют многочисленные данные относительно скорости поглощения паров воды из атмосферы лишайниками. Так, О. Штокер (Stocker, 1927) отмечал, что для установления равновесия между сухим лишайниковым талломом и влажностью атмосферы требовалось минимум 6 дней, что противоречит Х. Бутину (Butin, 1954), который сообщает о максимуме 3 дня, необходимом для насыщения лишайника. О. Блюм (1973) предполагает, что это очевидное несоответствие могло воз-

никнуть из-за различных экспериментальных уровней относительной влажности воздуха. Имеются противоречивые данные относительно реальных значений количества поглощенной паробразной воды. Х. Бутин (*Butin*, 1954), например, сообщает предельные значения в диапазоне 50–75 %. А. Рид (*Ried*, 1960 b), однако, считает, что такие высокие показатели были достигнуты из-за конденсации жидкой воды на таллеме, и приводит свои цифровые данные – 30–50 %. О. Блюм (1973) приводит свои значения – 14 % для *Collema flaccidum* и 22 % для *Aspicilia esculenta*, но отмечает, что для большинства кустистых и листоватых лишайников максимум находится в пределах 40–50 %.

Х. Хитвол (*Heatwole*, 1966) исследовал поглощение паров воды некоторыми видами рода *Cladonia*, обитающими в лесах Мичигана (США). Относительная влажность воздуха достигает 80 – 90 % в течение ночи и стимулирует уровень поглощения воды до 35–40 % для большинства видов; исключением был вид *Cladonia unciales*, у которого масса воды достигала 50 %. Эти данные совпадают с данными, полученными А. Ридом (*Ried*, 1960 b) и О. Блюмом (*Blum*, 1973) в лабораторных условиях. Уровень содержания воды падает очень сильно после восхода солнца. В большинстве природных условий воздух обычно редко полностью насыщается парами воды, а если и насыщается, то на короткий период.

Однако имеются некоторые точки на Земле, где высокая влажность и туман встречаются регулярно и часто, и, кроме того, представляют единственный доступный источник воды. Примером может служить пустыня Намиб, где, по сообщениям П. Мейгс (*Meigs*, 1966), 285 дней в году характеризуются туманом или росой. Так как это единственный надежный источник воды в пустыне Намиб, сосудистые растения здесь растут редко, и преобладающим здесь отмечается лишайник рода *Caloplaca*. Этот лишайник имеет множество морфологических форм, помогающих ему адаптироваться к экстремальным условиям: от чешуйчатых до корковых (*Vogel*, 1955; *Rundel*, 1978). О. Блюм (1973) также отмечает зависимость поглощения паров воды от определенных морфологических и анатомических особенностей лишайника.

Способность впитывать водяной пар из атмосферы особенно важна для лишайников, обитающих в засушливых местах. Немецкий ученый О. Ланге (*Lange*, 1983) обнаружил, что влажность лишайника *Ramalina maciformis* De Bory, произрастающего в Негевской пустыне (Израиль), в утренние часы достигала 31 % массы сухого вещества исключительно за счет поглощения водяного пара из атмосферы.

Самым интересным обстоятельством является характер

дыхания у пойкилоксерофитов. Интенсивность дыхания у пойкилоксерофитов сильно отличается от таковой у пойкиломезофитов. В то время как у последних наблюдается реакция на обезвоживание, выражающаяся в начальном подъеме дыхания, а затем его падении, у пойкилоксерофитов происходит равномерное снижение интенсивности дыхания. Так, А. Энсграбер (*Ensgraber, 1954*) обнаружил равномерное снижение интенсивности дыхания у эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* в зависимости от предварительного обезвоживания. Аналогичную картину он получил и при изучении фотосинтеза. А. Энсграбер трактует свои результаты с точки зрения теории Штокера (*Stocker, 1956*) о наличии двух фаз ответных реакций при обезвоживании – реакции и реституции. Однако автору приходится сделать допущение о том, что фаза реституции происходит мгновенно. П. А. Генкель (1982), проведя аналогичные исследования с пойкиломезофитами, указывал, что пойкилоксерофит *Hypogymnia* не имеет фазы восстановления, так как для него обезвоживание не патология, а норма реагирования. Основные причины способности пойкилоксерофитов выносить обезвоживание лежат в более глубоких свойствах содержимого их клеток. Самым основным признаком пойкилоксерофитов является их способность сохранять энергетическую полноценность дыхания до конца обезвоживания. Кислоторастворимый органический фосфор, включающий макроэргические соединения, в противоположность гомеогидровым растениям не разрушается при обезвоживании, а остается на том же уровне, или даже его содержание несколько увеличивается (Генкель, 1982).

Интенсивность дыхания лишайников находится в нижних пределах величин, определенных для тканей высших растений. В обзоре А. Квиспела (*Quispel, 1960*) обобщены данные ряда исследователей, опубликовавших свои результаты измерения дыхания у лишайников (табл. 1.1). Несмотря на различия условий эксперимента, и методов, использованных различными авторами, из таблицы 1.1 видно, что полученные данные являются величинами одного порядка. При оптимальных условиях, т. е. при 20°C и при достаточном обеспечении водой, интенсивность дыхания у большинства лишайников колеблется в пределах 0,02 – 0,8 мл CO₂/1 г сухой массы в час. Таким образом, интенсивность дыхания лишайников, хотя и ниже, но вполне сравнима с дыханием тканей высших растений.

В самой ранней работе (*Jumelle, 1892*, цит. по: Вайнштейн, 1972), в которой изучалась зависимость интенсивности дыхания лишайников от влажности, показано, что она носит

Интенсивность дыхания лишайников (по Quispel, 1960)

Вид	t, °C	Содерж. H ₂ O, г/г сухой массы	Поглощение O ₂		Выделение CO ₂		ДК	Литература
			мл газа/г сухой массы • час					
<i>Cladonia rangiferina</i>	-	1,18	0,085		0,061		0,80	Jumelle, 1892
То же	18	-	-		0,080		-	Lange, 1953
То же	10	-	-		0,100		-	Schütt, 1932
<i>Evernia prunastri</i>	-	2,15	0,583		0,521		0,89	Jumelle, 1892
То же	-	0,25	0,030		0,025		0,82	То же
<i>Lobaria pulmonaria</i>	27,2	1,99	-		0,770		-	Stocker, 1927
То же	18	-	-		0,180		-	Lange, 1953
<i>Parmelia acetabulum</i>	-	-	0,031		0,023		0,74	Jumelle, 1892
<i>P. caperata</i>	-	-	0,331		0,251		0,75	То же
<i>Hypogymnia physodes</i>	18,5	1,32	0,267		-		-	Fraymouth, 1928
<i>Peltigera canina</i>	21	-	-		0,140		-	Smyth, 1934
<i>P. polydactyla</i>	25	-	0,890		0,610		0,69	Harley a. Smith, 1956
<i>Lasallia pustulata</i>	-	1,57	0,447		0,363		0,87	Jumelle, 1892
То же	28	1,84	-		0,410		-	Stocker, 1927
То же	18	-	-		0,130		-	Lange, 1953

линейный характер. Позже это подтвердили исследования О. Штокера (*Stocker, 1927*) и Дж. Фреймаута (*Fraymouth, 1928*). При увеличении содержания воды дыхание усиливалось, но при насыщении падало, как полагал О. Штокер, вследствие образования водной пленки на поверхности лишайника, набухания гифов и затруднения из-за этого диффузии газов. В более поздних работах (*Smyth, 1934; Butin, 1954; Bliss, Hadley, 1964*) данные о небольшом ослаблении дыхания при полном насыщении не подтвердились. Эти расхождения можно объяснить тем, что разные лишайники имеют различный оптимум содержания воды для осуществления процессов дыхания и фотосинтеза, величина оптимального содержания воды зависит, в частности, от строения и толщины слоевища (*Ried, 1960 b, c*).

Интенсивность дыхания лишайников быстро падает при уменьшении содержания воды, начиная уже с 80 % от максимального насыщения (*Ried, 1960 a, b*). Однако даже в воздушно-сухом лишайнике наблюдается заметное дыхание (*Stocker, 1927; Smyth, 1934*). У лишайника *Teloschistes flavicans* (*Sw.*) *Horm.* дыхание отмечалось даже при содержании воды в талломе 0,4 % (*Cuthbert, 1934*).

Дыхание у лишайников обнаруживается при очень низких температурах. Жумелль (*Jumelle, 1892*, цит. по: Вайнштейн, 1972) отмечал у *Anaptychia ciliaris* *Körb.* дыхание при -10°C, а у некоторых арктических лишайников дыхание наблюдалось при -12°C (*Atanasiu, 1969*). Даже после кратковременного погружения в жидкий азот дыхание *Cladonia rangiferina* не снижалось (*Siegel, Daly, 1968*).

Интересные данные приводят Дж. Фаррар и Д. Смит (*Farrar, Smith, 1976*), проводившие исследования лишайника *Hypogymnia physodes*. При погружении в воду воздушно-сухого таллома *Hypogymnia physodes* авторы отмечают 4 основных признака фазы увлажнения: 1) мгновенное и значительное выделение газа, так называемый «взрыв увлажнения»; 2) в течение 1–2 ч наблюдается усиленное дыхание, «дыхание ренасыщения», которое, в отличие от основного дыхания, чувствительно к цианиду; 3) в течение короткого периода (1–2 мин.) происходит быстрая потеря органических и неорганических растворимых веществ из слоевища; 4) происходит очень быстрое восстановление метаболических процессов, включая фотосинтез и поглощение питательных веществ. Авторы считают, что это связано с тем, что многим лишайникам необходимо периодическое высыхание.

А. Рид (*Ried, 1960 b*) продемонстрировал явное увеличение интенсивности дыхания после повторного насыщения таллома водой у многих видов лишайников. Он также пока-

зал очевидную корреляцию между уровнем дыхательного взрыва и соответствующей экологической средой обитания лишайников. «Дыхательный взрыв» был больше зафиксирован на лишайниках со среднеувлажненных мест обитания (Smith, Molesworth, 1973; Farrar, Smith, 1976). Д. Смит и С. Мольсворт (Smith, Molesworth, 1973) отмечают три стадии для *Peltigera polydactyla*: первые минуты характерны большим и быстрым выходом CO_2 . Это сопровождается усилением дыхания ренасыщения («взрыв дыхания» по Ried, 1960 a). Авторы сообщают, что эта фаза первоначально представляет собой пятикратное возбуждение дыхания, которое снижается постепенно в течение 10 часов. Различные виды лишайников имеют разные скорости дыхания ренасыщения, которые делятся в течение различных отрезков времени. У *Chondropsis*, так же, как и у *Peltigera polydactyla*, пик дыхания ренасыщения наблюдается на 3-й минуте, тогда как основное дыхание восстанавливается через 40 минут (Rogers, 1971). Виды *Umbilicaria*, подобно *Hypogymnia physodes*, завершают фазу перенасыщенности на 40-й минуте (Farrar, Smith, 1976; Larson, 1979). Усиление дыхания может длиться до 2 часов в *Xanthoria* (Smith, Molesworth, 1973), 3 часа у *Cladonia stellaris* и *C. evansii* (Lechowicz, 1978) и 5 часов – *Cetraria cucullata* (Lechowicz, 1981).

Дыхание ренасыщения было замечено неоднократно в *Peltigera polydactyla*, когда экспериментальный материал собирался в декабре, феврале и во время таяния снега в апреле и впоследствии подвергался высушиванию при хранении. Однако в экспериментальном материале, собранном в мае после долгого сухого периода, пик дыхания ренасыщения полностью отсутствовал (Coxson, Brown, Kershaw, 1983 a). Поглощение кислорода просто повысилось до $0,5 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ в первые 5 минут и оставалось постоянным в течение 1 часа. Однако к июню материал собирался исследователями после двухнедельного периода дождей, и было отмечено восстановление дыхания ренасыщения (Coxson et al., 1983 a). Авторы также изучали зависимость дыхания ренасыщения от времени насыщения водой и скорости высушивания. Увеличение периода полного насыщения таллома с 3-х часов до 3-х дней, вместе с последующим быстрым высушиванием, увеличивает интенсивность дыхания ренасыщения от $0,88$ до $2,43 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$. Насыщение в течение трех дней, сопровождаемое промежуточной пятичасовой сушкой по частоте дыхания, было эквивалентно короткому трехчасовому увлажнению вместе с быстрым высушиванием. Авторы считают, что период увлажнения более важен для лишайников, чем скорость высыхания. Быстрая скорость

высыхания приводит к увеличению частоты дыхания ренасыщения, что было продемонстрировано на мхе *Tortula ruralis* (Krochko, Winner, Bewley, 1979).

У исследованных лишайников дыхание сохраняется при таких высоких температурах, при которых фотосинтез ослабляется и даже ингибируется. Так, у *Evernia prunastri* после выдерживания в течение 5 часов при 60°C отмечалось дыхание (Jumelle, 1892, цит. по: Вайнштейн, 1972). Следует также отметить, что теплоустойчивость лишайников зависит от видовой специфики и тесно связана с содержанием воды (Lange, 1953).

Фотосинтез в эколого-физиологических исследованиях является важным критерием жизнедеятельности организма как процесс, интегрирующий и определяющий другие метаболические функции.

Согласно классическим теориям лишайникового симбиоза, гриб снабжается органическими веществами, синтезируемыми водорослью, и в этом случае лишайник ведет себя в целом как автотрофный организм. Все авторы, исследовавшие фотосинтез лишайников, пришли к выводу, что в благоприятных экологических условиях он вполне может обеспечить увеличение количества органического вещества таллома, и вопрос заключается в том, достаточно ли оно, чтобы объяснить годовой прирост (Вайнштейн, 1973).

О. Штокер (Stocker, 1927), рассчитав продуктивность ассимиляции у лишайников, нашел, что, хотя «лишайниковый симбиоз обладает поразительной мощностью», продуктивность его на единицу поверхности намного ниже, чем у высших растений. Так, отношение продуктивной ассимиляции у лишайника *Umbilicaria* к соответствующей величине у картофеля составляло 1:16 (при 20°C). По его расчетам, годовая прибыль ассимиляции у этого лишайника достигала 100 мг углеводов на 100 см² поверхности. Сходные результаты были получены разными авторами и для других лишайников (табл. 1.2).

У лишайников отмечаются сезонные колебания интенсивности фотосинтеза. Как показал М. Штольфельт (*Stålfelt*, 1936), отношение кажущейся ассимиляции к дыханию повышается при пониженных температурах, что характерно также для мхов и водорослей в отличие от высших растений. Продуктивность фотосинтеза, измеренная М. Штольфельтом (опыты проводились в Швеции) при оптимальных температурах и освещении, оказалась зимой выше, чем летом. Это можно объяснить большим подавлением дыхания при пониженных температурах. Кроме того, И. Вильгельмсен в Дании наблюдал у ряда лишайников увеличение содержания хлорофилла в зимний период (*Wilhelmsen*, 1959).

Интенсивность фотосинтеза лишайников

Вид	Влаж., % на сухой вес	Освещ., люкс	t, °C	Конц. CO ₂ , %	Поглощение CO ₂			Литература
					мг/г сухого веса в час	мг/г сырого веса в час	мг/100 см ² пов-ти в час	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Aspicilia lacustris</i>	опт.	4-5000	14	атм.	-	-	0,54	Ried, 1960 b
<i>Biatora lucida</i>	98	10000	15	0,6	0,65	-	-	Butin, 1954
<i>Cetraria islandica</i>	опт.	17200	15-20	-	0,38	-	-	Bliss a. Hadley, 1964
То же	-	12000	15	-	0,72	-	-	Stålfelt, 1939
<i>Cladonia alpestris</i>	40	9000	18	0,3-1,0	0,65	-	-	Барашкова, 1970
<i>Cl. rangiferina</i>	40	9000	18	0,3-1,0	0,85	-	-	То же
<i>Coniocybe furfuracea</i>	100	10000	15	0,6	0,70	-	-	Butin, 1954
<i>Dermatocarpon aquaticum</i>	нас.	4000	13-14	атм.	-	-	1,14	Ried, 1960 b

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Evernia prunastri	53	10000	15,5	0,68	0,58	-	-	Butin, 1954
Hypogymnia physodes	150	8400	25	-	0,33	-	-	Ensgreiber, 1954
Lasallia pustulata	онт.	10000	17	атм.	-	-	2,82	Ried, 1960 b
Lobaria pulmonaria	-	15000	15	атм.	-	-	2,82	Atanasiu, 1969
Nephroma arcticum	150	17000	15	атм.	0,58	-	-	Kallio et al., 1971
Peltigera canina	онт.	10000	15-17	атм.	-	-	3,34	Ried, 1960 b
P. polydactyla	75	22000	-	0,6	-	2,82	-	Smyth, 1934
Pseudevernia furfuracea	75	10000	15,5	0,68	0,71	-	-	Butin, 1954
Usnea ceratina	-	34200	-1	атм.	-	4,2	-	Atanasiu, 1969
Verrucaria elaeomelaena	онт.	4000	14	атм.	-	-	0,96	Ried, 1960 b

Т. Н. Годнев с сотрудниками (1966, 1968) отмечает, что лишайники по интенсивности биосинтеза пигментов при отрицательных температурах в несколько раз превосходят все другие растения. С возрастом интенсивность фотосинтеза снижается (*Ellee*, 1939; *Ried*, 1960 b; Нифонтова, 1968; *Lechowicz*, 1983; *Kershaw*, 1985). Это можно объяснить отчасти возрастными изменениями протоплазмы, отчасти уменьшением прозрачности коры (*Ertl*, 1951).

Считалось, что освещенность лишайниковых водорослей весьма скудна, так как они расположены под плотным слоем гиф гриба (*Ellee*, 1939). Однако более точные измерения показали (*Ertl*, 1951), что ослабление света при прохождении через коровой слой хотя и сильнее, чем при прохождении через эпидермис листьев (эпидермис пропускает 90 %, неокрашенная кора лишайников – 70 %, а окрашенная – 50 % падающего света), но ненамного; таким образом, относительное обеспечение светом хлоропластов лишайниковых водорослей сравнимо с освещением хлоропластов высших растений. С другой стороны, меньшее пропускание света окрашенной корой – это своего рода защита водорослей от губительного прямого солнечного света. Там, где много солнечного света, окраска лишайников гораздо ярче, и некоторые авторы считают, что так называемые «лишайниковые кислоты» (атранорин, париетин и др.) способствуют эффективному использованию света низкой интенсивности и играют защитную роль (*Rao, Le Blanc*, 1965; *Hill, Woolhouse*, 1966, цит. по: Вайнштейн, 1973).

Как и для других зеленых растений, для лишайников характерна обычная световая кривая фотосинтеза (*Smyth*, 1934; *Stålfelt*, 1939; *Butin*, 1954). При оптимальной температуре максимальный фотосинтез наблюдается при освещенности от 4000 до 23 000 люкс. Компенсационные пункты у лишайников колеблются в пределах от 150 до 2500 люкс, причем более высокие величины отмечаются у светолюбивых форм (*Stocker*, 1927; *Smyth*, 1934; *Stålfelt*, 1939 б; *Bliss, Hadley*, 1964).

Интенсивность фотосинтеза зависит от многих внешних факторов окружающей среды, а также от внутреннего состояния организма. Важнейшими внешними факторами, влияющими на фотосинтез, являются содержание воды в талломе, интенсивность освещения, температура и длительность светового дня.

Многие исследователи лишайников регистрировали разную скорость фотосинтеза в молодых и старых участках таллома (*Kärenlampi, Tammisola, Hurme*, 1975; *Kallio, Kärenlampi*, 1975; *Kershaw*, 1977 b; *Nash, Moser, Link*, 1980). Например, у *Peltigera polydactyla* максимальная скорость фотосинтеза в

молодых частях таллома была $4,2 \text{ мг CO}_2/\text{г}^{-1}\text{ч}^{-1}$ против $2,6 \text{ мг CO}_2/\text{г}^{-1}\text{ч}^{-1}$ – в старых участках таллома (Kershaw, 1977 b).

Уже в 1927 году О. Штокер (Stocker, 1927) отметил, что интенсивность фотосинтеза *Lasallia* (= *Umbilicaria*) *pustulata* и *Lobaria pulmonaria* была высокой при оптимальных уровнях содержания воды в талломе, и снижалась при более низких уровнях оводненности таллома. А. Рид (Ried, 1960 a, b) подчеркнул, что результаты, полученные О. Штокером (1927), отразили высокую способность к газообмену водонасыщенным талломом.

О. Ланге и Дж. Тенхунен (Lange, Tenhunen, 1981) провели очень интересный эксперимент, используя лишайник *Ramalina maciformis*. Фрагменты таллома были подвергнуты изменению окружающих концентраций углекислого газа, далее учитывали время фотосинтеза при подсыхании таллома. При естественной окружающей концентрации CO_2 (320 – 360 ppm) отмечалось снижение интенсивности фотосинтеза при оптимальном содержании воды в талломе. При более низких уровнях CO_2 это снижение скорости еще более усиливалось. С увеличением концентрации углекислоты снижение интенсивности фотосинтеза в насыщенном талломе приостанавливалось, а начиная с концентрации 1600 ppm понижение скорости полностью прекращалось. Эти данные говорят, что внутреннее сопротивление *Ramalina maciformis* весьма высоко, так как полный фотосинтетический потенциал не был достигнут при оптимальном содержании воды. В атмосфере, богатой углекислым газом (концентрация 1600 ppm), оптимальные скорости фотосинтеза были намного выше, чем при нормальных естественных концентрациях CO_2 . Д. Коксон с сотрудниками (Coxson et al., 1983) также приводят аналогичные данные с другими видами лишайников и считают, что некоторые лишайники для экономии воды в талломе снижают свою фотосинтетическую активность.

Наличие массивной параплектенхимы в верхней коре лишайникового таллома служит для защиты клеток водорослей от слишком быстрого и чрезмерного высыхания, от разрушительной и интенсивной солнечной радиации (Kershaw, MacFarlane, 1980; Kershaw, 1985), а также создает высокую внутреннюю устойчивость диффузии углекислого газа. Также развитие густого слоя сердцевины и ризин на нижней коре слоевища, при увеличении количества проведенной воды в таллом, одинаково ограничивает диффузию CO_2 . И. Хейл (Hale, 1981) и Т. Грин с сотрудниками (Green, Snelgar, Brown, 1981) подчеркнули, что такие анатомические особенности, как мощная сердцевина и плотный слой ризин, ограничивающих доступ углекислого газа, могут дополняться

такими образованиями, как цифеллы, псевдоцифеллы и эпикортекс. Таким образом, становится очевидной роль морфологических особенностей лишайников в экономии воды (Larson, Kershaw, 1976; Larson, 1979, 1980; Kershaw, 1985).

Для многих лишайников умеренной зоны температурный оптимум фотосинтеза колеблется от 10 до 24°C и обычно зимой сдвигается в сторону более низких температур (Вайнштейн, 1973). В. Штольфельт (1960) в своем обзоре указывает температурный минимум фотосинтеза лишайников -1°C. В большинстве более поздних работ он определяется между -7 и -13°C. В отдельных работах (Нифонтова, 1968 б; Atanasiu, 1969, 1971; Kappen, Schroeter, Sneidegger, Sommerkorn, Hestmark, 1996) поглощение углекислоты было отмечено от -9 до -25°C. П. Кальо и С. Хейноннен (Kallio, Heinonnen, 1971) исследовали фотосинтез лишайников субарктической зоны при различных температурах и действие замораживания при -25... -30°C. В большинстве случаев положительная ассимиляция сохранялась между -5 и -10°C. Д. Ларсон (Larson, 1978) изучал особенности фотосинтеза и дыхания лишайника *Alectoria ochroleuca* после длительного хранения при низких температурах. Автор в течение 3,5 лет выдерживал воздушно-сухие образцы *A. ochroleuca* при -60°C. Он отмечал, что длительное хранение при низких температурах незначительно нарушает тип реакции основных физиологических процессов лишайников на температуру, световой и водный режимы инкубирования. Наиболее существенные различия в интенсивности физиологических процессов опытных и контрольных растений Ларсон нашел при -21°C. Что же позволяет лишайникам ассимилировать CO₂ при столь низких температурах? У высших растений в этих условиях происходит превращение воды в лед, что приводит к обезвоживанию и механическому повреждению клетки. У лишайников же вода сосредоточена главным образом в капиллярах между гифами, и для газообмена образование льда в них не столь важно. Кроме того, уже при относительно слабом освещении поверхность большинства лишайников быстро высыхает, не остается слоя свободной воды, и в водорослевом слое не могут образоваться кристаллы льда. Также имеются данные о том, что температура слоевищ лишайников значительно превышает температуру почвы и окружающего воздуха, что имеет большое значение для Арктики, Субарктики и Антарктики (Lange, 1969; Kershaw, 1985). В результате более высокой температуры тела лишайников в дневные часы (на 10°C и более) по сравнению с температурой окружающего воздуха создаются благоприятные условия для осуществления ими фотосинтеза, а также для фиксации атмосферного

азота цианобактериями у видов, в состав которых они входят (Kershaw, 1985). Лишайники пробуждаются из состояния криптобиоза в утренние часы и в набухшем состоянии под солнечными лучами развивают активность на короткое время до высыхания, так как солнце, нагревая набухший лишайник, дает ему возможность быть активным и в то же время постепенно и быстро высушивает его слоевище (Lange, 1969). Возможно также, что большую роль играет особое строение протопласта лишайниковых водорослей, в частности отсутствие у них вакуолей (Iljin, 1930; Вайнштейн, 1973).

Повышение температуры от 10 до 35°C ведет к усилению фотосинтеза. Однако длительное воздействие сверхоптимальных температур (30–36°C) вызывает торможение фотосинтеза и гибель лишайника (Stålfelt, 1939; Lange, 1965). Лишайники можно отнести к организмам, наиболее чувствительным к высокой температуре (Рабинович, 1959; Шапиро, 1991). Сухие же лишайники, напротив, проявляют удивительно высокую устойчивость к нагреву (Lange, 1953, 1983; Нифонтова, 1967; Шапиро, 1991). К. Кершоу и М. Смит (Kershaw, Smith, 1978) в своих исследованиях *Stereocaulon paschale* показали, что слоевища лишайников, даже будучи в воздушно-сухом состоянии, значительно снижают ассимиляционную активность при высоких и низких температурах. Это обстоятельство признается весьма важным, ибо устойчивость лишайников в сухом состоянии к термическим условиям среды может свидетельствовать о том, что в общей экологии лишайников центральное место могут занять высокие и низкие температуры, а реакции процессов ассимиляции на другие факторы среды могут иметь лишь подчиненное значение.

У лишайников отсутствуют устьица, и поэтому при низких концентрациях CO₂ наблюдается почти линейная зависимость интенсивности фотосинтеза от содержания углекислоты, а при высоких концентрациях проявляется лимитирующее действие света. Е. Смит (Smyth, 1934) на основании своего исследования пришла к выводу, что в природе интенсивность фотосинтеза может ограничиваться поступлением углекислоты в такой же степени, как и содержанием воды.

Т. Грин и В. Снелгар (Green, Snelgar, 1981), изучая взаимосвязь между скоростью видимого фотосинтеза и концентрацией углекислоты у лишайников *Sticta latifrons*, *S. ramulosa*, *Peltigera dolichorhiza* и *Pseudocyphellaria billardierii*, отмечают, что насыщение фотосинтеза наступало при концентрации CO₂, равной 400 мкл/л. Более подробно авторы исследовали зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации углекислоты в условиях различной оводненности *Sticta*

latifrons. Показано, что при высокой оводненности линейная зависимость сохраняется при более высоких концентрациях углекислоты, при этом фотосинтез у лишайников не достигал максимума даже при концентрации CO_2 , равной 1000 мкл/л. Отмечается также, что полученные данные противоречат более ранним, согласно которым фотосинтез у лишайников достигает максимума при концентрации CO_2 200 мкл/л и практически не зависит от оводненности таллома.

Фотосинтез тесно связан с содержанием воды в талломе (Lange et al. 1993; Green, Lange, 1994; Lange et al. 1995), хотя для достижения максимума фотосинтетической активности требуется несколько меньшее содержание воды, чем для дыхания. По данным (Jumelle, 1892, цит. по: Вайнштейн, 1972; Stocker, 1927; Fraymouth, 1928; Stålfelt, 1939; Kershaw, Smith, 1978), оптимум фотосинтеза находится при содержании воды в слоевище ниже насыщения, другие же (Smyth, 1934; Butin, 1954; Ensgraber, 1954; Bliss, Hadley, 1964; Link, Nash, 1984) наблюдали подъем ассимиляции вплоть до максимального насыщения. Эти расхождения в результатах были проанализированы А. Ридом (Ried, 1953, 1960 b), показавшим четкую взаимосвязь между анатомией слоевища и оптимумом влажности для фотосинтеза: чем толще и плотнее слоевище, тем ниже оптимальное содержание воды – от 65 % (*Lasallia pustulata*) до 90 % (*Peltigera canina*) от полного насыщения.

Частое увлажнение и высушивание, которым в природе постоянно подвергаются лишайники, является для них, быть может, гораздо более существенным фактором, чем длительность высушивания. Исследования (Lange, 1953; Ensgraber, 1954; Ried, 1960 a) показывают, что у лишайников, увлажненных после кратковременного высушивания, наблюдается усиленное дыхание. Наряду с этим происходит сильное торможение фотосинтеза, которое может длиться до нескольких дней.

В вопросе о значении для фотосинтеза лишайников водяных паров мнения исследователей расходятся. По данным (Butin, 1954; Lange, 1969; Lange et al. 1991; Lange et al. 1994), многие лишайники способны восстанавливать активную жизнедеятельность, поглощая водяные пары из воздуха при высокой влажности атмосферы, причем фотосинтез их достигает 90 % от максимально возможного при смачивании капельножидкой водой. Другие же (Stocker, 1927; Игумнова, Шамурин, 1965), напротив, считают, что поглощение водяных паров из воздуха в сухой период не может иметь большого значения для лишайников, так как не способно обеспечить устойчивый положительный баланс фотосинтеза.

У лишайников темновая фиксация углекислоты состав-

ляет от 3–5 % до 10% (Bednar, Smith, 1966; Нифонтова, 1968 б), а по некоторым данным и до 50–100 % (Барашкова, 1970) от световой. По мнению М. Г. Нифонтовой и А. П. Мокроносова (1968), лишайники в темноте фиксируют CO_2 главным образом путем карбоксилирования фосфоэнолпирувата; этот процесс продолжается и в дневное время, хотя и осложняется фотосинтетическим метаболизмом.

Способность лишайников с сине-зеленым фотобионтом фиксировать азот впервые продемонстрировали Г. Бонд и Г. Скотт (Bond, Scott, 1955). Таблица 1.3, в которой собраны данные о скорости усвоения азота у нескольких видов лишайников, дает представление об активности нитрогеназного комплекса у этих организмов. Однако следует иметь в виду различия в условиях эксперимента и в методике исследований. Косвенный метод по восстановлению ацетилена менее точен, чем использование $^{15}\text{N}_2$. Показано непостоянство отношения восстановленного ацетилена к фиксированному азоту: оно колеблется у разных лишайников от 4 до 22 мкг (Millbank, 1981; Horstmann, Denison, Silvester, 1982).

Скорость азотфиксации у лишайников зависит от влияния внешних факторов. Больше всего она лимитируется влажностью таллома: у *Stereocaulon paschale* (Huss-Danell, 1977; Crittenden, Kershaw, 1978, 1979) и у двух видов рода *Peltigera* (MacFarlane, Kershaw, 1977; Englund, 1978) фиксация азота начиналась только тогда, когда влажность достигала примерно 100 % от сухого веса слоевища. Оптимальным для *Peltigera apthosa* было насыщение 500 – 600 %.

К температуре ферментный комплекс не так чувствителен: лишайники могут фиксировать азот при 5 – 10°C, а иногда и при 1°C (Maikawa, Kershaw, 1975; Kelly, Becker, 1975), однако оптимум температуры для большинства видов лежит между 20 и 30°C. После 40°C азотфиксация, как правило, прекращается. Показано, что выносливость к высоким и низким температурам коррелирует с экологической приуроченностью той или иной популяции лишайников. Об этом свидетельствует опыт, проведенный J. D. MacFarlane и K. A. Kershaw (1978) на двух разновидностях рода *Peltigera*. Образцы *P. praetextata* (Floerke in Somm) Hue, росшей в лесу, и *P. rufescens* (Weis.) Mudd. с открытого местообитания инкубировали от 1 до 40 дней при температуре 25; 35 и 40°C. Оказалось, что длительное хранение при высокой температуре гораздо сильнее понизило нитрогеназную активность у лесного лишайника, чем у *var. rufescens*, который часто нагревается летом полуденными лучами солнца. Фиксация азота из атмосферы происходит у лишайников в основном на свету, когда накапливается необходимая для нитрогеназы энергия и фотосинтетические

Активность нитрогеназы у разных видов лишайников

Вид	Место сбора	Активность нитрогеназы, $\text{кмоль } \text{C}_2\text{H}_4/\text{г сухой массы} \cdot \text{час}$	Литература
<i>Peltigera canina</i>	Канада	2370	Kershaw, 1974
То же	-//- субаркт. зона	973	Maikawa, Kershaw, 1975
То же	-//- субаркт. зона	1326	То же
<i>P. evansiana</i>	-//-	2960	Kershaw, 1974
<i>P. polydactyla</i>	-//-	1480	То же
<i>P. praetextata</i>	-//-	2310	То же
<i>Stereosaulon paschale</i>	Швеция	88-112	Huss-Danell, 1977 а
То же	-//- открытая зона	116	То же, 1978
То же	-//- из-под снега	15	То же
То же	Канада	900	Crittenden, Kershaw, 1978
То же	-//-	0-1000	То же, 1979
<i>Sticta, Pseudocyphellaria</i>	Новая Зеландия	12-3120	Green et al., 1980
мкг N/г сухой массы \cdot час $^{-1}$			
<i>Lobaria pulmonaria</i>	Великобритания	1,05-2,45	Millbank, 1981
<i>Peltigera aphthosa</i>	Финляндия	8,7-21,5	Kallio et al., 1976
<i>P. membranacea</i>	Великобритания	3,25-23,06	Millbank, 1981
<i>P. polydactyla</i>	-//-	4,63-13,08	То же

продукты для связывания аммония. Однако часто азотфиксация продолжается после наступления темноты, что говорит об экономном расходовании накопленных на свету углеводов и энергии (Kershaw et al., 1977; Huss-Danell, 1979). Возможно также, что источником энергии и субстратов в темноте является процесс дыхания (Шапиро, 1990). Таким образом, процесс усвоения атмосферного азота у лишайниковых цианобионтов регулируется теми же факторами, что и у других симбиотических азотфиксаторов. В то же время способность лишайников переносить длительные стрессовые периоды обусловила большую приспособленность лишайниковой нитрогеназы к неблагоприятным условиям. Лишайниковые цианобионты, в отличие от других азотфиксаторов, часто продолжают усваивать азот в темноте, экономно расходуя энергию, которая запасается в процессе фотосинтеза и дыхания (Шапиро, 1990). Лишайники приспособились к рециклизации водорода, который выделяется при работе нитрогеназы и который у других азотфиксаторов приводит к бесполезной трате АТФ. В связи с длительными периодами криптобиоза, которые лишайники переживают в природе, их нитрогеназный комплекс приобрел репарационные свойства, т.е. способность восстанавливать активность после длительных воздействий высушивания, высоких и низких температур (Шапиро, 1990). Наконец, донорно-акцепторные отношения между партнерами лишайникового симбиоза обуславливают регуляторную функцию гриба, так как постоянный отток аммония из фотобионта стимулирует активность нитрогеназы.

Ежегодно растения уносят из почвы большие количества азота, синтезируя из него свои белки и нуклеиновые кислоты. Отмечается, что много азота вымывается из почвы осадками или уходит в атмосферу. Так, общие потери азота из удобряемой злаковой системы составили 1,8 т на км² в год (Long, Hall, 1987).

Главное решение проблемы дефицита доступного азота ученые видят в увеличении эффективности и масштабов усвоения азота атмосферы с помощью микроорганизмов-азотфиксаторов.

В лесных и тундровых почвах количество доступного азота гораздо меньше, чем на с/х полях. Например, фактическое содержание минерального азота в березовом лесу составило 18 – 19 кг на га (Glavac, Koenies, 1980).

Особенно низко содержание минерального азота и лимитирована его доступность для растений в холодных почвах тундр, тайги и высокогорных пустынь, где лишайники составляют весомую часть растительного покрова. Отсюда

понятно, как велико значение того вклада, который могут внести лишайники в азотный баланс этих экосистем (Шапи-ро, 1990).

Показано, что во время дождей из таллома лишайников вымывается часть азота. Дж. Миллбанк (*Millbank*, 1982) проводил опыты на *Peltigera membranacea*, *P. polydactylon* и *Lobaria pulmonaria* в контролируемых лабораторных условиях с использованием $^{15}\text{N}_2$. Талломы трижды смачивали дистиллированной водой, которую затем собирали и анализировали на общий и аммонийный азот. Оказалось, что элюаты содержали главным образом недавно фиксированный азот. Поскольку синтез и распад азотистых органических соединений у лишайников происходит медленно, то конституционные азотистые соединения не вымываются из таллома. В то же время создается некоторый запас только что фиксированного азота, который может вымываться при внезапном смачивании сильным дождем. Дж. Фаррар и Д. Смит (*Farrar, Smith*, 1976) в созданной ими теории «физиологической буферности» объяснили это явление тем, что мембраны сухих клеток лишайникового таллома в первые минуты ре-увлажнения не успевают восстановить свойство полупроницаемости, а поэтому низкомолекулярные азотистые соединения так же, как и растворимые углеводы, легко вытекают наружу. Однако после полного смачивания мембран вымывание прекращается. Весной, осенью и зимой, когда лишайники постоянно находятся во влажном состоянии, таких потерь не должно быть.

Однако наблюдения, проведенные в природе (*Critenden*, 1981), показали, что вымывание азотистых соединений из лишайников происходит не только в первые моменты после смачивания. Кустики азотфиксирующего *Stereocaulon paschale* и не фиксирующей азот *Cladina stellaris* помещали в виде однослойной подушки на врытую в почву воронку. Измеряли количество аммонийного и органического азота в дождевой воде до опыта и после его прохождения сквозь лишайниковую подушку. Оба лишайника во время дождя поглощали аммонийный азот, а в почву вымывался органический азот. При этом, вопреки теории «ре-увлажнения», концентрации органического азота в первых порциях смыва со *Stereocaulon* иногда были намного ниже, чем в более поздних порциях. Самое большое вымывание органического азота происходило при возобновлении дождя после сравнительно долгого периода, в течение которого лишайники оставались влажными. В эти периоды, благоприятные для азотфиксации, по-видимому, накапливался пул азота, способного к вымыванию.

П. Криттенден (*Crittenden*, 1981) склонен считать вымывание азотистых соединений из лишайников нормальным явлением, а не результатом структурных повреждений. Наблюдения в течение 49 суток позволили этому ученому подсчитать, что из *Stereocaulon paschale* вымывается в почву до 150 мг азота на м², или 1,5 кг/га в год. Конечно, это лишь в небольшой степени покрывает потребности в азоте в тех экосистемах, где обитает этот лишайник. Например, субарктическому болоту необходимо 6,7 кг азота на га, а субальпийскому березовому лесу – 81 кг/га в год.

В таблице 1.4 приведены данные о вкладе лишайников в азотный баланс почвы разных экосистем. При этом авторы принимали во внимание скорость и продолжительность азотфиксации у данного вида и его биомассу. Р. Норби и Л. Сигал (*Norby, Sigal*, 1989) рассмотрели роль азотфиксирующих лишайников в связи с постоянно растущей концентрацией CO₂ в атмосфере. Они экспериментально установили, что повышение содержания углекислого газа в воздухе с 374 до 700 мкл/л почти удваивало активность нитрогеназы у *Lobaria pulmonaria*. Увеличение количества CO₂ в атмосфере, по мнению авторов, неминуемо будет усиливать фотосинтез и ускорять рост деревьев, а это, в свою очередь, повлечет истощение органических запасов питательных веществ в лесных почвах. В этой связи активизация фиксации атмосферного азота у эпифитных лишайников может явиться важной и полезной частью общей реакции лесной экосистемы на рост концентрации углекислоты.

Глобальное потепление климата привлекает пристальное внимание ученых всего мира. Высказываются большие сомнения в том, действительно ли увеличение количества углекислого газа как «парникового» газа приведет к усилению фотосинтезирующей деятельности лесов, поскольку при повышении температуры гораздо быстрее усиливается дыхание растений, а не фотосинтез (Хаутон, Вудвелл, 1989, цит. по: Шапиро, 1990). Тем не менее факт усиления азотфиксации у лишайников под влиянием CO₂ представляет большой интерес.

Сделанный анализ литературных источников показывает, что многие вопросы физиологии лишайников (как целого организма, так и каждого из симбионтов по отдельности) остаются еще слабо изученными. Имеющиеся данные в большей степени носят противоречивый характер. Это объясняется изучением различных видов, относящихся к разным жизненным формам, экологическим группам при разнообразных условиях их обитания, с применением разных методов исследования и др. Вероятно, одним из путей решения

Вклад лишайников в азотный баланс почвы

Вид	Кол-во N, кг/га в год	Район исследования	Литература
<i>Peltigera aphthosa</i> , <i>P. canina</i>	6,2	Ледниковая морена, Исландия	Crittenden, 1975
<i>Lobaria oregana</i>	2,2-11,2	Пихтовый лес, США	Denison, 1973
Лишайники-эпифиты	1,5-8,0	Влаж. горный лес, Колумбия	Forman, 1975
<i>Peltigera aphthosa</i>	1,7	Тундра, Сев. Финляндия	Kallio et al., 1976
<i>Stereocaulon paschale</i>	1,0	Хвойный лес, Швеция	Huss-Danell, 1977 а
<i>Nephroma arcticum</i> , <i>Peltigera aphthosa</i> , <i>Stereocaulon paschale</i>	0-3,8	Лапландия	Kallio, Kallio, 1978
<i>Lobaria oregana</i>	4,5	Лес, штат Орегон, США	Pike, 1978
<i>Usnea subfloridiana</i>	7,5	-//-	То же
<i>Hypogymnia</i> spp.	1,35	-//-	То же
<i>Alectoria sarmentosa</i>	0,3	-//-	То же
<i>Lobaria quercizans</i> , <i>L. pulmonaria</i>	0,8	Буковый лес, штат Сев. Каролина, США	Becker, 1980
<i>Peltigera membranacea</i> , <i>P. polydactylon</i> , <i>Lobaria pulmonaria</i>	2,4-5,8	Шотландия и Юж. Уэльс	Millbank, 1981
<i>Peltigera membranacea</i>	5,0	Юго-западная Шотландия	Millbank, Olsen, 1986

имеющихся проблем могло бы стать проведение разносторонних исследований экофизиологических параметров у достаточно большого набора лишайников в пределах ограниченной территории, где имеются четкие градиенты экологических факторов. Такими территориями, в части, по крайней мере, факторов влажности, температуры и освещенности являются, в первую очередь, горные районы, одним из которых является Северный Кавказ и в частности Кабардино-Балкарская Республика.

Исследования разнообразия лишайников Кавказа имеют достаточно давнюю историю. Начало изучения лишайнофлоры Северного Кавказа и Предкавказья нужно отнести к 1885 г., когда венгерский профессор Г. Лойка провел отдельные сборы в Кабардино-Балкарии и Северной Осетии (*Wainio*, 1899, цит. по: Криворотов, 1997). Гербарий лишайников хранится в Берлине, а в Санкт-Петербурге (БИН РАН) имеется некоторое количество обменного материала из этих сборов.

Научное изучение лишайнофлоры региона начинается с посещения Кавказа основателем лишайнологии в России А. А. Еленкиным. Результаты этих исследований изложены в его работах по лишайникам Кавказа (1901, 1904, 1905, цит. по: Криворотов, 1997).

Общий список лишайников, известных с территории Северо-Западного Кавказа и Предкавказья (по литературным данным, с начала 1920-го по 1980 г.), насчитывал 168 видов. В результате лишайнофлористических исследований, проведенных С. Б. Криворотовым (1995), выявлено 520 видов лишайников, принадлежащих к 142 родам.

Из соседних территорий в лишайнологическом плане обследованы высокогорья Большого Кавказа в пределах Азербайджана (Бархалов, 1968, 1973, 1983; Новрузов, 1978, 1979, 1983) и некоторые горные районы Чечено-Ингушетии (Закутнова, Мусина, 1986; Закутнова, 1989). Списки лишайников высокогорий Большого Кавказа в пределах Азербайджана и горных районов Чечни и Ингушетии соответственно насчитывают 290 и 215 видов.

Имеются сведения о сборе лишайников в Адыгее В. Отте (*Otte*, 2001), в Дагомысе (Гимельбрант, Кузнецова, 2002).

Планомерное изучение лишайнофлоры Центральной части Северного Кавказа (Кабардино-Балкарии) впервые проведено Т. Л. Слоновым (1990–2007). В результате лишайнофлористических исследований Т. Л. Слоновым приводится список, насчитывающий 295 видов лишайников, принадлежащих к 60 родам. Анализ результатов исследований показал, что из 295 выявленных лишайников 283 являются новыми для флоры КБР, 33 вида – новыми для территории Северного Кавказа

(Т. Слонов, 1999, 2007). Автором также выделено 9 географических элементов, где преобладает бореальный зональный элемент.

Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что лишенофлора КБР характеризуется относительным своеобразием и богатством. Более того, на территории республики имеются две крупные особо охраняемые природные территории – Кабардино-Балкарский высокогорный государственный заповедник и Государственный национальный парк «Приэльбрусье». Выбор мест для проведения экофизиологических наблюдений у лишайников не был случайным, – именно охраняемые природные горные территории характеризуются меньшей нарушенностью ландшафта и относительно малой нагрузкой антропогенных факторов.

Глава 2

МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВИЙ МЕСТ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Материал и методика исследований

Для написания этой работы были использованы материалы, собранные в маршрутных экспедициях и на стационарах из разных мест исследуемой территории в период с 1999-го по 2003 год в количестве 6500 образцов. Всего в работах использовано 77 видов (список и его анализ приводятся в главе 3).

Определение образцов проводилось по общепринятой методике на кафедре ботаники Кабардино-Балкарского государственного университета, в отделе лишенологии и бриологии БИН РАН (LE) и кафедре ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (LECB). Определенный материал инсерирован в гербарий КБГУ.

Использованы определители лишайников СССР и России 1–7 т. (1971–1998) и лишенологические работы ряда авторов (Poelt, 1973; Голубкова, 1981, 1983; Питеранс, 1982; Т. Слонов, 1990–2007; Шагапсоев, Криворотов, 1993, 1995; Криворотов, 1995, 1997).

Анализ жизненных форм проведен с использованием системы экобиоморф лишайников Н. С. Голубковой (1983). В основу географического анализа за основу была принята классификация географических элементов, построенная на зональном принципе (Трасс, 1970; Окснер, 1974; Голубкова, 1983).

Общее содержание воды в слоевищах лишайников определяли обычным гравиметрическим методом. Собранные пробы высушивали при температуре 105°C в течение 5 – 6 часов до абсолютно сухого состояния. Существуют два способа расчета состояния воды в талломах лишайников: на сухую и сырую массы. Оба они имеют свои преимущества и недостатки. Сырая масса лишайника резко меняется за тот или иной промежуток времени, например, в течение дня. В этом случае содержание воды в расчете на единицу массы может быть несколько заниженным. Однако, поскольку сухая масса таллома изменяется в результате фотосинтеза, дыхания и других

процессов, выражение оводненности в процентах от сухой массы также дает ошибки. Нами расчет содержания воды произведен на сырую массу.

Водопоглощающую и водоудерживающую способности талломов лишайников определяли путем взвешивания на аналитических весах ВЛР-200 через определенные промежутки времени в минутах (5 минут). Воздушно-сухие лишайники отделяли от отмерших частей растений, субстрата и после взвешивания помещали в закрытую влажную камеру (влажность 100 %, $t=20^{\circ}\text{C}$). При определении водопоглощающей способности дно камеры заливали водой, а по краям прикрепляли влажную фильтровальную бумагу для обеспечения полной насыщенности воздуха влагой. Талломы лишайников находились в камерах в подвешенном состоянии. При этом использовали подставки, сделанные из медной проволоки. Определение водоудерживающей способности проводили путем высушивания в лабораторных условиях в подвешенном состоянии. Влажность воздуха в лаборатории составляла 50–55 %, а температура – $19\text{--}21^{\circ}\text{C}$. Кроме того, о содержании сильно (жестко) и слабо структурированной фракции воды в слоевищах, а также водоудерживающей способности лишайников судили по результатам действия гипертонического раствора сахарозы (1,566 мольный раствор) с осмотическим потенциалом 34 атм (Гусев, 1968). С возрастом вододоотнимающей силы увеличивается количество отнятой и уменьшается количество оставшейся (или связанной) воды. Применяя гипертонический раствор, или же ряд возрастающих вододоотнимающих сил, можно найти соотношение разных фракций воды.

Дыхание лишайников определяли манометрическим методом в аппарате Варбурга при 20°C и выражали в мкл O_2 на 1 г сырой массы в час (Баславская, Трубецкова, 1964; Семихатова, Чулановская, 1965). Активность пентозофосфатного пути дыхания определяли по степени активности дегидрогеназы глюкозо-6-фосфата по методике, описанной в работах А. А. Абрарова и Н. С. Петинова (1964) и Г. М. Гриневой и В. А. Липасовой (1968). Повторность опытов 3–4-кратная.

Интенсивность фотосинтеза определяли по изменению содержания углерода в слоевищах лишайников (Вознесенский, Заленский, Семихатова, 1965). Полевой метод определения интенсивности фотосинтеза по изменению содержания углерода в пробах разработан Ф. З. Бородулиной с сотрудниками (1953, 1955). Для этого авторы использовали принцип мокрого сжигания органического вещества (метод И. В. Тюрина для определения органического углерода в почве). Вырезанные из таллома диски опускали в колбочки с

раствором бихромата калия и серной кислоты и для сжигания кипятили в этом растворе в течение 5 минут. Затем в раствор добавляли некоторое количество фосфорной кислоты и дифениламина в качестве индикатора. Титрование избытка бихромата калия, оставшегося в растворе, производили раствором соли Мора.

Температуру и влажность воздуха определяли психрометром аспирационным МВ-4М, а освещенность – люксметром.

Количественное определение хлорофилла учитывали по методике, описанной в практикуме по физиологии растений (Викторов, 1991), на концентрационном фотокалориметре КФК-2, при длине волны 670 нм и рабочей поверхности кювет 10,080. Подбор кювет проводили в предварительных опытах. Концентрацию хлорофилла рассчитывали по калибровочному графику.

Азотный обмен изучали, определяя общий и белковый азот микрометодом Кьельдаля, небелковый – по разности между общим и белковым азотом (Плешков, 1985).

Фракционный состав белка анализировали в средних пробах по методике А. И. Ермакова и др. (1952), основанной на различной растворимости белков в растворителях: со- лерастворимая, спирторастворимая, щелочерастворимая, воднорастворимая, неэкстрагируемая (остаток).

Для выделения суммарных белков (всех белковых веществ) использовали щелочные растворы по методике Лоури, описанной в работе Б. П. Плешкова (1985). Градуированной пипеткой брали 2 мл раствора белка, переносили в пробирку и добавляли 1 мл раствора реактива В (смесь растворов А – 2 %-ный раствор соды Na_2CO_3 в 0,1 н NaOH и Б – 0,5 %-ный раствор медного купороса $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ в 1 %-ном растворе сегнетовой соли $\text{KNaC}_4\text{H}_4\text{O}_6 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$). Содержимое пробирки перемешивали и оставляли при комнатной температуре на 10 минут. Затем в пробирку приливали 0,1 мл реактива Фолина. Через 30 минут желтая окраска реактива переходит в синюю. Интенсивность окраски определяли на фотокалориметре КФК-2 при красном светофильтре и длине волны 750 нм. Концентрацию белков рассчитывали по калибровочному графику (Плешков, 1985).

Определение аминокислотного состава белков проводили после кислотного (HCl) гидролиза белков. После удаления соляной кислоты аминокислоты разделяли хроматографией на бумаге и определяли количественно реакцией с нингидрином по методике, описанной в работе Б. П. Плешкова (1985).

В процессе исследований учитывали неоднородность

талломов лишайников в отношении осуществления дыхания, фотосинтеза и других физиологических процессов (Вайнштейн, 1972; Генкель, 1982; *Kershaw*, 1985). В силу вышеуказанных причин нами отбирались средние пробы талломов лишайников, с охватом молодых и средневозрастных участков таллома.

Повторность опытов – 3–5-кратная. Результаты опытов обрабатывали методом математической статистики (Зайцев, 1984). Ошибки средних величин не превышают 5 %. Достоверность различий между результатами серий опытов оценивали по критерию Стьюдента при доверительном уровне $P_1=95\%$.

2. 2. Характеристика условий мест проведения исследований

Кабардино-Балкарский высокогорный государственный заповедник, площадь которого составляет 82 649 га, организован в 1976 г. с целью изучения природных комплексов высокогорий Центрального Кавказа, редких, эндемичных видов растений и животных.

Кабардино-Балкарский высокогорный государственный заповедник расположен на юге Кабардино-Балкарской Республики и включает высокогорные части двух административных районов – Чегемского и Черекского. Территория КБВГЗ состоит из ряда изолированных участков, среди которых наиболее значительными являются Хазнидонский и Чегемо-Безенгийский. В целом, заповедник является частью горной системы Центрального Кавказа и почти целиком расположен на высоте от 1600 м над уровнем моря и выше, где значительная часть территории труднодоступна для человека в течение круглого года.

На территории заповедника, как и на всем Большом Кавказе, прослеживается система хребтов, вытянутых примерно параллельно друг другу в широтном направлении Бокового, северного склона Главного Кавказского и отчасти некоторых отрогов Скалистого хребтов. Главный Кавказский хребет сложен породами красноцветной толщи верхнего палеозоя с древними гранитами, гнейсами, кристаллическими сланцами и песчаниками нижней юры. Он несет рельеф типично альпийской формы: высокие зазубренные гребни, множество пиков, каров, ледников и снежников, на которых круглый год держится снежный покров.

Севернее Главного Кавказского хребта на расстоянии 3–11 км расположен Боковой (Передовой) хребет, не пред-

ставляющий единой цепи. Он расчленен ущельями на ряд массивов, материнскими породами которых являются граниты, гнейсы, кристаллические сланцы.

Восточная часть Бокового хребта носит название Суканского. Этот хребет имеет пологий северный склон и крутой южный (Панов, 1973).

Между Главным Кавказским и Боковым хребтами тянется узкая полоса, именуемая Центральной (или Южной, Штулу-Харезской) депрессией, с перепадом высот от 1500 до 3000 м над уровнем моря. В пределах депрессии преобладают мягкоочерченные, сильно сглаженные выветриванием формы рельефа, так как они сложены юрскими темно-серыми аспидными сланцами и песчаниками, относительно легко поддающимися разрушению и размыву.

Современное оледенение территории заповедника значительно. Соответственно, в этих условиях формируется специфический гляциальный климат, который, безусловно, оказывает определенное влияние на развитие растительного покрова.

Территория заповедника богата гидросетью, но изучена она слабо. Более детальные сведения по этому вопросу содержатся в исследованиях М. Ч. Залиханова (1971, 1981), В. Д. Панова (1971, 1973), С. Х. Шагапсоева (1983) и др.

Главными реками заповедника являются: Черек (Балкарский и Безенгийский) и Чегем, относящиеся к бассейну р. Терек. Краткая характеристика долин этих рек приводится по данным С. Х. Шагапсоева, М. Х. Кожокова, С. Б. Криворотова (2000).

Река Чегем. Река Чегем свое название получает после слияния двух рек – Башиль-Ауз-су и Гара-Ауз-су, на высоте 2030 м над уровнем моря. Протяженность реки Чегем – 102 км. Река Башиль-Ауз-су имеет долинный ледник Башиль, от которого и берет свое начало. Ширина долины в этом месте не превышает 0,5 км, но после принятия притоков – справа Балдошки, слева Джалык-су – дно долины сужается до 150 м.

Обычно считается, что река Гара-Ауз-су начинается с ледника Кулак, расположенного на высоте 2400 м над уровнем моря. Фактически река «получает» свое название после впадения в нее правых притоков, сперва реки Шаурту, вытекающей из одноименного ледника, а затем и реки Тютюргу, после чего долина р. Гара-Ауз-су расширяется до 1,5 км (Шагапсоев и др., 2000). Высота склонов, как правого, так и левого, около 20–30 м.

Более чем на 1 км р. Гара-Ауз-су течет в каньоне, на глубине до 25 м и шириной не более 5 м. За 0,5 км до впадения

в Башиль-Ауз-су долина расширяется. При слиянии рек Башиль-Ауз-су и Гара-Ауз-су начинается р. Чегем и долина имеет северо-восточное направление.

На востоке ущелья р. Чегем расположен бассейн р. Черек, которая образуется от слияния Черека-Безенгийского и Черека-Балкарского.

Река Черек-Безенгийский. Ущелье р. Черек-Безенгийский начинается с Главного Кавказского хребта с отрогов ледника Безенги. Склоны здесь сильно каменистые, отроговые, крутые. На расстоянии 5 км от горы Гестолá долину пересекает Боковой хребет с «пятитысячниками» Дыхтау и Коштантау. Первая вершина питает ледник Мижирги-чиран. С этого ледника берет начало р. Мижирги, которая является правым притоком р. Черека-Безенгийского. На водоразделе этих двух рек расположен высокогорный альпинистский лагерь «Безенги».

До впадения р. Думала Черек-Безенгийский протекает по ущелью шириной до 1,5 км. Река Думала – это второй приток, берет начало из Бокового хребта и течет по просторной долине до высоты расположения березовых лесов. Входя в узкий каньон шириной до 10 м, образует небольшой живописный водопад. С левой стороны в нее впадает р. Укю-су, берущая начало с небольшого одноименного ледника, после чего р. Думала заходит в узкий каньон, глубиной 250–300 м с отвесными стенами, после чего впадает в Черек-Безенгийский.

Река Черек-Балкарский. Образуется от слияния двух рек: Дыхсу и Карасу.

Первый приток начинается с одноименного ледника, второй – с ледников Агаштан и Штулу, расположенных на северном склоне Главного Кавказского хребта.

После впадения обеих рек в Центральную депрессию, Черек-Балкарский вступает в пределы Бокового хребта. В этом районе он принимает самый крупный левый приток – Тютюнсү, затем в пределах Северной депрессии правый приток – Рцывашки, начинающийся с ледника Гюльянц, расположенного в пределах Бокового хребта.

Из других рек стоит отметить Сукансу, берущую начало с ледника Сукан, на высоте 2400 м над уровнем моря, занимающего восточное положение в регионе.

Климат заповедника умеренно-континентальный, сравнительно холодный и влажный. На высоте 2000 м среднегодовое количество осадков в Безенги на Главном хребте составляет 610 мм, а на Боковом – 520 мм. При подъеме до 3200 м количество осадков возрастает соответственно до 1210 и 740 мм (табл. 2.1–2.3, рис. 1–2 в приложении). При

дальнейшем подъеме до 5000 м уровень осадков равномерно снижается до 500–600 мм.

Таблица 2.1

**Климатические данные мест исследования, КБВГЗ,
ст. Верхняя Балкария (выс.1600 м), 1998 год**

Месяц	t, °C			Относительная влажность, %
	средняя	max.	min.	средняя
I	-//-	-//-	-//-	-//-
II	-//-	-//-	-//-	-//-
III	-//-	-//-	-//-	-//-
IV	10,6	16,1	5,4	67,1
V	14,5	18,4	11,1	88,8
VI	-//-	-//-	-//-	-//-
VII	20,8	26,3	14,6	69,3
VIII	18,8	25,9	11,9	61,9
IX	14,9	20,6	8,8	67,6
X	11,8	18,5	5,9	70,6
XI	-//-	-//-	-//-	-//-
XII	-//-	-//-	-//-	-//-

Под влиянием различных типов растительности и орграфических особенностей на территории заповедника, как и в целом в республике (Керефов, Фиापшев, 1977; Фиापшев, 1996), развиваются различные типы почв, подчиненные вертикальной поясности гор.

В субнивальном поясе сплошной почвенный покров отсутствует. Почва носит фрагментарный характер. На небольших участках, карнизах и трещинах горных пород, а также под подушками лишайников происходит формирование горных примитивных почв. У верхней границы распространения сплошного растительного покрова под пустошами и мелкотравными лугами формируются маломощные горно-луговые почвы (Фиапшев, 1996). Средняя мощность всего почвенного покрова в этих условиях достигает 4–15 см, а порой 1–2 см. Содержание гумуса и степень дифференциации на горизонты зависит от субстрата.

В средней части альпийского пояса под пустошными альпийскими лугами формируются горно-луговые торфянистые

Таблица 2.2

**Климатические данные мест исследования, КБВГЗ,
ст. Верхняя Балкария, 1999 год**

Месяц	t,°C			Относительная влажность, %
	средняя	max.	min.	средняя
I	-//-	-//-	-//-	-//-
II	-3,1	3,9	-3,9	64,0
III	3,0	8,8	-2,1	91,6
IV	8,3	12,3	4,3	77,8
V	9,3	11,2	5,1	71,9
VI	17,5	22,0	13,1	71,2
VII	19,1	25,2	12,6	66,4
VIII	18,8	25,7	13,9	74,7
IX	15,4	19,6	9,8	75,4
X	8,7	14,0	3,6	85,4
XI	-4,3	5,5	-4,1	69,2
XII	-5,2	8,7	-2,7	-//-

Таблица 2.3

**Климатические данные мест исследования, КБВГЗ,
ст. Верхняя Балкария, 2000 год**

Месяц	t,°C			Относительная влажность, %
	средняя	max.	min.	средняя
1	2	3	4	5
I	-//-	-//-	-//-	-//-
II	-3,2	-2,7	-6,6	74,7
III	2,3	4,2	-3,2	100,0
IV	12,6	17,7	6,9	88,4
V	11,0	14,1	7,8	97,2
VI	14,4	19,3	9,5	90,7
VII	20,7	27,8	12,3	86,6
VIII	18,4	24,8	11,5	99,3

1	2	3	4	5
IX	11,8	12,9	10,6	100,0
X	7,9	12,2	3,6	-//-
XI	4,8	12,3	-2,4	82,0
XII	-//-	-//-	-//-	-//-

почвы с содержанием гумуса до 14–16% (Керефов, Фиापшев, 1977). В нижней части альпийского пояса под альпийскими мезофильными и остепненными лугами происходит формирование более развитых горно-луговых почв. Важнейшими морфологическими признаками этих почв являются: скелетность и плотность почвенного профиля; наличие торфянисто-дернового слоя; кислая реакция почвенного раствора; $pH=4,1-4,8$ (Керефов, Фиапшев, 1977).

Альпийские почвы в пределах Бокового и Главного Кавказского хребтов распространены на высотах 2500–2800 м, а в пределах Скалистого хребта значительно выше – до 3000 м над уровнем моря (Шахапсоев, 1995).

В субальпийском поясе выделяются, согласно К. Н. Керефову и др. (1977), несколько разновидностей почв: горно-луговые остепненные; горно-луговые субальпийские; торфянистые; горно-луговые лесные.

В лесном поясе на развитие почв большое влияние оказывает крутизна склонов. Почвы под высокогорными сосняками – светло-бурые, оподзоленные – встречаются на крутых склонах. Под березняками – более глинистые со значительным подзолообразованием.

В нагорно-ксерофитном (горно-степном) поясе наибольшее распространение имеют горно-степные почвы. Они характеризуются малой мощностью, щебенистостью профиля, нейтральной реакцией почвы. Легкий механический состав, отсутствие дернины способствуют значительному развитию эрозии в районах распространения этих почв.

В любом из перечисленных горных поясов по долинам горных рек на надпойменных террасах формируются горно-долинные луговые почвы. Они имеют слабокислую реакцию почвенного раствора ($pH=5,5-6$), содержание гумуса невысокое (6–11%) (Фиापшев, 1996).

Основные черты растительного покрова заповедника мы даем, исходя из работ А. А. Гроссгейма (1948), Е. В. Шифферс (1941,1946), С. Х. Шахапсоева (1995,1999), Г. Х. Киржинова (2002).

Растительный покров заповедника отличается большим разнообразием. Здесь встречается ряд типов растительно-

сти, начиная от нагорных ксерофитов до холодостойких альпийских лугов. Такое разнообразие объясняется горным рельефом.

Положение заповедника в центральной части северного склона Большого Кавказа определяет основные черты его растительного покрова. Заповедник, как и в целом Кабардино-Балкария, входит в Терский округ Кавказской флористической провинции области горных лесов южной Европы (Гроссгейм, 1948).

Как и почвенный покров, растительность подчинена закону вертикальной поясности.

Нивальный пояс характеризуется крайне суровыми условиями жизни. Снеговая линия проходит на высоте 3700 м над уровнем моря. Кое-где из-под снега и льда выступают скалы, на которых встречаются накипные лишайники. Любая другая растительность здесь отсутствует.

Для субнивного пояса характерна своеобразная пионерная растительность несомкнутых группировок на скалах и осыпях. Здесь встречаются рассеянно отдельные экземпляры видов родов *Cerastium*, *Minuartia*, *Primula*, *Saxifraga*. Всего в данном поясе встречается 105 видов высших растений (Шхагапсоев, 1987).

В альпийском поясе в зависимости от местообитания встречаются два типа растительности: пустоши и альпийские луга.

Пустоши представляют собой группировки низкотравных кустарничковых растений, распространенные по вершинам гор. Основу травостоя составляют: *Alopecurus sericeus* Albov, *Kobresia schoenoides* (C. A. Mey.) Steud., *Dryas caucasica* Juz. и др. Всегда присутствует мохово-лишайниковый покров. Травостой альпийских лугов составляют злаки: *Alopecurus vaginatus* (Willd.) Pall. ex Kunth, *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Love, *Festuca ovina* L., *Poa alpina* L.; осоку: *Carex huetiana* Boiss., *C. tristis* Bieb.; из разнотравья: *Alchemilla caucasica* Buser, *A. sericea* Willd., *Campanula biebersteiniana* Schult., *C. ciliata* Stev. и др. Луговая растительность альпийского пояса постепенно сменяется субальпийскими лугами. Она представлена субальпийским высокотравьем, отчасти березовым криволесьем и зарослями «родоретов».

По высоте травостоя субальпийские луга подразделяются на высокотравные и среднетравные (Кос, 1959), а по составу – на злаковые, разнотравные и злаково-разнотравные. Характерными видами субальпийских лугов являются: *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Bromopsis erecta*, *Phleum montanum* C. Koch; из разнотравья – *Astrantia maxima* Pall.,

Anemone fasciculata L., *Scabiosa caucasica* Bieb.; из бобовых – *Galega orientalis* Lam., виды рода *Trifolium* и др.

Лесная растительность представлена мелколиственными и хвойными формациями. Верхний предел леса образован субальпийскими березняками, занимающими 52 % лесопокрытой площади, они развиты в основном на склонах северных экспозиций. Основными лесообразующими породами являются виды рода *Betula* (*B. litwinowii* Doluch., *B. pendula* Roth, *B. raddeana* Trautv.). Хвойный лес представлен скальными сосняками из *Pinus sosnowskyi* Nakai, на склонах южной экспозиции, доля которых составляет 21,2 % (Шхагапсоев, Кожоков, Криворотов, 2000).

Пояс нагорных ксерофитов приурочен к сухим склонам южной и юго-восточной экспозиции. Данный пояс фрагментарный. Растительность представлена нагорными ксерофитами и участками настоящих типчаково-ковыльных степей.

Приэльбрусье – самый значительный комплексный памятник природы КБР и в целом всего Кавказа. Это район уникального ландшафта и растительности, имеющий оздоровительную, научно-познавательную и культурно-эстетическую ценность. Решением Совета Министров РСФСР 22 сентября 1986 г. здесь организован природный национальный парк «Приэльбрусье», охватывающий территорию верховий рек Малки и Баксана общей площадью 100,2 тыс. га.

Государственный национальный парк «Приэльбрусье» (ГНПП) расположен в среднегорной и высокогорной зонах Бокового и Главного хребтов Центрального Кавказа в двух провинциях – Северо-Кавказской и Западной высокогорной, относящихся к физико-географической области Большого Кавказа (Федина, Авессаломова, Петрушина, 1984).

На территории ГНПП по берегам р. Баксан и его притоков разбросаны небольшие населенные пункты: курортный поселок Эльбрус (2,2 тыс. чел.), поселки: Тегенекли (292 чел.), Байдаевка (47 чел.), Терскол (1195 чел.), Нейтрино (1666 чел.).

Район Приэльбрусья находится в высокогорной зоне Центрального Кавказа, в пределах абсолютных высот 1800–2700 м, и относится по физико-географической классификации В. М. Чупахина (1974) к Приэльбрусскому району Нальчикского округа Эльбрусско-Казбекской провинции горной области северного склона Большого Кавказа Крымско-Кавказской горной страны.

Район Приэльбрусья характеризуется большой активностью процессов гляциально-нивального комплекса, что является общей чертой для всего Центрального Кавказа. Осевая

зона в этом районе имеет типичное для всего Центрального Кавказа строение: высокий Главный хребет с вершинами до 3800–4500 м, несколько уступающий ему по высоте Боковой хребет и между ними – узкая депрессия – грабен с остатками пород лейаса (поставленными на ребро аспидными сланцами), зажатыми между блоками древних кристаллических пород (Щербакова, 1973).

Климат Приэльбрусья более холодный и влажный, по сравнению с нижележащими районами Центрального Кавказа. На большей части территории района преобладающими являются западные и северо-западные ветры, а на пике Терскол – западные и юго-западные (Федина, 1973). По многолетним данным высокогорной метеостанции (п. Терскол, на высоте 2150 м), самый теплый месяц высокогорья – июль (среднемесячная температура – 12,6°С, максимальная – 21,6°С). Среднегодовая температура – 2,7°С. Сумма осадков за год 859 мм при максимуме в июне (134,4 мм) и минимуме в марте (25,7 мм). Относительная влажность в среднем за год 75%, максимальная в июле (81%), минимальная – в декабре и январе (71%) (табл. 2.4–2.6, рис. 3–5 в приложении). Среднегодовые значения суммарной радиации колеблются в пределах 100–120 ккал/см². Наибольшие величины суммарной радиации – летом. Годовая величина радиационного баланса положительна и достигает 38–45 ккал/см². Число часов солнечного сияния (по обсерватории Терскол) – 1849 час/год, дней без солнца – 61. Ультрафиолетовая радиация здесь значительно сильнее, чем на равнинах, причем на склонах южной экспозиции угол падения солнечных лучей близок к прямому, а к склонам северной экспозиции солнечные лучи поступают под очень острым углом (Назаров, 1974).

Район ГНПП характеризуется морозной зимой, отличающейся повышенной ясностью и коротким, холодным, пасмурным и дождливым летом. Горно-долинная циркуляция в теплый период года распространяется до высоты 2500–3000 м, в результате чего колебания температуры и влажности воздуха от одного дня к другому в этом районе значительны (Занина, 1962). Для Приэльбрусья характерна ксерофитизация, вызванная сухим континентальным и холодным климатом. И. А. Герасимов и др. (1980) выделяют здесь следующие типы высотной поясности:

1) пояс сосновых и березовых лесов до 2200 м (в нижней части леса Приэльбрусья в основном сведены и замещены кустарниками – можжевельником и барбарисом), с участками степей, в том числе и вторичных;

Таблица 2.4

**Климатические данные мест исследования, ГНПП,
ст. Терскол (выс. 2141 м), 1998 год**

Месяц	t, °C			Относит. влажность, %		Сумма осадков, мм
	средняя	max.	min.	средняя	min.	
I	-10	-3,2	-15,0	74	47	23,2
II	-7,7	-0,1	-13,4	71	46	45,1
III	-3,5	2,0	-7,8	69	46	85,0
IV	3,6	10,5	-1,8	72	44	73,6
V	7,9	14,1	3,2	79	53	93,5
VI	12,3	20,1	6,5	76	47	55,7
VII	13,1	22,0	6,3	72	43	60,5
VIII	13,5	22,9	5,8	66	35	24,3
IX	8,9	17,1	3,2	70	39	80,7
X	6,2	13,8	0,9	63	36	36,0
XI	0,1	5,2	-3,5	73	51	135,5
XII	-4,1	0,9	-8,1	73	52	117,0

Таблица 2.5

**Климатические данные мест исследования, ГНПП,
ст. Терскол, 1999 год**

Месяц	t, °C			Относит. влажность, %		Сумма осадков, мм
	средняя	max.	min.	средняя	min.	
I	-6,8	1,0	-11,8	67	41	8,1
II	-5,2	0,3	-9,7	65	47	102,9
III	-2,3	5,0	-8,1	71	43	27,8
IV	2,5	9,1	-2,5	74	47	31,5
V	5,2	11,4	0,4	73	52	106,6
VI	10,1	16,8	4,8	77	48	125,3
VII	13,1	21,5	6,3	74	45	42,9
VIII	13,3	21,5	7,4	77	46	150,7
IX	7,7	15,6	2,3	77	48	64,5
X	3,3	10,0	-1,3	68	42	134,1
XI	-3,6	2,0	-8,1	73	48	120,0
XII	-2,8	3,7	-7,7	67	46	98,0

**Климатические данные мест исследования, ГНПП,
ст. Терскол, 2000 год**

Месяц	t, °C			Относит. влажность, %		Сумма осадков, мм
	средняя	max.	min.	средняя	min.	
I	-10,2	-4,1	-14,5	78	56	89,7
II	-8,4	-0,9	-14,7	77	52	28,0
III	-6,3	1,0	-12,8	79	53	75,0
IV	3,6	10,3	-1,7	83	63	81,5
V	5,3	12,1	-0,2	83	60	80,8
VI	9,7	17,0	3,4	66	38	98,7
VII	15,6	24,4	7,8	65	37	73,3
VIII	12,4	19,7	6,9	77	47	102,9
IX	8,3	15,6	3,2	74	44	79,7
X	2,1	8,8	-1,9	79	50	29,1
XI	-2,2	5,5	-6,1	64	32	3,2
XII	-6,0	0,1	-10,3	68	39	33,0

2) субальпийский пояс березовых криволесий, сосновых редколесий и зарослей кавказского рододендрона с субальпийскими лугами и участками степей – 2200–2600 м;

3) альпийский пояс низкотравных лугов, ковров и несомкнутых растительных группировок осыпей и скал – от 2600–2800 до 3500 м;

4) нивальный пояс низших растений (и единично высших), вечных снегов и льдов – 3500–5633 м.

Глава 3

СОСТАВ ДОМИНИРУЮЩИХ ЛИШАЙНИКОВ НА ИССЛЕДОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ И ЕГО АНАЛИЗ

3.1. Список изученных видов лишайников на территории заповедника и национального парка «Приэльбрусье»

На территории Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника и Государственного национального парка «Приэльбрусье» выявлено 77 видов доминирующих лишайников, использованных в последующих экофизиологических исследованиях. Ниже приводится список изученных видов лишайников на территории госзаповедника и национального парка. Для каждого вида приводятся:

- растительный пояс, в котором он встречается;
- местонахождение;
- высота над уровнем моря;
- субстрат;
- эколого-субстратная группа;
- жизненная форма;
- частота встречаемости (рассеянно, часто, редко);
- практическое применение.

Таксономический список составлен с учетом современной номенклатуры (*Santesson, 1993*). Роды и виды внутри рода расположены в алфавитном порядке. Учтены некоторые номенклатурные изменения. Синонимы приводятся в тех случаях, когда таксон упоминается в литературе для территории КБР под таким названием. Приняты следующие сокращения:

Лесн. – лесной пояс; субальп. – субальпийский пояс; альп. – альпийский пояс; субн. – субнивальный пояс; г. – гора; гост. – гостиница; ущ. – ущелье; р. – река; окр. – окрестность; т/б – турбаза; с. – село; п. – поселок; р-н – район; ГНПП – Государственный национальный парк «Приэльбрусье»; КБВГЗ – Кабардино-Балкарский высокогорный государственный заповедник.

Под *Acarospora Massal.*

1. *A. heufleriana* Koerb.

Субн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Безенгийский, юго-восточный склон г. Миссес-тау; 3400 м; на скалах; эпилит; накипной; встречается редко.

2. *A. smaragdula* (Wahlenb.) Th.Fr.

Субальп.; Чегемский р-н, КБВГЗ, ущ. Башиль-Ауз-Су, окр. водопада; 1900 м; на скалах; эпилит; накипной; встречается редко.

Под *Allocetraria Kurok. et Lai*

1. *A. cucullata* (Bellardi) Randl. et Saag (= *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach.)

Альп.; Чегемский р-н, КБВГЗ, ущ. Чегем, левый берег р. Чегем, по дороге к нарзанам; 2900 м; на почве среди мхов; эпигейный. Субн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Безенгийский, 3200 м; у подножья Хуламо-Безенгийской стены, на замшелых камнях; эпилит; кустистый; встречается часто.

2. *A. nivalis* (L.) Randl. et Saag (= *Cetraria nivalis* (L.) Ach.)

Лесн.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. Тютюргу, окр. ледника; 2200 м; на почве; ущ. р. Сукан-Су, близ приюта; 2000 м; на почве; Чегемский р-н, окр. т/б «Чегем», 1800 м; на почве; эпигейный; ущ. р. Гара-Ауз-су; 2000 м; на пне; эпиксильный. Альп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. Адыл-Су; 2900 м; на почве; эпигейный; кустистый; встречается часто.

Под *Anaptychia* Koerb.

1. *A. ciliaris* (L.) Koerb.

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. р. Дых-су; 1400 м; на коре *Pinus sosnowskyi*; ущ. Хулам, левый берег р. Карасу; 1800 м; на коре *Betula litwiniwii*. Субальп.; ущ. Черек-Безенгийский, альплагерь «Безенги»; 2200 м; на коре *Betula litwiniwii*; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. Адыл-Су, окр. альплагеря «Шхельда»; 2200 м; на коре *Pinus sosnowskyi*; эпифит; кустистый; встречается часто.

Под *Aspicilia* Massal.

1. *A. reticulata* Krempelsh. in Arnold

Субальп.; Чегемский р-н, КБВГЗ, морены ледника Башиль; 2300 м; на камнях; эпилит; накипной; встречается рассеянно.

Под Bellemerea Hafelner et Roux

1. *B. cupreoatra* (Nyl.) Clauz. et Roux [= *Lecanora cupreoatra* Nyl., *Aspicilia cupreoatra* (Nyl.) Arnold]

Субальп.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. р. Черек-Безенгийский, окр. ледника Мижирги; 2300 м; на камнях; Чегемский р-н, ущ. р. Башиль-Ауз-су, окр. т/б «Башиль»; 2350 м; на камнях; эпилит; накипной; встречается рассеянно.

Под Caloplaca Th. Fr.

1. *C. elegans* (Link.) Th. Fr.

Субн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. р. Хазнидон; 3100 м; на скалах; эпилит; листоватый; встречается рассеянно.

2. *C. lobulata* (Floërke) Helb.

Субальп.; Чегемский р-н, КБВГЗ, ущ. р. Кулак; 2200 м; на моренах ледника Кулак; эпилит; листоватый; встречается рассеянно.

Под Cetraria Ach.

1. *C. islandica* (L.) Ach.

Лесн.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 1900 м; на почве; Чегемский р-н, ущ. р. Башиль-Ауз-су, окр. т/б «Башиль»; 1900 м; на почве среди мхов; ущ. Гара-Ауз-су, окр. т/б «Чегем»; 2000 м; на почве; ущ. Тютюргу; 2050 м; на почве; ущ. р. Шаурту; 2000 м; на почве среди мхов. Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. гост. «Иткол»; 2300 м; на почве среди мхов; окр. т/б «Эльбрус»; 2400 м; на почве. Альп.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. Черек-Безенгийский, окр. альплагеря «Безенги»; 2600 м; на почве; эпигейный; кустистый; встречается часто; кормовой, лекарственный.

Под Cetreliia Culb. et Culb.

1. *C. olivetorum* (Nyl.) Culb. et Culb.

Субн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, выше обсерватории «Терскол»; 3200 м; на валеже; эпифит; листоватый; встречается часто.

Под Cladina (Nyl.) Harm.

1. *Cl. rangiferina* (L.) Harm.

Лесн.; КБВГЗ, Чегемский р-н, ущ. Башиль-Ауз-Су, окр. во-

допада; 1900 м; на почве. Субальп.; Черекский р-н, ущ. Су-кан-Су, близ перевала; 2200 м; на почве. Альп.; ущ. Хазнидон; 2800 м; на моренах; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. Адыл-Су; 2600 м; на мшистых валунах; эпигейный; кустистый; встречается часто; кормовой.

2. *Cl. stellaris* (Opiz) Brodo

Альп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. Адыл-Су; 2600 м; на замшелых скалах; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Хазнидон; 2900 м; на почве; эпигейный; кустистый; встречается редко; кормовой.

Под Cladonia Hill. ex P. Browne

1. *Cl. deformis* (L.) Hoffm.

Субальп.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Стулу, окр. поляны Стулу; 2200 м; на почве; эпигейный; кустистый; встречается часто.

2. *Cl. digitata* (L.) Hoffm.

Лесн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. базы «КБГУ»; 2100 м; на пне; эпиксильный; кустистый; встречается рассеянно.

3. *Cl. furcata* (Huds.) Schrad.

Субальп.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, близ приюта; 2300 м; на почве; эпигейный; кустистый; встречается часто.

4. *Cl. pocillum* (Ach.) Gvognot.

Лесн.; КБВГЗ, Чегемский р-н, ущ. Гара-Ауз-Су, 1800 м; на почве; Черекский р-н, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на почве; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. базы «КБГУ»; 2100 м; на почве; эпигейный; кустистый; встречается часто.

5. *Cl. pyxidata* (L.) Hoffm.

Лесн.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. Хулам, левый берег р. Карасу; 1600 м; на почве; Чегемский р-н, ущ. Гара-Ауз-Су, 1800 м; на почве; окр. т/б «Чегем»; 1800 м; на почве. Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. разрушенного ресторана за с. Верхний Баксан; 1900 м; на почве. Субальп.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Стулу, окр. поляны Стулу; 2200 м; на почве; Субн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. обсерватории «Терскол» (Новый Кругозор); 3000 м; на почве; эпигейный; кустистый; встречается часто.

6. *Cl. rangiformis* Hoffm.

Субальп.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2200 м; на почве; Чегемский р-н, ущ. Шаурту; 2200 м; на почве среди мхов; эпигейный; кустистый; встречается рассеянно; кормовой.

Под *Cyphelium* Ach.

1. *C. lecideinum* (Nyl.) Trevis.

Альп., субн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, юго-западный склон г. Чегет; 2800 м; на камнях; окр. замерзшего озера; 3200 м; на скалах; эпилит; накипной; встречается редко.

Под *Dermatocarpon* Eschw.

1. *D. luridum* (With.) J. R. Laundon [= *D. aquaticum* (Weiss.) A. Z.]

Субальп.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Безенгийский, подножье г. Миссес-тау; 2600 м; на камнях возле реки; эпилит; умбиликатный; встречается рассеянно.

2. *D. miniatum* (L.) Mann.

Лесн.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. Черек-Безенгийский, ниже лагеря; 2100 м; на осыпях. Субальп.; Чегемский р-н, ущ. р. Башиль-Ауз-су, окр. водопада Абай-су; 2400 м; на скалах; эпилит; умбиликатный; встречается рассеянно.

Под *Evernia* Ach.

1. *E. prunastri* (L.) Ach.

Лесн.; Чегемский р-н, КБВГЗ, ущ. Башиль-Ауз-Су, близ водопада Абай-су; 1700 м; на коре сосны; субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. п. Терскол; 2800 м; на стволах *Pinus*; альп.; южный скл. г. Чегет; 3000 м; на коре сосны; эпифит; кустистый; встречается часто; кормовой, парфюмерный.

Под *Flavoparmelia* Hale

1. *F. caperata* (L.) Hale [= *Parmelia caperata* (L.) Ach.]

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 1900 м; на стволе *Betula litwiniwii*; ущ. Хулам, левый берег р. Карасу; 1900 м; на коре *Quercus petraea*; эпифит; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. т/б «Юность»; 2000 м; на камнях; эпилит; листоватый; встречается часто.

Под *Fuscopannaria* P.M. Jørg.

1. *F. leucophaea* (Vahl.) P. M. Jørg. [= *Pannaria microphylla* (Sw.) Massal.]

Субн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, близ обсерватории «Терскол»; 3100 м; на скалах; эпилит; накипной; встречается рассеянно.

Под *Hypogymnia* (Nyl.) Nyl.

1. *H. physodes* (L.) Nyl.

Лесн., субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, повсеместно; 1900–2800 м; преимущественно на стволах и ветвях *Pinus* и *Betula* (эпифит), а также на камнях среди других видов лишайников и мхов (эпилит); листоватый; встречается часто.

Под *Lasallia* Merat.

1. *L. pensylvanica* (Ach.) Hoffm.

Лесн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. разрушенного ресторана за с. Верхний Баксан; 1900 м; на валунах; эпилит; umbrella-ликатный; встречается рассеянно.

Под *Lecanora* Ach.

1. *L. atra* (Huds.) Ach.

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 1900 м; на стволе *Betula litwiniwii*; эпифит; накипной; встречается рассеянно.

2. *L. polytropha* (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh.

Субальп.; КБВГЗ, Чегемский р-н, ущ. р. Кулак; 2400 м; на моренах ледника Кулак; субн.; Черекский р-н, подножье г. Мусоскаш, возле ледника; 3400 м; на камнях; эпилит; накипной; встречается рассеянно.

3. *L. psarophana* Nyl.

Субн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, юго-восточный склон г. Чегет; 3100 м; на камнях; эпилит; накипной; встречается редко.

Под *Leptogium* (Ach.) Gray

1. *L. subtile* (Schrad.) Torss.

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Дых-Су; 1600 м; на валеже; эпиксильный; листоватый; встречается редко.

Под *Letharia* Hue

1. *L. vulpina* (L.) Hue.

Лесн.; Чегемский р-н, КБВГЗ, окр. т/б «Чегем»; 1800 м; на коре *Pinus*; ущ. Суук-Ауз-Су, ниже т/б «Чегем»; 2050 м; на стволах сосен; эпифит; кустистый; встречается рассеянно.

Под *Melanelia Essl.*

1. *M. olivacea* (L.) Essl. [= *Parmelia olivacea* (L.) Ach. em. Nyl.]

Лесн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. т/б «Сокол»; 2100 м; на коре *Pinus*; субальп.; окр. базы «КБГУ»; 2400 м; на стволах *Pinus*; окр. п. Тегенекли, по дороге к нарзанам; 2600 м; на со-снах; эпифит; листоватый; встречается рассеянно.

2. *M. tominii* (Oxn.) Essl. [= *Parmelia tominii* Oxn.]

Альп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, по дороге к перевалу Донгуз-Орун-Баши, возле озера Донгуз-Орун кёл; 2900 м; на камнях; субнив.; ущ. р. Ирик, по дороге к перевалу Ирик; 3200 м; на песчанике; эпифит; листоватый; встречается редко.

Под *Microphiale* (Stzbg.) A.Z.

1. *M. diluta* (Pers.) A.Z. (= *Biatora pineti* Fr.)

Альп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, восточный склон г. Чегет; 3000 м; на коре *Pinus sosnowskyi*; эпифит; накипной; встречается редко.

Под *Ochrolechia Massal.*

1. *O. upsaliensis* (L.) Massal.

Альп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. п. Терскол, восточный склон г. Чегет; 2900 м; на комле бука среди мхов; эпифит; накипной; встречается рассеянно.

Под *Pannaria Delise in Bory*

1. *P. pezizoides* (Web.) Trevis.

Лесн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. п. Эльбрус; 1800 м; на мхах; субальп.; на склоне г. Чегет; 2300 м; на замшелых камнях; субн.; окр. замерзшего озера, перевал Ирик; 3350 м; на мхах; эпифитный; чешуйчатый; встречается рассеянно.

Под *Parmelia Ach.*

1. *P. centrifuga* (L.) Ach.

Лесн.; КБВГЗ, Чегемский р-н, ущ. Башиль-Ауз-Су, близ т/б «Башиль»; 1800 м; на стволах березы; Черекский р-н, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на стволах берез; эпифит; листоватый; встречается часто.

2. *P. glabra* (Schaer.) Nyl.

Лесн.; КБВГЗ, Чегемский р-н, ущ. Башиль-Ауз-Су, близ т/б «Башиль»; 1800 м; на стволах березы; Черекский р-н, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на стволах берез; субальп.; ущ. Сукан-Су; 2200 м; на коре осины; ущ. Дых-Су, близ приюта; 2500 м; на стволе сосны; эпифит; листоватый; встречается часто.

3. *P. glomellifera* Nyl.

Лесн.; Чегемский р-н, КБВГЗ, окр. т/б «Чегем»; 2000 м; на камнях; эпилит; листоватый; встречается редко.

4. *P. saxatilis* (L.) Ach.

Субн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. р. Ирик, левый берег, возле водопадов; 3200 м; на скалах; эпилит; листоватый; встречается рассеянно.

5. *P. sulcata* Tayl.

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на стволе березы; эпифит; ущ. р. Сукан-су, ниже ледника; 2200 м; на пне; эпиксильный; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. п. Эльбрус; 1800 м; на коре; эпифит; листоватый; встречается рассеянно.

Под *Peltigera* Willd.

1. *P. aphthosa* (L.) Willd.

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на почве среди мхов; эпигейный; листоватый; встречается рассеянно.

2. *P. canina* (L.) Willd.

Лесн.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на почве; Чегемский р-н, ущ. Башиль-Ауз-Су, близ т/б «Башиль»; 2100 м; на почве. Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. Адыр-Су, возле водопада; 2200 м; на замшелых камнях; эпигейный; листоватый; встречается часто.

3. *P. collina* (Ach.) Schrad. [= *P. scutata* (Dicks.) Duby]

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на почве среди мхов. Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. Адыл-Су, окр. лагеря; 2400 м; на почве; эпигейный; листоватый; встречается рассеянно.

4. *P. didactyla* (With.) Laundon var. *extenuata* (Nyl. ex Vain.)

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2100 м; на замшелых камнях; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. п. Терскол; 2000 м; на валеже; эпигейный; листоватый; встречается рассеянно.

5. *P. elizabethae* Gyeln.* [= *P. mauritzii* Gyeln.]

Лесн.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 1900 м; на почве; Чегемский р-н, ущ. Гара-Ауз-Су;

2000 м; на почве среди мхов; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. т/б «Адылсу»; 2100 м; на почве. Субальп.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. р. Дыхсу, близ приюта; 2500 м; на замшелых камнях; эпигейный; листоватый; встречается часто.

6. *P. horizontalis* (Huds.) Baumg.

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на замшелом камне. Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. п. Терскол, сосновый лес; 2300 м; на почве у комля сосны; эпигейный; листоватый; встречается рассеянно.

7. *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln. em. Dombr.*

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на почве; эпигейный; листоватый; встречается рассеянно.

8. *P. neckeri* Hepp ex Müll. Arg.*

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; вверх по дороге от рудника; на почве; эпигейный; листоватый; встречается рассеянно.

9. *P. ponojensis* Gyeln.

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на почве среди мхов; эпигейный; листоватый; встречается редко.

10. *P. praetextata* (Sommerf.) Zopf

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на почве; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. Адыр-Су, возле водопада; 2200 м; на почве среди мхов; эпигейный; листоватый; встречается рассеянно.

11. *P. rufescens* (Weiss.) Humb.

Лесн.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. р. Дыхсу, возле приюта; 1900 м; на почве; ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на замшелом валуне; ущ. р. Черек-Безенгийский; 2200 м; на замшелых скалах; эпигейный; листоватый; встречается часто.

Под *Protoparmelia* Choisy

1. *P. badia* (Hoffm.) Hafellner [= *Lecanora badia* (Pers.) Ach.]

Лесн.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. Черек-Балкарский, выше кордона; 2000 м; на камнях; Чегемский р-н, окр. т/б «Башиль», близ водопада Абай-су; 2100 м; на песчаниках; эпилит; накипной; встречается часто.

Под *Pseudevernia* Zopf.

1. *P. furfuracea* (L.) Zopf.

Альп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. т/б «Азау», сосновый лес; 2900 м; на коре сосны; эпифит; кустистый; встречается часто; кормовой, парфюмерный.

Под Psora Hoffm. emend. Körb.

1. *P. decipiens (Ehrh.) Ach.*

Альп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. т/б «Азау», сосновый лес; 2900 м; на почве; эпигейный; чешуйчатый; встречается рассеянно.

Под Ramalina Ach.

1. *R. pollinaria (Westr.) Ach.*

Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. Адыл-Су, сосновый лес, вверх по склону; 2600 м; на почве у валунов; эпигейный; кустистый; встречается рассеянно.

2. *R. polymorpha Ach.**

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Хулам, левый берег р. Карасу; 1800 м; на камнях; эпилит; кустистый; встречается рассеянно.

3. *R. sinensis Jatta*

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Хулам, левый берег р. Карасу; 1800 м; на коре берез; эпифит; кустистый; встречается часто.

Под Rhizocarpon Ramond ex DC. in Lam. et DC.

1. *Rh. grande (Flk.) Arn.*

Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. п. Эльбрус; 2400 м; на камнях; субн.; перевал Бурунгу-Тиш; 3000 м; на сланцах; эпилит; накипной; встречается рассеянно.

Под Rhizoplaca Zopf.

1. *R. chrysoleuca Savicz.*

Лесн.; КБВГЗ, Чегемский р-н, окр. водопада Абай-су; 1700 м; на скалах; Черекский р-н, ущ. Хазнидон; 1900 м; на камнях. Субн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, склон г. Юсеньги; 3200 м; на камнях; эпилит; чешуйчатый; встречается рассеянно.

2. *R. peltata (Ram.) Leuckert et Poelt (=Squamarina peltata DC.)*

Субн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. р. Ирик, левый берег,

недалеко от водопада; 3300 м; на скалах; эпилит; чешуйчатолопастной; встречается часто.

Под Stereocaulon Hoffm.

1. *S. tomentosum Fr.*

Лесн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. гост. «Иткол»; 2200 м; на почве среди мхов; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Безенгийский; 2200 м; на почве; эпигейный; кустистый; встречается часто.

Под Umbilicaria Hoffm.

1. *U. cylindrica (L.) Del.*

Субальп.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Безенгийский, урочище Укю; 2200 м; на сланцах. Альп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. Адыл-Су, окр. лагеря; 2500 м; на камнях; эпилит; умбиликатный; встречается рассеянно; лекарственный.

2. *U. hirsuta (Sw. ex Westr.) Hoffm.*

Лесн.; КБВГЗ, Черекский р-н, ущ. р. Дыхсу; 2000 м; на скалах; ущ. Черек-Балкарский, вверх от пограничной заставы; 2100 м; на камнях; ущ. р. Черек-Безенгийский, окр. альплагеря «Безенги»; 2200 м; на камнях. Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. Адыл-Су, окр. «Зеленой гостиницы»; 2600 м; на выходах горных пород; эпилит; умбиликатный; встречается рассеянно.

3. *U. torrefacta (Lightf.) Schrad.*

Альп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, склон г. Чегет; 2800 м; на песчаниках и камнях; эпилит; умбиликатный; встречается редко; лекарственный.

4. *U. vellea (L.) Hoffm.*

Лесн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Штулу; 2200 м; на скалах. Субн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. р. Ирик; 3050 м; на камнях; эпилит; умбиликатный; встречается рассеянно; лекарственный.

5. *U. virginis Schaer.*

Альп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, ущ. Адыл-Су, окр. лагеря; 2500 м; на камнях; эпилит; умбиликатный; встречается рассеянно; лекарственный.

Под Usnea Dill. ex Adans.

1. *U. cavernosa Tuck.*

Альп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. г. Чегет; 2800 м; на коре

Pinus sosnowskyi; эпифит; кустистый; встречается редко; лекарственный.

2. *U. filipendula* Stirt.

Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. гост. «Иткол»; 2600 м; на коре *Pinus sosnowskyi*; эпифит; кустистый; встречается рассеянно; лекарственный.

3. *U. florida* (L.) Wigg. em. Clere

Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. гост. «Иткол»; 2600 м; на коре *Pinus sosnowskyi*; эпифит; кустистый; встречается рассеянно; лекарственный.

4. *U. hirta* (L.) Weber ex Wigg.

Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. т/б «Эльбрус», сосновый лес; 2400 м; на коре сосен; эпифит; кустистый; встречается часто; лекарственный.

5. *U. lapponica* Vain.

Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. т/б «Эльбрус», сосновый лес; 2400 м; на коре сосен; эпифит; кустистый; встречается часто; лекарственный.

Под *Vulpicida* Mattson et Lai

1. *V. juniperina* (Ach.) Mattson [= *Cetraria juniperina* (L.) Ach.]

Субн.; Черекский р-н, КБВГЗ, ущ. Черек-Балкарский; 3300 м; на каменистых россыпях; эпилит; кустистый; встречается редко.

Под *Xanthoparmelia* (Vain.) Hale

1. *X. conspersa* (Ach.) Hale (= *Parmelia conspersa* (Ehrh.) Ach.)

Субальп.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. гост. «Иткол»; 2600 м; на коре *Pinus sosnowskyi*; эпифит; листоватый; встречается рассеянно.

2. *X. somloënsis* (Gyeln.) Hale (= *Parmelia stenophylla* (Ach.) Heud.)

Лесн.; Эльбрусский р-н, ГНПП, окр. разрушенного ресторана за с. Верхний Баксан; 1900 м; на камнях; субн.; перевал Ирик; 3300 м; на скалах; эпилит; листоватый; встречается часто.

Под *Xanthoria* Th. Fr.

1. *X. parietina* (L.) Th. Fr.

По всей территории ГНПП, преимущественно на камнях (эпилит), реже на коре (эпифит); листоватый; встречается рассеянно.

Итак, общее количество исследованных видов составляет 77, относящихся к 37 родам. Впервые приводятся 12 новых видов для горной системы Центральной части Северного Кавказа.

3.2. Экологический анализ лишайников

3.2.1. Жизненные формы

Классификация жизненных форм лишайников разработана довольно подробно (Голубкова, 1983). Жизненные формы лишайников КБР впервые изучены Т. Л. Слоновым (1999, 2002).

Анализ изученных видов лишайников на охраняемых территориях Центральной части Северного Кавказа показывает, что среди жизненных форм преобладают листоватые (26 видов, или 34 % от 77 видов) и кустистые – 24 вида, или 31 %. Накипные лишайники представлены 17 видами, что составляет 22 % от общего числа изученных видов, умбиликатно-листоватые и умбиликатно-накипные соответственно 8 видов, или 10 % и 2 вида, или 3 % (табл. 3.1).

При характеристике спектра жизненных форм изученных видов лишайников нами использовалась классификация жизненных форм лишайников, разработанная Н. С. Голубковой (1983).

Тип плагиотропные лишайники делится на 3 класса: накипные, умбиликатные и листоватые.

Накипные лишайники представлены группой однообразно-накипных жизненных форм, включающей в себя зернисто-бородавчатую (виды родов *Lecanora*, *Bellemeria*) и ареолированную (виды родов *Acarospora*, *Aspicilia*, *Rhizocarpon*) формы. Чешуйчатая группа включает однообразно-чешуйчатую (*Psora decipiens* и др.) форму. Группа диморфных жизненных форм включает лопастную (*Caloplaca elegans*, *C. lobulata*) форму.

Класс умбиликатные лишайники характеризуется слоевищем, имеющим вид щитовидной пластинки, прикрепленной к субстрату с помощью гомфа. Класс включает группу умбиликатно-накипных (виды рода *Rhizoplaca*) и умбиликатно-листоватых (виды родов *Dermatocarpon*, *Lasallia*, *Umbilicaria*) жизненных форм.

Класс листоватые характеризуется слоевищем в виде листовидной пластинки, рассеченной на широкие или узкие лопасти.

Объединяет группы широколопастных ризоидальных (виды рода *Peltigera*), рассеченно-лопастных радиальных

Распределение доминирующих лишайников по группам субстратной приуроченности

Вид	Место сбора	Растительный пояс	Жизненная форма	Экогруппа
1	2	3	4	5
<i>Acarospora heufferiana</i>	КБВГЗ	субн.	накипной	эпилит
<i>A. smaragdula</i>	КБВГЗ	субальп.	накипной	эпилит
<i>Alloctraria cucullata</i>	КБВГЗ	альп., субн.	кустистый	эпигейный
<i>A. nivalis</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., альп.	кустистый	эпигейный, эпиксил
<i>Anartychia ciliaris</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субальп.	кустистый	эпифит
<i>Aspicilia reticulata</i>	КБВГЗ	субальп.	накипной	эпилит
<i>Bellemeria supreatra</i>	КБВГЗ	субальп.	накипной	эпилит
<i>Caloplaca elegans</i>	КБВГЗ	субн.	накипной	эпилит
<i>C. lobulata</i>	КБВГЗ	субальп.	накипной	эпилит
<i>Cetraria islandica</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субальп., альп.	кустистый	эпигейный
<i>Cetraria olivetorum</i>	ГНПП	субн.	листоватый	эпифит
<i>Cladonia rangiferina</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субальп., альп.	кустистый	эпигейный
<i>C. stellaris</i>	КБВГЗ, ГНПП	альп.	кустистый	эпигейный
<i>Cladonia deformis</i>	КБВГЗ	субальп.	кустистый	эпигейный

1	2	3	4	5
<i>Cl. digitata</i>	ГНПП	лесн.	кустистый	эпиксил
<i>Cl. furcata</i>	КБВГЗ	субальп.	кустистый	эпигейный
<i>Cl. pocillum</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн.	кустистый	эпигейный
<i>Cl. ruxidata</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субальп., альп.	кустистый	эпигейный
<i>Cl. rangiformis</i>	КБВГЗ	субальп.	кустистый	эпигейный
<i>Syphelium lecidinum</i>	ГНПП	альп., субн.	накипной	эпилит
<i>Dermatocarpon luridum</i>	КБВГЗ	субальп.	умбиликатно-листоватый	эпилит
<i>D. miniatum</i>	КБВГЗ	лесн., субальп.	умбиликатно-листоватый	эпилит
<i>Evernia prunastri</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субальп., альп.	кустистый	эпифит
<i>Flavoparmelia caperata</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн.	листоватый	эпифит, эпилит
<i>Fuscopannaria leucophaea</i>	ГНПП	субн.	накипной	эпилит
<i>Hypogymnia physodes</i>	ГНПП	лесн., субальп.	листоватый	эпифит, эпилит
<i>Lasallia pensylvanica</i>	ГНПП	лесн.	умбиликатно-листоватый	эпилит
<i>Lecanora atra</i>	КБВГЗ	лесн.	накипной	эпифит
<i>L. polytropha</i>	КБВГЗ	субальп., субн.	накипной	эпилит
<i>L. psarophana</i>	ГНПП	субн.	накипной	эпилит
<i>Leptogium subtile</i>	КБВГЗ	лесн.	листоватый	эпиксил
<i>Letharia vulpina</i>	КБВГЗ	лесн.	кустистый	эпифит

1	2	3	4	5
<i>Melanelia olivacea</i>	ГНПП	лесн., субальп.	листоватый	эпифит
<i>M. tominii</i>	ГНПП	альп., субн.	листоватый	эпилит
<i>Microphiale diluta</i>	ГНПП	альп.	накипной	эпифит
<i>Ochrolechia upsaliensis</i>	ГНПП	альп.	накипной	эпифит
<i>Pannaria pezizoides</i>	ГНПП	лесн., субальп., альп.	накипной	эпифитиофит
<i>P. glabra</i>	КБВГЗ	лесн.	листоватый	эпифит
<i>P. glomellifera</i>	КБВГЗ	лесн.	листоватый	эпилит
<i>P. saxatilis</i>	ГНПП	субн.	листоватый	эпилит
<i>P. sulcata</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн.	листоватый	эпифит, эпиксил
<i>Peltigera aphthosa</i>	КБВГЗ	лесн.	листоватый	эпигейный
<i>P. canina</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субальп.	листоватый	эпигейный
<i>P. collina</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субальп.	листоватый	эпигейный
<i>P. didactyla</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн.	листоватый	эпигейный
<i>P. elizabethae</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субальп.	листоватый	эпигейный
<i>P. horizontalis</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субальп.	листоватый	эпигейный
<i>P. leucophlebia</i>	КБВГЗ	лесн.	листоватый	эпигейный
<i>P. neckeri</i>	КБВГЗ	лесн.	листоватый	эпигейный
<i>P. ponojensis</i>	КБВГЗ	лесн.	листоватый	эпигейный

1	2	3	4	5
<i>P. praetextata</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн.	листоватый	эпигейный
<i>P. rufescens</i>	КБВГЗ	лесн.	листоватый	эпигейный
<i>Prototermelia badia</i>	КБВГЗ	лесн.	накипной	эпилит
<i>Pseudevernia furfuracea</i>	ГНПП	альп.	кустистый	эпифит
<i>Psora decipiens</i>	ГНПП	альп.	накипной	эпигейный
<i>Ramalina pollinaria</i>	ГНПП	субальп.	кустистый	эпилит
<i>R. polymorpha</i>	КБВГЗ	лесн.	кустистый	эпилит
<i>R. sinensis</i>	КБВГЗ	лесн.	кустистый	эпифит
<i>Rhizocarpon grande</i>	ГНПП	субальп., субн.	накипной	эпилит
<i>Rhizoplaca chrysoleuca</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субн.	умбиликатно-накипной	эпилит
<i>R. peltata</i>	ГНПП	субн.	умбиликатно-накипной	эпилит
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн.	кустистый	эпигейный
<i>Umbilicaria cylindrica</i>	КБВГЗ, ГНПП	субальп., альп.	умбиликатно-листоватый	эпилит
<i>U. hirsuta</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субальп.	умбиликатно-листоватый	эпилит
<i>U. torrefacta</i>	ГНПП	альп.	умбиликатно-листоватый	эпилит
<i>U. vellea</i>	КБВГЗ, ГНПП	лесн., субн.	умбиликатно-листоватый	эпилит
<i>U. virginis</i>	ГНПП	альп.	умбиликатно-листоватый	эпилит
<i>Usnea cavernosa</i>	ГНПП	альп.	кустистый	эпифит

1	2	3	4	5
<i>U. filipendula</i>	ГНПП	субальп.	кустистый	эпифит
<i>U. florida</i>	ГНПП	субальп.	кустистый	эпифит
<i>U. hirta</i>	ГНПП	субальп.	кустистый	эпифит
<i>U. lapponica</i>	ГНПП	субальп.	кустистый	эпифит
<i>Vulpicida juniperina</i>	КБВГЗ	субн.	листоватый	эпифит
<i>Xanthoparmelia conspersa</i>	ГНПП	субальп.	листоватый	эпилит
<i>X. somloënsis</i>	ГНПП	лесн.	листоватый	эпилит
<i>Xanthoria parietina</i>	ГНПП	лесн., субальп., альп.	листоватый	эпифит, эпилит

(виды родов *Flavoparmelia*, *Melanelia*, *Parmelia*, *Cetrelia*, *Xanthoparmelia*, *Xanthoria*), вздутолопастных неризоидальных (*Hypogymnia physodes*).

Тип плагио-ортотропные включает один класс – бородавчато- или чешуйчато-кустистые жизненные формы, характеризующийся бородавчатым, чешуйчатым или мелколистоватым талломом, от которого отходят вверх направленные простые или кустисто-разветвленные выросты. Класс включает в себя группы шило- и сцифоидных (виды рода *Cladonia*) и кустисто-разветвленных (виды родов *Cladonia*, *Cladina*, *Stereocaulon*).

Тип ортотропные лишайники, таллом которых вертикально приподнимается над субстратом, включает класс кустистые. В него входит группа кустистых прямостворчатых плосколопастных (*Cetraria islandica*, виды рода *Allocetraria*) жизненных форм. Следующая группа, кустистых, повисающих форм характеризуется слоевищем в виде свисающих кустиков, прикрепленных к субстрату псевдогомфом. К группе относятся плосколопастная (виды родов *Evernia*, *Pseudevernia*, *Anaptychia*, *Ramalina*) и радиально-лопастная (виды родов *Letharia*, *Usnea*).

Таким образом, из приведенного анализа жизненных форм видно, что из изученных видов на охраняемых территориях горной системы Центральной части Северного Кавказа большим разнообразием характеризуется группа рассеченно-лопастных радиальных форм. Лишайники этой группы относятся к числу эвритопных.

3.2.2. Экологические группы

Лишайники, как и другие организмы, занимают определенную экологическую нишу, определенные местообитания. Установлено, что на распространение лишайников оказывают влияние климатические условия, субстрат и антропогенный фактор (Питеранс, 1982; Голубкова, 1983; Криворотов, 1995, 1998; Т. Слонов, 1999, 2002).

По отношению к субстрату изученные виды лишайников на охраняемых территориях горной системы Центральной части Северного Кавказа нами разделены на пять экологических групп: 1) эпигейные, или почвенные; 2) эпилитные, обитающие на каменистом субстрате; 3) эпифитные, произрастающие на коре живых деревьев; 4) эпиксильные, растущие на гниющей древесине; 5) эпибриофитные, обитающие на мхах. Далее приводятся особенности указанных экогрупп лишайников.

Эпигейная экологическая группа.

Общее количество изученных эпигейных лишайников на территории КБВГЗ и ГНПП – 23 вида, что составляет 30 % от общего числа исследованных видов (табл. 3.1), в том числе из рода *Peltigera* – 11 видов, *Cladonia* – 5 видов. Один вид – *Psora decipiens*, является накипным и был обнаружен на песчаной почве.

К листоватым лишайникам относятся 11 видов (виды рода *Peltigera*). К кустистым эпигейным лишайникам относятся 11 видов.

Эпилитная экологическая группа.

Общее количество эпилитных лишайников – 33 вида, что составляет 42,8 % от общего числа изученных видов (табл. 3.1).

К накипным эпилитным лишайникам относятся 12 видов. В основном это виды, обитающие на силикатных горных породах. На сланцах – 1 вид – *Cyphelium lecideinum*.

К листоватым эпилитным лишайникам относятся 7 видов. Из них на силикатных горных породах встречаются – 4, на доломитах – 3 вида: *Flavoparmelia caperata*, *Xanthoparmelia somloënsis*, *X. conspersa*.

К кустистым лишайникам относятся 2 вида: *Ramalina polymorpha* и *R. pollinaria*.

К умбиликатным лишайникам – 10 видов (виды родов *Dermatocarpon*, *Rhizoplaca*, *Umbilicaria*, *Lasallia pensylvanica*).

Эпифитная экологическая группа.

Из изученных видов насчитывается 21, что составляет 20,7 % от общего числа исследованных видов (табл. 3.1).

К накипным эпифитным лишайникам относятся 3 вида: *Lecanora atra*, *Microphiale diluta*, *Ochrolechia upsaliensis*. Леканора и окролехия встречаются на коре бука восточного (*Fagus orientalis* Lipshy), а микрофиале – на коре сосны Сосновского (*Pinus sosnowskyi* Nakai).

К листоватым эпифитным лишайникам принадлежат 9 видов. На коре лиственных деревьев обитают 7, а на коре хвойных – 5 видов. На лиственных и хвойных породах – 3 вида: *Hypogymnia physodes*, *Xanthoria parietina* и *Parmelia glabra*.

К кустистым лишайникам принадлежат 10 видов. На коре хвойных деревьев встречаются 9 видов. Два вида – *Anartychia ciliaris* и *Ramalina sinensis* – обитают на коре лиственных пород, причем анаптихия нами отмечена на обоих породах.

Эпиксильная экологическая группа.

К этой экологической группе из изученных видов принадлежит 4 вида лишайников, т. е. 5,2 % от 77 исследованных. Они были обнаружены на обработанной древесине, расти-

тельных остатках (*Cladonia digitata*, *Leptogium subtile*, *Parmelia sulcata*, *Allocetraria nivalis*).

Эпибриофитная экологическая группа.

Из этой группы изучен один вид – *Pannaria pezizoides* (1,3 % от общего числа исследованных видов), обнаруженный на территории ГНПП.

Анализ экологических групп лишайников на охраняемых территориях КБР показал, что из исследованных видов к эпилитным лишайникам относятся 33 вида (42,8 %), эпигейным – 23 вида (30,0 %), эпифитным – 21 вид (20,7 %), эпиксильным – 4 вида (5,2 %) и эпибриофитным – 1 вид (1,3 %).

На создание «экологического» лица флоры доминирующих лишайников охраняемых территорий влияют, по-видимому, два фактора. С одной стороны, это атмосферная влажность, особенно в лесных и горных фитоценозах, в результате которой значительную часть составляют виды с широколопастной, ассечено-лопастной и кустистой жизненной формой. С другой стороны, наиболее благоприятным для произрастания лишайников является каменистый субстрат, открытые участки почвы в высокогорных субальпийских, альпийских формациях, мелкозем в расщелинах скал, на которой поселяются эпилитные и эпигейные лишайники.

3.2.3. Распределение по растительным поясам охраняемых территорий

Основываясь на закономерностях широтно-зональных смен растительности и учитывая типы горной поясности на территории КБВГЗ и ГНПП (см. подглаву 2.4), можно выделить следующие растительные пояса: 1) нивальный; 2) субнивальный; 3) альпийский; 4) субальпийский; 5) лесной.

Субнивальный пояс (3200–3800 м над уровнем моря).

Из представителей растительного мира на высотах субнивального пояса большое распространение получают различные мхи, а также редкие или единичные экземпляры на согреваемых солнцем углублениях между скалами – цветковых растений, таких, как первоцвет Байерна (*Primula Bayernii*), камнеломка усатая (*Saxifraga flagellaris*) и др.

Из данных таблицы 3.1 видно, что список исследованных лишайников субнивального пояса насчитывает 18 видов (23,6 %). Из них 8 видов относятся к накипной жизненной форме, из них 7 видов принадлежат к эпилитной экогруппе, один вид (*Pannaria pezizoides*) – эпибриофитной экогруппе.

Три вида (*Rhizoplaca peltata*, *R. chrysoleuca*, *Umbilicaria vellea*) относятся к умбиликатной жизненной форме и являют-

ся эпилитами. К листоватой жизненной форме принадлежат 4 вида лишайников, относящихся к эпилитной экогруппе. Исключением явился вид *Cetrelia olivetorum* (эпифит). Из кустистых встречаются *Alloctraria cucullata*, *Cladonia puxidata*. Они растут в расщелинах скал, на замшелых камнях.

Среди представителей субнивальной лишенофлоры выделяется группа видов, распространение которых на охраняемых территориях ограничено лишь пределами этого пояса: *Acarospora heufferina*, *Caloplaca elegans*, *Fuscopannaria leucophaea*, *Lecanora psarophana*, *Cetrelia olivetorum*, *Rhizoplaca peltata*, *Vulpicida juniperina*.

Альпийский пояс (2600–3200).

Здесь наблюдается большое видовое разнообразие цветковых растений, кустарников и полукустарников. Из цветковых растений встречаются альпийские незабудки (*Myosotis alpestris* Schmidt), фиалки высокогорные (*Viola oreades* M. B.), колокольчики трехзубчатые (*Campanula tridentata* Rupr.) и др. Из кустарников и полукустарников: рододендрон кавказский (*Rhododendron caucasicum* L.), часто образующий заросли у подножья скал или между ними; собранные группами у подножья скал вечнозеленые волчники головчатые (*Daphne glomerata* Lam.) и др. (Кос, 1959).

Исследованная лишенофлора альпийского пояса насчитывает 15 видов (19,5 %) (табл. 3.1).

К накипной жизненной форме относятся 4 вида (*Cyphelium lecideinum*, *Microphiale diluta*, *Ochrolechia upsaliensis*, *Psora decipiens*). Из них 2 вида – *Microphiale diluta*, *Ochrolechia upsaliensis* – являются эпифитами. *Psora decipiens* относится к эпигейной экогруппе, а *Cyphelium lecideinum* – к эпилитной.

Семь видов относятся к кустистой жизненной форме. Пять из них приурочены к почвенному субстрату, 2 вида являются эпифитами (*Pseudevernia furfuracea*, *Usnea cavernossa*).

Из умбиликатных лишайников изучали 3 вида (виды рода *Umbilicaria*) и они являются типичными эпилитами, из листоватых – 1 вид (*Melanelia tominii*), обнаруженный на каменистом субстрате.

Только в альпийском поясе встречаются 9 изученных видов: *Cladina stellaris*, *Cyphelium lecideinum*, *Microphiale diluta*, *Ochrolechia upsaliensis*, *Pseudevernia furfuracea*, *Psora decipiens*, *Umbilicaria torrefacta*, *U. virginis*, *Usnea cavernossa*.

Субальпийский пояс (2200–2600).

В субальпийском поясе в качестве объекта исследования брали 30 видов (40,7%) лишайников (табл. 3.1).

К накипным лишайникам относятся 7 видов, из которых 6 являются эпилитами, а вид *Pannaria pezizoides* принадлежит к эпифитным лишайникам.

Умбиликатных лишайников, использованных для анализа, в субальпийском поясе 4 вида, относящихся к эпилитной экогруппе.

Из 9 видов лишайников листоватых жизненных форм 4 (род *Peltigera*) относятся к эпигейной экологической группе, 2 вида (*Melanelia olivacea*, *Parmelia glabra*) – эпифитной, 3 вида (*Hypogymnia physodes*, *Xanthoria parietina*, *Xanthoparmelia conspersa*) – эпилитной экогруппе.

К кустистым лишайникам относятся 10 видов. Из них 6 видов произрастают на почве, 4 вида – на древесном субстрате.

11 изученных видов лишайников (*Acarospora smaragdula*, *Aspicilia reticulata*, *Bellemeria cupreoatra*, *Caloplaca lobulata*, *Cladonia rangiformis*, *Dermatocarpon luridum*, *Ramalina pollinaria*, *Lecanora polytropa*, *Usnea florida*, *U. hirta*, *Xanthoparmelia conspersa*) встречаются только в условиях субальпийского пояса.

Лесной пояс (1600–2200).

Из древесных пород в лесном поясе растут: сосна Сосновского, березы Литвинова, бородавчатая, Радде, разные виды ив, черемуха, клен высокогорный, бук восточный, граб кавказский, ясень обыкновенный и др.

Лесной пояс характеризуется разнообразием экотопов, которые занимают лишайники. Это стволы и ветви деревьев, почва, валеж, гнилые пни, мхи, растительные остатки, валуны. В этом поясе широко представлен целый ряд экологических групп лишайников: эпигейная, эпилитная, эпифитная, эпиксильная, эпибриофитная. Разнообразие местообитаний способствует развитию в лесном поясе богатой флоры лишайников. В лесном поясе нами было исследовано 40 видов (52,0 % от общего числа изученных) лишайников (табл. 3.1).

Преобладает листоватая жизненная форма (21 вид). Из них 11 видов относятся к эпигейной экологической группе (виды рода *Peltigera*), 7 видов – эпифитной, 3 вида (*Parmelia glomellifera*, *Xanthoparmelia somloënsis*, *Xanthoria parietina*) – эпилитной, 1 вид (*Leptogium subtile*) – эпиксильной.

К кустистой жизненной форме принадлежат 12 видов лишайников. Из них 6 видов относятся к эпигейной экогруппе, 4 вида – эпифитной, 2 вида (*Allocetraria nivalis*, *Cladonia digitata*) – эпиксильной и 1 вид (*Ramalina polymorpha*) – эпилитной. Четыре вида – умбиликатные лишайники, а три – накипные. В лесном поясе охраняемых территорий из изученных 21 вид лишайников приурочены к данному поясу.

Таким образом, в процессе работы в качестве объектов исследования брали виды лишайников из разных раститель-

ных поясов охраняемых территорий горной системы Центральной части Северного Кавказа.

3.2.4. Географический анализ

При географическом анализе исследованных видов лишайников КБВГЗ и ГНПП за основу была принята классификация географических элементов, построенная на зональном принципе (Трасс, 1970; Окснер, 1974; Голубкова, 1983).

Флора изученных лишайников на охраняемых территориях относится к 7 географическим элементам: арктоальпийскому, гипоарктомонтанному, бореальному, неморальному, бореально-неморальному, монтанному, эвриголарктическому.

Арктоальпийский элемент.

Включает виды лишайников, имеющие распространение в Арктике, иногда в Антарктике, а также вследствие меридиональной дизъюнкции, в высокогорьях земного шара – субальпийского и альпийского поясов (Трасс, 1970; Питеранс, 1982; Голубкова, 1983; Т. Слонов, 1999, 2002).

Из изученных видов 18 относятся к голарктоальпийскому и омниарктоальпийскому субэлементам (табл. 3.2). К голарктоальпийскому субэлементу относятся виды, распространенные в Голарктике.

В госзаповеднике и национальном парке изучали 10 видов голарктических арктоальпийских лишайников, принадлежащих к голарктическому (9 видов) и евразийскому (1 вид) типам ареалов.

К голарктическому типу относятся лишайники, одни виды которых имеют циркумполярное распространение в Арктике и в высокогорьях умеренной Голарктики. Другие часто встречаются в арктических районах и в высокогорьях Европы, в то время как в Азии отмечаются отдельные изолированные местообитания. Некоторые же виды этой группы, наоборот, имеют центры массовости своего распространения на территории Азии и являются редкими в Европейской Арктике и в высокогорьях Европы и Северной Америки.

К числу видов, имеющих центры массовости своего развития на территории Азии, принадлежат виды рода *Allocetraria*: *A. cucullata* (Bellardi) Randl. et Saag, *A. nivalis* (L.) Randl. et Saag. Так, например, К. А. Рассадина (1971), характеризуя распространение *A. cucullata*, отмечала, что этот вид встречается в Азии, в разнообразных типах тундр. В пределах Монголии *A. cucullata* довольно широко распространен на кобрезиевых пустошах, в горных тундрах высокогорного пояса (Голубкова, 1983). На исследованной территории этот

вид встречается в высокогорных районах КБВГЗ, в Чегемском и Черeko-Безенгийском ущельях, достигая высот 2900–3200 м над уровнем моря.

Таблица 3.2

Лишайники арктоальпийского элемента

Субэлемент	Тип ареала	Название вида
Голарктический арктоальпийский	Евразийский	<i>Lecanora psarophana</i>
	Голарктический	<i>Acarospora heufleriana</i> <i>Alloctetraria cucullata</i> <i>A. nivalis</i> <i>Melanelia tominii</i> <i>Rhizoplaca peltata</i> <i>R. chrysoleuca</i> <i>Umbilicaria torrefacta</i> <i>U. virginis</i> <i>Xanthoparmelia somloënsis</i>
Омниарктоальпийский	Биполярный	<i>Protoparmelia badia</i>
	Мультирегиональный	<i>Caloplaca elegans</i> <i>Dermatocarpon luridum</i> <i>Fuscopannaria leucophaea</i> <i>Pannaria pezizoides</i> <i>Rhizocarpon grande</i> <i>Umbilicaria cylindrica</i> <i>U. vellea</i>

Из евразийского типа ареала на охраняемых территориях Центральной части Северного Кавказа обнаружен один вид – *Lecanora psarophana* Nyl. Вид является редким (известно одно местонахождение). Он был отмечен в ГНПП, на юго-восточном склоне г. Чегет на высоте 3100 м над уровнем моря.

К омниарктоальпийскому субэлементу относятся виды лишайников, которые встречаются не только в арктических и гипоарктических областях, но и на высокогорьях Голарктики и за ее пределами (Трасс, 1970). Н. С. Голубкова (1983) выделяет 2 типа ареала в этом субэлементе: биполярный и мультирегиональный. Биполярный тип ареала свойствен 1 виду – *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafelner. Этот лишайник распространен в арктических районах и высокогорном поясе Европы, в Азии, Северной Америке, Гренландии, Южной Африке. Вид был собран нами в лесном поясе КБВГЗ в двух административных районах – Черекском (Балкарский) и Чегемском.

К мультирегиональному типу относятся 7 видов. Это виды

с обширными дизъюнктивными ареалами, охватывающими арктические и высокогорные районы Голарктики и высокогорья других флористических царств.

Ареологический анализ видов арктоальпийского элемента показывает, что 50,0 % характеризуется голарктическими, 38,8 % – мультирегиональными, 5,5% – евразийскими и биполярными ареалами.

Гипоарктомонтанный элемент.

Объединяет 13 видов (табл. 3.3), основное распространение которых связано с Гипоарктикой; после значительной дизъюнкции эти виды встречаются в хвойно-лесном поясе гор Голарктики – голарктический гипоарктомонтанный субэлемент, и других флористических царств – омнигипоарктомонтанный субэлемент (Голубкова, 1983).

Таблица 3.3

Лишайники гипоарктомонанного элемента

Субэлемент	Тип ареала	Название вида
Голарктический гипоарктомонтанный	Европейский	<i>Cyphelium lecideinum</i>
	Евразийский	<i>Aspicilia reticulata</i> <i>Bellemeria cupreoatra</i>
	Евразийско-североамериканский	<i>Parmelia centrifuga</i> <i>Vulpicida juniperina</i>
	Голарктический	<i>Peltigera aphthosa</i> <i>P. didactyla</i>
Омнигипоарктомонтанный	Мультирегиональный	<i>Cladina stellaris</i> <i>Cladonia deformis</i> <i>Ochrolechia upsaliensis</i> <i>Parmelia saxatilis</i> <i>Usnea florida</i> <i>U. cavernosa</i>

Голарктический гипоарктомонтанный субэлемент охватывает 7 видов. Этим видам свойственны следующие типы ареалов:

А. Европейский тип ареала характерен для 1 вида – *Cyphelium lecideinum*.

Б. Евразийский тип ареала свойствен 2 видам – *Aspicilia reticulata* и *Bellemeria cupreoatra*.

В. Евразийско-североамериканский и голарктический типы ареалов также включают по 2 вида.

Омнигипоарктомонтанный субэлемент объединяет 6 ви-

дов, которым присущ один тип ареала – мультирегиональный. Для него характерны лишайники, обитающие в гипоарктической зоне и лесном поясе гор северного и южного полушарий.

Таким образом, среди лишайников гипоарктомонтанного элемента преобладают виды с мультирегиональным типом ареала (6 видов, или 46,1 % от общего числа видов этого элемента). Голарктический, евразийский и евразийско-североамериканский типы включают по 2 вида каждый (15,4 %), европейский – 1 вид (7,7 %).

Бореальный элемент.

В понимании этого элемента мы придерживаемся мнения Х. Х. Трасса (1970), который к бореальному элементу относил виды, распространенные (и имеющие центры массовости) в бореальной зоне хвойных лесов Голарктики, и, кроме того, бореальные виды, поднимающиеся в горы (даже до альпийского пояса). Специфические природные условия как заповедника, так и национального парка «Приэльбрусье», их высокое положение над уровнем моря, приуроченность лесной растительности к горным поднятиям – все это способствовало расселению в их пределах видов горнобореального распространения. К бореальному элементу мы, вслед за Х. Х. Трассом (1970), относим также виды лишайни-

Таблица 3.4

Лишайники бореального элемента

Субэлемент	Тип ареала	Название вида
Голарктический бореальный	Европейский	<i>Parmelia glomellifera</i>
	Голарктический	<i>Melanelia olivacea</i> <i>Usnea hirta</i>
	Евразийско-североамериканский	<i>Ramalina pollinaria</i> <i>Peltigera elizabethae</i> <i>P. leucophlebia</i> <i>Letharia vulpina</i>
Омнибореальный	Мультирегиональный	<i>Cladina rangiferina</i> <i>Cladonia digitata</i> <i>Cl. fimbriata</i> <i>Hypogymnia physodes</i> <i>Lecanora polytropa</i> <i>Parmelia glabra</i> <i>P. praetextata</i> <i>Pseudevernia</i> <i>furfuracea</i>

ков, встречающиеся, помимо Голарктики, в холодно-умеренных областях южного полушария, т. е. виды нотобореального элемента в понимании А. Н. Окснера (1944, цит. по: Т. Слонов, 1999). Виды с подобным распространением мы объединяем в омнибореальный субэлемент.

Голарктический бореальный субэлемент объединяет 7 видов (табл. 3.4).

Этим видам свойственны следующие типы ареалов:

А. Европейский тип ареала включает 1 вид – *Parmelia glomellifera* Nyl., характеризующийся дизъюнктивным ареалом, охватывающим лесной пояс гор Европы.

Б. Голарктический тип ареала характерен для видов с обширными ареалами, одна часть которых расположена в хвойнолесной подзоне, другая – в лесном поясе гор Голарктики. Эту группу лишайников составляют 2 вида: *Melanelia olivacea* (L.) Essl., *Usnea hirta* (L.) Weber ex Wigg.

В. Евразийско-североамериканский тип охватывает 4 вида лишайников, связанных в своем распространении с зоной хвойных лесов Европы, Азии, Северной Америки.

Омнибореальный субэлемент объединяет 8 видов лишайников с одним типом ареала. Мультирегиональный тип ареала характерен для видов с обширным дизъюнктивным ареалом, одна часть которого расположена в подзоне хвойных лесов Голарктики, другая – в холодно-умеренных широтах южного полушария.

Таким образом, в составе бореального элемента преобладают виды с мультирегиональными ареалами – 58,8 %. На долю видов с евразийско-североамериканскими ареалами приходится 23,5 %, голарктического – 11,7 %, европейского – 5,8 % от общего числа видов данного элемента.

Бореально-неморальный элемент.

К бореально-неморальному элементу относятся виды лишайников, которые распространены в зоне хвойных и широколиственных лесов Голарктики и за ее пределами (Котлов, 1993). Лишайники, характерные только для Голарктики, относятся к голарктическому бореально-неморальному субэлементу, а произрастающие за ее пределами – к омнибореально-неморальному.

Омнибореально-неморальный субэлемент объединяет виды, которым свойствен один тип ареала – мультирегиональный (табл. 3.5). Характерен для 1 вида, обитающего во многих растительно-климатических зонах земного шара.

Лишайники бореально-неморального элемента

Субэлемент	Тип ареала	Название вида
Омнибореально-неморальный	Мультирегиональный	<i>Stereocaulon tomentosum</i>

Неморальный элемент.

Х. Х. Трасс (1970), А. В. Питеранс (1982) и Н. С. Голубкова (1983) включили в неморальный элемент виды лишайников, распространенные в зоне широколиственных лесов Голарктики и имеющие аналогичные местообитания за ее пределами.

В состав неморального элемента входят 4 вида лишайников (табл. 3.6).

Голарктический неморальный субэлемент включает 2 вида лишайников, ареалы которых связаны с зоной широколиственных лесов и нижним лесным поясом горных районов Голарктики. Им свойственны 2 типа ареала: евразийско-североамериканский и голарктический.

Таблица 3.6

Лишайники неморального элемента

Субэлемент	Тип ареала	Название вида
Голарктический неморальный	Евразийско-североамериканский	<i>Evernia prunastri</i>
	Голарктический	<i>Peltigera collina</i>
Омнинеморальный	Мультирегиональный	<i>Anaptychia ciliaris</i> <i>Flavoparmelia caperata</i>

Омнинеморальный субэлемент объединяет виды лишайников, ареалы которых связаны с широколиственными лесами Голарктики и других флористических царств и включает 1 (мультирегиональный) тип ареала. К данному типу ареала относятся 2 вида.

Монтанный элемент.

Включает виды лишайников, произрастающие в лесных поясах гор Голарктики (Трасс, 1970). Иногда они спускаются в предгорья, реже поднимаются в безлесные пояса или встречаются на равнинах (Макаревич, 1963, 1964, цит. по: Т. Слонов, 1999).

К монтанному элементу из изученных лишайников относятся 3 вида (табл. 3.7).

Лишайники монтанного элемента

Субэлемент	Тип ареала	Название вида
Голарктический монтанный	Европейский	<i>Leptogium subtile</i>
	Евразийский	<i>Umbilicaria hirsuta</i>
Омнимонтанный	Мультирегиональный	<i>Peltigera horisontalis</i>

Голарктико-монтанный субэлемент характеризуется видами, в своем распространении связанными с горами Голарктики. Им свойственны 2 типа ареала:

А. Европейский тип ареала присущ 1 виду – *Leptogium subtile* Torss. Распространение этого вида связано главным образом с горами Европы. На охраняемых территориях *L. subtile* Torss. встречается редко. Зафиксировано лишь одно местообитание этого вида в КБВГЗ – ущелье Дых-Су.

Б. Евразийский тип ареала характерен для 1 вида – *Umbilicaria hirsuta* Zsch. Ареал распространения этого вида – горные районы Европы – Украина, Азии – Алтай, Саяны, Монголия (Голубкова, 1983). На исследованной территории дерматокарпон шерстистый отмечен и в КБВГЗ, и в ГНПП (Т. Слонов, Л. Слонов, 2002).

Омнимонтанный субэлемент объединяет виды, встречающиеся, помимо Голарктики, в горах других флористических царств. Мультирегиональный тип ареала свойствен 1 виду – *Peltigera horisontalis* (Huds.) Baumg. Ареал этого вида охватывает Европу, от Прибалтики до Урала, Арктику, Гренландию, Азию (Казахстан, Памир, Алтай), Кавказ, Северную Америку. Нами обнаружен как в госзаповеднике, так и в национальном парке (Т. Слонов, 1999, 2002).

Ареологический анализ монтанного элемента показывает, что на долю европейского, евразийского и мультирегионального ареалов приходится по 33,3 % от общего числа.

Эвриголарктический элемент.

Включает виды лишайников, широко распространенных по всей Голарктике и не приуроченные ни к одной растительно-климатической зоне (Питеранс, 1982; Голубкова, 1983; Т. Слонов, 1999), а также виды, произрастающие за пределами Голарктики в соответствующих растительных зонах (Питеранс, 1982). Лишайники, характерные только для Голарктики, относятся к панэвриголарктическому субэлементу, а произрастающие и за ее пределами – к омниэвриголарктическому.

На исследованной территории отмечено 13 видов лишайников, относящихся к этому элементу (табл. 3.8).

Панэвриголарктический субэлемент представлен одним типом ареала – евразийско-североамериканским и включает 2 вида.

Омниэвриголарктический субэлемент объединяет 11 видов, которым свойствен мультирегиональный тип ареала.

Таблица 3.8

Лишайники эвриголарктического элемента

Субэлемент	Тип ареала	Название вида
Панэвриголарктический	Евразийско-североамериканский	<i>Dematocarpon miniatum</i> <i>Xanthoparmelia conspersa</i>
Омниэвриголарктический	Мультирегиональный	<i>Acarospora smaragdula</i> <i>Cetraria islandica</i> <i>Cladonia pyxidata</i> <i>Cl. rangiformis</i> <i>Lecanora atra</i> <i>Parmelia sulcata</i> <i>Peltigera canina</i> <i>P. rufescens</i> <i>Cetrelia olivetorum</i> <i>Xanthoria parietina</i>

Таким образом, среди эвриголарктического элемента преобладают виды с мультирегиональными ареалами (11 видов, или 84,6 %).

Евразийско-североамериканский тип ареала представлен 2 видами, что составляет 15,4 % от общего числа видов эвриголарктического элемента.

Итак, 77 исследованных видов лишайников относятся к разным жизненным формам: накипным – 17, умбиликатно-накипным – 2, умбиликатно-листоватым – 8, листоватым – 26, кустистым – 24, принадлежащих к разным экогруппам: эпигейным – 23, эпилитным – 31, эпифитным – 21, эпиксильным – 4, эпибриофитным – 1 и географическим элементам: арктоальпийскому – 18, гипоарктомонтанному – 13, бореальному – 17, бореально-неморальному – 1, неморальному – 4, монтанному – 3, эвриголарктическому – 13, которые встречаются на разных растительных поясах особо охраняемых территориях горной системы Центральной части Северного Кавказа.

Глава 4

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА ЛИШАЙНИКОВ

4.1. Содержание и состояние воды в талломах лишайников

Вода, как известно, необходимый компонент протопласта клеток и важный фактор структуры живого вещества. Поэтому для активного функционирования растительного организма он должен быть достаточно насыщен водой. Наблюдающиеся на протяжении жизни растения изменения в количестве воды находятся в тесной связи с особенностями физиолого-биохимических процессов отдельных клеток, тканей, органов и организма в целом (Петинов, 1962; Гусев, 1966; Генкель, 1975, 1982; Л. Слонов, 1985; и др.).

Необходимо отметить, что при экологических исследованиях применение такого показателя, как содержание воды в талломах лишайников, в качестве самостоятельного признака до некоторой степени ограничено. Его нелегко использовать как меру различия между видами, так как в совершенно разных экологических условиях можно встретить лишайники, оводненные практически одинаково. Безусловно, использование наряду со средними величинами данных об изменениях содержания воды в ходе развития лишайников, а также в контрастных погодных ситуациях, существенно увеличивает возможности этого показателя, и он становится необходимой составляющей в характеристике водного режима.

Не занимаясь перечислением функций воды в растительных организмах, подчеркнем, что, несмотря на некоторую ограниченность возможностей применения этого показателя в экофизиологических исследованиях, необходимо представлять характер оводненности лишайников различных природных зон, позволяющих прогнозировать состояние их организмов: биоиз, гипобиоз, криптобиоиз.

По нашим данным (Л. Х. Слонов, З. М. Ханов, Т. Л. Слонов, 2001; Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, 2007), в дневной динамике содержание воды в талломах, независимо от вида лишайни-

ка, подчиняется известной закономерности: оводненность таллома в утренние часы высокая, затем быстро падает до минимальной в 12–13 часов и несколько повышается к 18–19 часам (табл. 4.1). Такая закономерность объясняется изменениями влажности и температуры воздуха, а также освещенности в течение дня. Максимум оводненности приходится на утренние часы. Это, видимо, связано с тем, что лишайники в вечерние и ночные часы впитывают влагу за счет водяных паров воздуха, а также за счет выпадения росы. Аналогичные данные приводят многие исследователи (Игумнова, Шамурин, 1965; Lange, 1969, 1983; и др.). О. Ланге (Lange, 1969) отмечал, что при высокой влажности воздуха у *Ramalina maciformis* содержание воды поднималось при поглощении водяных паров до 31 % от массы сухого вещества.

Среди изученных жизненных форм у накипных лишайников оводненность талломов в утренние часы (6–8 ч) варьирует от 57,4 до 74,6 % к сырой массе (табл. 4.1). В условиях субнивального пояса – от 57,4 до 68,7 %, альпийского – 59,6–65,0 %, субальпийского – 59,7–74,6 % к сырой массе.

У листоватых лишайников содержание воды колеблется от 72,4 до 78,3 %, в условиях субнивального пояса – от 72,4 до 76,3 %, субальпийского – 72,8–78,2 % и у одного вида лесного пояса составляет 78,3 % к сырой массе. Общий диапазон варьирования оводненности талломов кустистых лишайников находится в пределах от 71,5 до 76,2 %. В субнивальном поясе – от 71,8 до 73,6 %, альпийском – 71,5–72,9 %, лесном – 73,2–76,2 % (Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, 2007).

Приведенные данные показывают, что в утренние часы (6–8 ч) у изученных лишайников, в пределах одной жизненной формы, наблюдается тенденция увеличения оводненности талломов по мере снижения высоты над уровнем моря. Наиболее заметна эта тенденция у листоватых лишайников. Наименьшее содержание воды в талломах отмечается в условиях субнивального пояса, а наибольшее – в лесном поясе. Почти такая же закономерность сохраняется в полуденное и вечернее время. Видимо, это связано с тем, что для высокогорий характерен сухой континентальный и холодный климат.

Низкое содержание воды среди накипных лишайников субнивального пояса отмечено у *Fuscopannaria leucophaea*, всего 57,4 % (табл.4.1). *Rhizoplaca chrysoleuca* отмечается нами как вид с высоким содержанием воды утром – 63,5 % и низким в полдень – 18 % к сырой массе. Эти различия можно объяснить неодинаковым анатомо-морфологическим строением этих лишайников, обитающих в сходных экологических условиях. Таллом *Rhizoplaca chrysoleuca* по своей анатомической структуре, по классификации Пельта (Poelt, 1958), отно-

Содержание воды в талломах лишайников в условиях охраняемых территорий, среднее за 1998–1999 гг.

Вид	Жизн. форма	Экогруппа	Пояс	Содержание воды, % к сырой массе				
				6–7 ч.	12–13 ч.	7–8 ч.	12–13 ч.	18–19 ч.
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Fuscopannaria leucophaea</i>	н	эпил.	субн.	57,4	18,9	-	-	-
<i>Lecanora psarophana</i>	н	эпил.	субн.	58,5	18,0	-	-	-
<i>Acarospora heufferiana</i>	н	эпил.	субн.	62,1	18,8	61,5	29,6	38,3
<i>Lecanora polytropa</i>	н	эпил.	субн.	62,4	19,0	-	-	-
<i>Caloplaca elegans</i>	н	эпил.	субн.	63,2	19,5	58,9	26,2	40,3
<i>Pannaria pezizoides</i>	н	эпиг.	субн.	68,7	26,4	-	-	-
<i>Cyphelium lecidinum</i>	н	эпил.	альп.	65,0	17,5	-	-	-
<i>Ochrolechia upsaliensis</i>	н	эпиг.	альп.	64,3	19,6	-	-	-
<i>Microphiale diluta</i>	н	эпиф.	альп.	59,6	22,2	-	-	-
<i>Acarospora smaragdula</i>	н	эпил.	субальп.	-	-	59,7	28,4	37,8
<i>Rhizocarpon grande</i>	н	эпил.	субальп.	62,3	19,2	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Aspicilia reticulata</i>	н	эпил.	субальп.	-	-	62,8	27,5	41,0
<i>Bellemera supreatra</i>	н	эпил.	субальп.	-	-	63,4	31,3	39,5
<i>Caloplaca lobulata</i>	н	эпил.	субальп.	-	-	74,6	35,0	44,3
<i>Rhizoplaca peltata</i>	у-н	эпил.	субн.	63,4	28,7	-	-	-
<i>R. chrysoleuca</i>	у-н	эпил.	субн.	63,5	18,0	-	-	-
<i>Xanthoparmelia somloënsis</i>	л	эпил.	субн.	72,4	19,8	-	-	-
<i>Melanelia tominii</i>	л	эпил.	субн.	73,0	21,2	-	-	-
<i>Cetrelia olivetorum</i>	л	эпиф.	субн.	76,3	24,5	-	-	-
<i>Parmelia saxatilis</i>	л	эпил.	субальп.	78,2	25,3	-	-	-
<i>P. glabra</i>	л	эпиф.	субальп.	-	-	72,8	29,5	40,7
<i>Leptogium subtile</i>	л	эпиг.	лесн.	-	-	78,3	32,7	47,2
<i>Umbilicaria vellea</i>	у-л	эпил.	субн.	72,5	29,6	-	-	-
<i>Dermatocarpon luridum</i>	у-л	эпил.	субальп.	-	-	75,4	37,1	46,2
<i>Vulpicida juniperina</i>	к	эпил.	субн.	73,6	21,8	-	-	-
<i>Alloctetrasia cucullata</i>	к	эпиг.	субн.	72,5	24,6	-	-	-
<i>Cladonia pyxidata</i>	к	эпиг.	субн.	71,8	21,2	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Cetraria islandica</i>	к	эпиг.	альп.	-	-	71,5	33,4	41,9
<i>Cladonia alpicola</i>	к	эпиг.	альп.	-	-	72,6	31,5	39,6
<i>Alloctetraria cucullata</i>	к	эпиф.	альп.	-	-	72,9	34,3	42,5
<i>A. nivalis</i>	к	эпиг.	лесн.	-	-	73,2	32,8	43,4
<i>Letharia vulpina</i>	к	эпиф.	лесн.	-	-	76,2	36,7	45,1

Примечание: л–листоватая жизненная форма, к–кустистая, у–умбиликатная, н–накипная, эпиг.–эпигейная экогруппа, эпил.–эпилитная, эпиф.–эпифитная, субн.–субнивальный пояс, альп.–альпийский, субальп.–субальпийский, лесн.–лесной.

сится к типу щитообразных. Отличается сильным развитием коровых слоев, как верхнего, так и нижнего, причем в отличие от многих типов последний здесь обычно более толстый, и гифы, составляющие его, еще сильнее, чем в верхнем коровом слое, склеены между собой. Сердцевинный слой, как правило, рыхлый, иногда в нем образуются полости. *Fuscopannaria leucophaea* по форме роста таллома относится к типу чешуйчатых. Кроме того, вид является гомеомерным лишайником и образующаяся при увлажнении слизь защищает таллом *F. leucophaea* от чрезмерного высыхания. В литературе имеется немало данных, показывающих зависимость содержания воды от морфологии и анатомии лишайников (Vogel, 1955; Blum, 1973; Larson, Kershaw, 1976; Rundel, 1978; Larson, 1979, 1980 и др.).

Высоким содержанием воды среди накипных лишайников альпийского пояса отмечен вид *Cyphelium lecideinum* – 65 %, а меньшим – *Microphiale diluta* – 59,6 % к сырой массе (табл. 4.1). К полудню содержание воды у *M. diluta* является самым высоким – 22,2 %, *C. lecideinum* отмечается как вид с низкой оводненностью таллома в это же время – 17,5 %. Видимо, это объясняется свойствами субстрата, на котором они растут. Известно, что каменистый субстрат высыхает быстрее, тем самым подсушивая лишайник. Скорость высыхания древесного субстрата немного ниже, кроме того, вода, испаряющаяся с поверхности почвы, камней и других мест, видимо, также впитывается эпифитным лишайником.

В субальпийском поясе более высокое содержание воды в талломе накипного лишайника *Bellemerea cupreoatra* (63,4 %) по сравнению с *Acarospora smaragdula* (59,7 %) можно объяснить тем, что лишайники с ареолированным типом таллома (*Bellemerea cupreoatra*) при увлажнении разбухают сильнее, чем лишайники с чешуйчатым типом таллома (*Acarospora smaragdula*).

Среди листоватых лишайников высокой оводненностью во все часы наблюдений отличается *Leptogium subtile*, содержание воды у которого составляло в утренние часы 78,3 %, в полдень – 32,7 %, вечером – 47,2 % к сырой массе. Данный вид относится к группе слизистых лишайников, таллом которых при разбухании способен удерживать много воды. *Parmelia saxatilis* утром имеет такую же оводненность таллома (78,2 %), как и предыдущий вид *Leptogium subtile* (78,3 %). Высокое содержание воды у *P. saxatilis* объясняется особенностями анатомического строения лишайника. Отличается хорошо выраженной дифференциацией таллома: оно 4-слойно, одето с обеих сторон параплектенхимным коровым слоем, хорошо развита зона водорослей; сердцевинный слой

рыхлый. Образующийся вследствие рыхлости прикрепления таллома промежутки между ним и субстратом несколько дольше сохраняет влагу. Для остальных листоватых лишайников содержание воды составляет в среднем 74 % и они характеризуются анатомическими особенностями таллома, сходными с *Parmelia saxatilis*.

Итак, разную оводненность таллома у разных видов лишайников можно объяснить, наряду с другими факторами, и анатомо-морфологическими особенностями слоевищ. А. Рид в своих работах (1953, 1960 b) показал четкую связь между анатомией таллома и оптимумом влажности: чем толще и плотнее таллом, тем ниже оптимальное содержание воды.

Оводненность таллома может быть связана не только с анатомо-морфологическими особенностями лишайников, но и физиолого-биохимическими показателями. В частности, из данных главы 6 видно, что у лишайников из белковых фракций значительное количество приходится на долю водорастворимых и неэкстрагируемых, с которыми в положительной сопряженности находится суммарная гидратация высокополимерных соединений протоплазмы. Кроме того, оптимизация оводненности может поддерживаться за счет образования некоторого количества метаболической воды в связи с более интенсивным дыханием лишайников, в особенности в условиях субальпийского и лесного поясов (см. главу 6).

На основе анализа результатов исследований по оводненности таллома в разное время дня (утро, полдень, вечер), кроме индивидуальных особенностей, можно выделить две закономерности, характерные для всех изученных видов лишайников, независимо от их принадлежности к разным жизненным формам и экогруппам:

1. Наивысшая оводненность таллома наблюдается в утренние часы, наименьшая – в полдень, а к вечеру содержание воды в талломах значительно возрастает.

2. Оводненность таллома изменяется в зависимости от вертикальной поясности и она у лишайников значительно увеличивается по мере снижения высоты над уровнем моря.

Также нами были проведены исследования по изменению содержания воды в талломах лишайников в разное время года (весна, лето, осень). На исследованных территориях (КБВГЗ, ГНПП) оводненность талломов лишайников изменяется по одной схеме: весной она высокая, летом – несколько снижается, а осенью достигает максимальных величин. Такая закономерность изменения оводненности талломов лишайников согласуется с особенностями изменения увлажненности и освещенности их местообитания в зависимости от времени года (табл. 4.2).

**Изменение содержания воды в талломах разных лишайников
в разное время года, среднее за 199–2000 гг.**

Вид	Увлажн. местооб. Освещенность, баллы			Ж. форма, экогруппа	Содержание H ₂ O, % на сырую массу		
	весна	лето	осень		весна	лето	осень
<i>Cetraria islandica</i>	$\frac{3}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{3}{3}$	куст., эпиг.	$\frac{72,39}{76,41}$	$\frac{49,60}{70,30}$	$\frac{74,00}{80,40}$
<i>Cladonia pyxidata</i>	$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{3}{2}$	куст., эпиг.	$\frac{63,11}{60,41}$	$\frac{61,50}{57,36}$	$\frac{66,20}{64,17}$
<i>Cl. pocillum</i>	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{3}{2}$	куст., эпиг.	$\frac{67,43}{69,10}$	$\frac{52,60}{61,26}$	$\frac{71,10}{74,19}$
<i>Peltigera elizabethae</i>	$\frac{3}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{3}{2}$	лист., эпиг.	$\frac{89,91}{86,33}$	$\frac{52,30}{64,08}$	$\frac{90,10}{88,43}$
<i>Umbilicaria cylindrica</i>	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{2}{3}$	умб., эпил.	$\frac{61,12}{61,74}$	$\frac{48,70}{53,29}$	$\frac{63,50}{63,11}$

Примечание: в числителе данные приведены для КБВГЗ, в знаменателе – для ГНПП.

Определенный интерес представляют также наши данные, полученные после 4-месячного хранения лишайников (табл. 4.3).

Из данных таблицы 4.3 видно, что самое низкое содержание воды в талломах лишайников наблюдается после 4-месячного их хранения и колеблется в пределах от 2,04 до 11,91 % (Л. Х. Слонов, З. М. Ханов, Т. Л. Слонов, 2001; Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, 2007).

Установленный разный уровень оводненности талломов: высокий – в утренние часы, весной и осенью (от 57,4 до 90,10 %), в полдень в ясные солнечные дни – от 17,5 до 29,6 %, а в пасмурные дни – от 26,2 до 37,1 % и минимальный после продолжительного их хранения – от 2,04 до 11,91 %, по нашему мнению, характеризует соответственно разное состояние лишайников, а именно: биоз, гипобиоз (в нашем случае вынужденный относительный покой), криптобиоз и эти данные можно использовать для прогнозирования состояния этих организмов. В состоянии криптобиоза происходит хранение коллекционного гербарного материала лишайников.

Содержание воды в талломах разных видов лишайников, собранных на территории ГНПП, после 4-месячного хранения, 1999 г.

Вид	Жизн. форма	Эко-группа	Возд. сухая масса, г	Абс. сухая масса, г	Содержание H ₂ O в талломе	
					г	%
<i>Cladina rangiferina</i>	куст.	эпиг.	5,0265	4,6869	0,3396	6,75
<i>Umbilicaria hirsuta</i>	умб.	эпил.	0,2641	0,2400	0,241	9,12
<i>Flavoparmelia caperata</i>	лист.	эпил.	4,1088	3,9467	0,1621	3,94
<i>Ramalina pollinaria</i>	куст.	эпиф.	0,6293	0,6100	0,0193	3,06
<i>Hypogymnia physodes</i>	лист.	эпик.	1,7071	1,5620	0,1451	8,50
<i>Lasallia pensylvanica</i>	умб.	эпил.	0,9423	0,8508	0,0915	9,71
<i>Peltigera aphthosa</i>	лист.	эпиг.	1,1408	1,0652	0,0756	6,63
<i>P. praetextata</i>	лист.	эпиг.	3,9356	3,6755	0,2601	6,60
<i>P. rufescens</i>	лист.	эпиг.	3,3772	3,2255	0,1517	4,49
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	куст.	эпиг.	0,8223	0,7604	0,0619	7,53
<i>Umbilicaria cylindrica</i>	умб.	эпил.	0,6942	0,6800	0,0142	2,04
<i>U. torrefacta</i>	умб.	эпил.	0,8668	0,8310	0,0358	4,13
<i>Usnea florida</i>	куст.	эпиф.	1,7653	1,5546	0,2103	11,91

Примечание: обозначения те же, что и в таблице 3.1.

В криптобиозе, очевидно, имеется только сильно структурированная (прочносвязанная) вода и минимум блокированной (иммобилизованной) воды.

В этой связи определенный интерес представляют данные, впервые полученные нами при использовании гипертонического раствора сахарозы с осмотическим потенциалом 34 атм (табл. 4.4).

Выяснено, что наибольшее содержание сильно структурированной фракции воды и, следовательно, более высокая водоудерживающая способность наблюдается у лишайника *Rhizoplaca peltata*, который растет на камнях, в хорошо освещенных и сухих местах. За этим видом следует *Umbilicaria vellea*, который встречается на скалах, в ползатененных

**Изменение соотношения отдельных фракций воды в талломах
эпилитных лишайников и двух видов цветковых растений,
% к сырой массе, 1998 г.**

Вид	Общая вода	Вода, отнимаемой силой в 34 атм (слабо структ. вода)	Вода, остающаяся после применения силы в 34 атм (сильно структ. вода)
<i>Parmelia saxatilis</i>	76,8	50,4	26,4
<i>Rhizoplaca peltata</i>	66,3	36,7	29,6
<i>Umbilicaria vellea</i>	73,2	45,6	27,6
<i>Primula Bayernii</i> *	78,4	30,1	48,3
<i>Gnaphalium supinum</i> **	74,6	22,1	52,5

* – ** – цветковые растения. Растут на замшелых камнях, в расщелинах скал субнивального пояса. Используются для сравнения с водным режимом лишайников.

местах. Лишайник *Parmelia saxatilis*, который встречается на скалах и камнях, во влажных и тенистых местах, обладает меньшим содержанием сильно- и большим содержанием слабоструктурированной фракции воды, меньшей водоудерживающей способностью.

Таким образом, в условиях горной системы Центральной части Северного Кавказа впервые установлены закономерности изменения оводненности лишайников в зависимости от вида и условий среды обитания с учетом вертикальной поясности, жизненных форм и экогрупп, времени дня и года, позволяющие прогнозировать состояние этих организмов. Проведена определенная работа по установлению изменения соотношения между разными фракциями воды в талломах в зависимости от условий среды обитания лишайников.

4.2. Водопоглощающая и водоудерживающая способности лишайников

Согласно литературным данным, лишайники способны быстро впитывать воду и так же быстро терять ее при высыхании, особенно при высокой температуре, что ведет к цикличности в содержании воды в их теле, в том числе в течение суток (*Stocker, 1927; Quispel, 1943; Butin, 1954; Игумнова, Шапурин, 1965; Kershaw, 1985* и др.). Это свойство лишайников рассматривается как положительное (*Kershaw, 1985; Шапиро, 1991*).

Нами были проведены исследования водопоглощающей и водоудерживающей способности у пяти видов лишайников: *Umbilicaria hirsuta*, *Peltigera aphthosa*, *Stereocaulon tomentosum*, *Lasallia pensylvanica*, *Usnea florida*. Три вида – *Peltigera aphthosa*, *Stereocaulon tomentosum*, *Lasallia pensylvanica* – были в состоянии криптобиоза (содержание воды в талломах колеблется в пределах от 2 до 10 %), в остальных двух – *Umbilicaria hirsuta*, *Usnea florida* – содержание воды доходит до 15 % (табл. 1–10 в приложении, рис. 4.1–4.2).

Из данных таблиц 1–10 и рис. 4.1–4.2 видно, что почти все исследованные лишайники поглощают парообразную воду гораздо быстрее, чем отдают ее. Исключением явился вид *Usnea florida*, у которого поглощение паров воды до стационарной влажности длилось около двух часов, а потеря влаги прекратилась через полтора часа. Наши результаты противоречат данным О. Штокера (1927), который отмечал, что лишайники, насыщенные водой, уже через 30 минут после подсушивания на воздухе становились жесткими, а через 45–60 минут достигали воздушно-сухого состояния. По нашим данным, большая часть воды, а именно слабоудерживаемой, испаряется из насыщенного ею таллома в первые минуты высушивания (табл. 2, 4, 6, 8 и 10 в приложении).

Оставшаяся связанная вода испаряется медленнее, и затем потеря воды настолько замедляется, что при наших экспозициях становится незаметной. Аналогичные данные приводят З. С. Игумнова и В. Ф. Шамурина (1965). Что же касается более высокой скорости обезвоживания у *Usnea florida*, по сравнению с другими видами, то это можно объяснить анатомо-морфологическими особенностями лишайника, а также влиянием микроклиматических условий. Необходимо отметить, что условия обитания лишайников неодинаковы: по обеспечению водой, светом, теплом, а также по химическим и физическим свойствам субстратов (последнее нередко имеет большое значение), даже при размещении на небольшом расстоянии друг от друга.

Исследованные виды относятся к разным экологическим группам, жизненным формам и обитают в разных экологических условиях. Виды *Peltigera aphthosa* и *Stereocaulon tomentosum* были собраны на почве среди мхов, в тенистых местах, но первый из них относится к листоватым лишайникам, а второй – к кустистым. Виды *Umbilicaria hirsuta* и *Lasallia pensylvanica* типичные эпилиты и относятся к умбиликатно-листоватым лишайникам. *Usnea florida* – эпифитный кустистый лишайник (см. подглаву 2.1).

Согласно полученным данным, быстрее всех доходят до полного насыщения *Umbilicaria* – за 1 ч 30 минут и *Lasallia* –

1 ч 55 минут (табл. 1, 5). Затем, по убывающей, *Usnea*, *Peltigera*, *Stereocaulon* – 2 ч, 2 ч 25 минут и 3 ч 10 минут соответственно (табл. 3, 7, 9 в приложении). Видимо, это связано с тем, что первые два вида обладают выраженными ксероморфными признаками и обитают на каменных субстратах. Эпигейные лишайники *P. aphthosa* и *S. tomentosum*, собранные в тенистых местах, больше всех затрачивали времени на поглощение воды. Эпифитный лишайник *Usnea florida* занимает промежуточное положение.

Более интенсивно испаряет воду *U. florida* – 1 ч 30 минут (табл. 4). Далее, по восходящей, идут виды: *L. pensylvanica* – 1ч 40 мин., *U. hirsuta* – 1 ч 50 мин., *P. aphthosa* – 4 ч 10 мин. и *S. tomentosum* – 5 ч 20 минут (табл. 3, 6, 8, 10). Малая интенсивность испарения воды с поверхности таллома двух последних видов, видимо, объясняется большим содержанием связанной формы воды в талломах.

О начальной скорости испарения можно судить по времени, за которое теряется 50 % воды талломами лишайников. Из данных рис. 4.2 видно, что у вида *Umbilicaria hirsuta* это время составляет 45 минут, *Usnea florida* – 25 мин., *Lassalia pensylvanica* – 50 мин., *Peltigera aphthosa* – 1ч 15 мин., *Stereocaulon tomentosum* – 1ч 05 мин. Отсюда видно, что продолжительность испарения 50 % воды слоевищами меняется в зависимости от вида. Наибольшая скорость потери 50 % воды наблюдается у вида *Usnea florida*, а наименьшая – у *Peltigera aphthosa*. Это объясняется морфолого-анатомическими особенностями и условиями среды их обитания, о чем было сказано выше. В дополнение к тому, *Usnea florida* относится к радиально-кустистым эпифитным лишайникам. Лопасты этих лишайников округлые, тонкие и сильно вытянутые. Имея большую площадь соприкосновения с воздушной средой, видимо, и происходит быстрая потеря воды. Вид *Peltigera aphthosa* – листоватый эпигейный лишайник, характеризуется крупными размерами и толстым слоевищем из-за сильного развития очень рыхлого сердцевинного слоя, состоящего из толстых гиф, который играет немалую роль в задержке воды.

Таким образом, полученный материал показывает особенности изменения водопоглощающей и водоудерживающей способностей талломов у исследованных видов лишайников. Установлено более быстрое поглощение воды сухой массой таллома, особенно в начальные периоды (т. е. наблюдается более высокая водопоглощающая способность), и замедленное испарение воды с поверхности насыщенного ею таллома, особенно после первых минут высушивания (т. е. более высокая водоудерживающая способность).

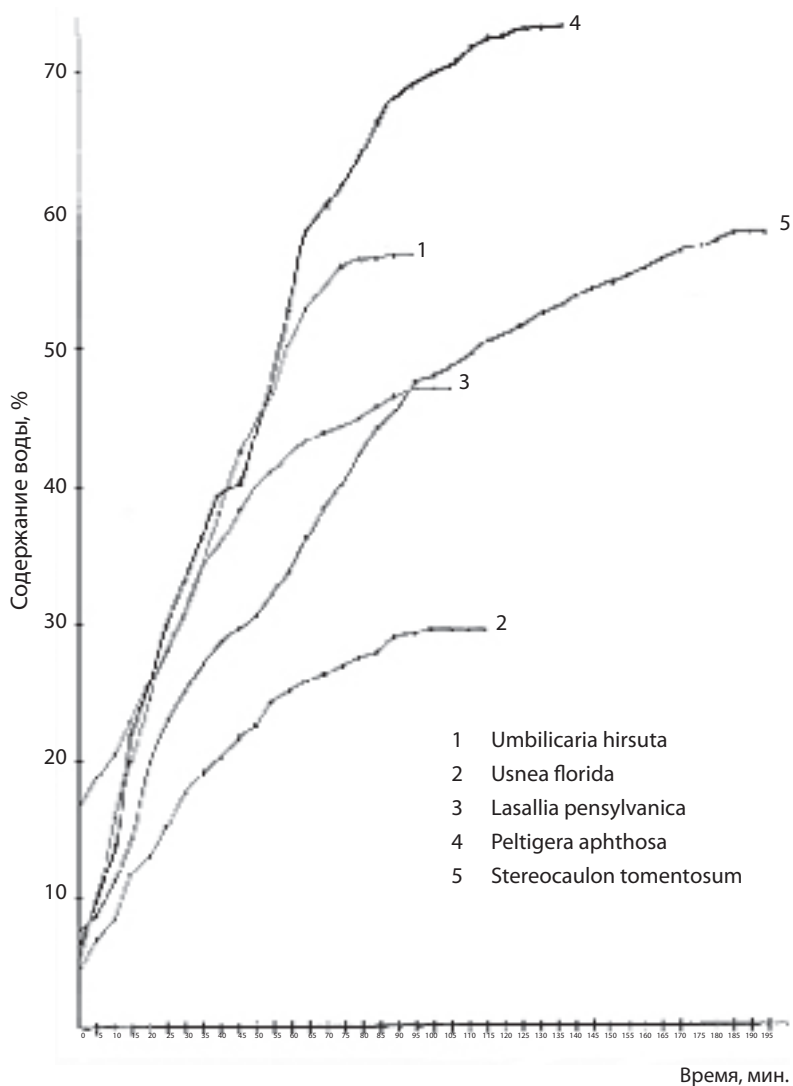


Рис. 4.1. Водопоглощающая способность талломов лишайников

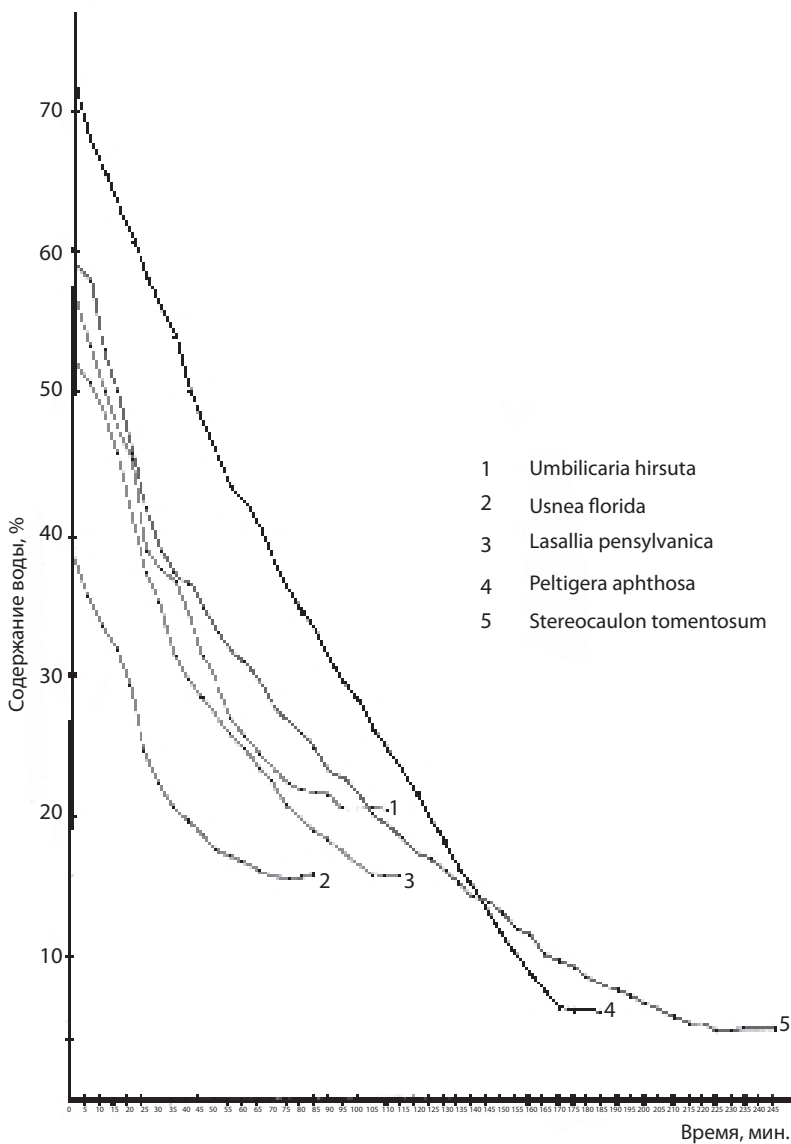


Рис. 4.2. Водоудерживающая способность талломов лишайников

Водопоглощающая и водоудерживающая способности лишайников, как суммарный результат действия всех факторов, удерживающих воду в клетке, регулируются за счет обмена веществ. В частности, регуляция указанных физиологических параметров может происходить путем изменения азотного обмена, а именно, варьирования содержания аминокислот, в том числе пролина, водорастворимых и неэкстрагируемых белковых фракций, с которыми в положительной зависимости находится суммарная гидратация высокополимерных соединений протоплазмы, изменения содержания разных фракций воды в клетках и регуляции водообмена в целом (Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, З. М. Ханов, 2001; Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, 2007) – см. главу 7.

Поэтому мы не разделяем мнение авторов (Stocker, 1927; Butin, 1954 и др.), склонных представлять поглощение и потерю воды талломом почти целиком как физические процессы, подобные поглощению и отдаче воды у желатина, агара и фильтровальной бумаги.

Так называемый «физический» процесс водопоглощения сухой биомассой лишайников до определенного уровня оводненности клеток, видимо, осуществляется только в первые минуты (5–20 мин.) – фаза 1. Вода при этом, очевидно, используется на набухание биоколлоидов клетки. Далее (фаза 2) скорость поступления или потеря воды обуславливается активацией физиолого-биохимических процессов (Л. Х. Слонов, З. М. Ханов, Т. Л. Слонов, 2001 а, б; Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, 2007).

Таким образом, впервые установлены закономерности по изменению некоторых параметров водного режима лишайников в условиях горной системы Центральной части Северного Кавказа, которые позволяют по-новому оценить происходящие процессы в организме лишайников в состоянии биоза по вопросам поглощения, скорости отдачи воды и ее регуляции.

Глава 5

ФОТОСИНТЕЗ ЛИШАЙНИКОВ

Фотосинтез в эколого-физиологических исследованиях является наиболее важным критерием жизнедеятельности организма как процесс, интегрирующий и определяющий другие метаболические функции.

По литературным данным, водоросли занимают лишь 5–10 % объема таллома (*Smith, Muscatine, Lewis, 1969*), но именно они являются основным поставщиком питания лишайников.

Все авторы, измерявшие фотосинтез лишайников, пришли к выводу, что в благоприятных условиях среды он вполне может обеспечить увеличение органического вещества слоевища (*Вайнштейн, 1973*).

Цель наших исследований заключалась в установлении некоторых закономерностей изменения содержания хлорофилла в талломах и интенсивности фотосинтеза разных видов лишайников в условиях Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника (КБВГЗ) и Государственного национального парка «Приэльбрусье» (ГНПП), т. е. горной системы Центральной части Северного Кавказа.

5.1. Содержание хлорофилла в талломах лишайников

Среди многочисленных факторов, влияющих на процесс фотосинтеза, немаловажное значение имеет содержание и состояние пигментов, в особенности хлорофилла (*Рабинович, 1951; Ничипорович, 1982 и др.*). По Ч. Дарвину, «Хлорофилл – это, пожалуй, самое интересное из органических веществ» – цит. по В. В. Полевому (1989). Он является основным пигментом фотосинтезирующих органов всех зеленых растений, в том числе фотобионтов лишайников.

Исходя из этого, мы учитывали изменение содержания хлорофилла в талломах лишайников в разное время года: весной (май), летом (июль), осенью (ноябрь), а также через 4 месяца хранения гербарного материала в лабораторных условиях кафедры ботаники КБГУ.

Результаты наших исследований представлены в таб-

лице 5.1. Из данных таблицы 5.1 видно, что содержание хлорофилла в талломах листоватых лишайников колеблется от 0,38 до 0,86 мг/г сухой массы. При этом наибольшее содержание хлорофилла в талломах наблюдается весной и осенью – 0,42–0,72 и 0,41–0,86 мг/г сухой массы соответственно. В летний период отмечается тенденция к снижению данного пигмента в талломах лишайников, и в зависимости от вида его содержание колеблется в пределах от 0,38 до 0,76 мг/г сухой массы (табл. 5.1). Незначительное уменьшение содержания хлорофилла в талломах лишайников в летнее время, видимо, связано с повышением температуры и уменьшением влажности воздуха (рис. 1–5 в приложении). В таких условиях, по нашим данным, наблюдается значительное снижение содержания воды в талломах лишайников (см. главу 3).

По данным многих авторов (Вечер, 1961; Тарчевский, 1964; Шматько, 1974; Л. Слонов, 1985 и др.), снижение содержания хлорофилла в фотосинтезирующих органах наблюдается при почвенной засухе, недостаточном водоснабжении растений. Это может происходить вследствие разрушения хлорофилла или замедления его биосинтеза. Наоборот, с улучшением водообмена растений биосинтез пигментов активизируется (Шматько, 1974; Л. Слонов, 1985).

Содержание хлорофилла в талломах листоватых лишайников меняется также по экогруппам: эпигейные – 0,44–0,72 мг/г, эпилитные – 0,38–0,67 мг/г, эпифитные – 0,41–0,86 мг/г сухой массы (табл. 5.1). Самое высокое содержание хлорофилла отмечено осенью у эпифитного вида *Xanthoria parietina* – 0,86 мг/г сухой массы. Видимо, это связано с тем, что *X. parietina* по особенностям анатомического строения таллома относится к группе *Parmelia*, характеризующейся оптимальными особенностями таллома по условию водоснабжения для фотосинтеза (см. главу 3).

Содержание хлорофилла в талломах кустистых лишайников варьирует от 0,49 до 0,92 мг/г сухой массы (табл. 5.1). Наибольшим содержанием хлорофилла среди экогрупп отмечены эпигейные лишайники – от 0,49 до 0,92 мг/г, затем идут эпифиты – 0,68–0,82 мг/г и эпиксильные – до 0,52 мг/г сухой биомассы. Это объясняется тем, что почвенный субстрат более обеспечен влагой, чем древесный.

У всех исследованных лишайников, независимо от их принадлежности к жизненным формам и экологическим группам, наибольшее содержание хлорофилла наблюдается в лесном поясе по сравнению с субальпийским и субнивальным поясами. Такая закономерность находится в определенной зависимости с изменениями, происходящими в водном режиме, а также в азотном обмене (главы 4 и 7).

Содержание хлорофилла в талломах различных видов лишайников, 2000 г.

Вид	Жизненная форма	Экологическая группа	Пояс	Содержание хлорофилла, мг/г сухой массы			
				весна (май)	лето (июль)	осень (ноябрь)	после 4-мес. хранения (01.06–30.09)
<i>Rhizoplaca chrysoleuca</i>	л.	эпилит	субнив.	-	-	0,42	-
<i>Parmelia glabra</i>	л.	эпифит	субальп.	0,42	-	0,41	-
<i>Peltigera canina</i>	л.	эпигейный	субальп.	0,44	-	-	-
<i>Flavoparmelia caperata</i>	л.	эпилит	субальп.	0,44	0,38	0,42	0,17
<i>Hypogymnia physodes</i>	л.	эпилит	субальп.	0,52	0,49	-	0,19
<i>Peltigera elizabethae</i>	л.	эпигейный	лесн.	0,72	-	-	-
<i>Lasallia pensylvanica</i>	л.	эпилит	лесн.	-	0,63	0,67	0,20
<i>Xanthoria parietina</i>	л.	эпифит	лесн.	-	0,76	0,86	0,22
<i>Usnea hirta</i>	к.	эпифит	субальп.	0,70	0,68	0,71	0,28
<i>U. florida</i>	к.	эпифит	субальп.	-	0,76	0,82	0,19
<i>Evernia prunastri</i>	к.	эпифит	лесн.	0,80	0,68	0,80	0,28
<i>Cetraria islandica</i>	к.	эпигейный	лесн.	0,70	0,64	0,92	0,29
<i>Cladonia pocillum</i>	к.	эпигейный	лесн.	-	0,49	0,64	0,14
<i>Cl. pyxidata</i>	к.	эпигейный	лесн.	-	0,51	0,62	0,15
<i>Cl. digitata</i>	к.	эпиксилльный	лесн.	-	-	0,52	-

Во все времена года, в особенности в весенне-осенний периоды, наибольшее содержание хлорофилла в талломах наблюдается у видов: *Cetraria islandica*, *Evernia prunastri*, *Usnea hirta*, *U. florida*, *Xanthoria parietina* по сравнению с другими изученными. Это объясняется видовыми особенностями, их устойчивостью к засухе, обезвоживанию. В этом отношении представляют интерес данные, полученные по содержанию хлорофилла в талломах после четырехмесячного их хранения (табл. 5.1).

Как видно из данных таблицы 5.1, у всех изученных видов лишайников наблюдается резкое снижение содержания хлорофилла в талломах до 0,14–0,29 мг/г сухой массы. Однако при этом сохраняется видовая специфичность, т. е. разные виды содержат разное количество хлорофилла. Причем наибольшее его количество наблюдается у *Cetraria islandica*, *Evernia prunastri* и *Usnea hirta*.

Значительное содержание хлорофилла в талломах исследованных видов лишайников после продолжительного их хранения может служить подтверждением того, что у пойкилоксерофитов, куда относятся и лишайники, при обезвоживании сохраняется, в какой-то степени, неповрежденным фотосинтетический аппарат, структура электронно-транспортной системы, энергетическая полноценность дыхания (Генкель, 1982; Гродзинский, 1983; Л. Х. Слонов, З. М. Ханов, Т. Л. Слонов, 2001; Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, 2005).

Таким образом, в условиях горной системы Центральной части Северного Кавказа нами впервые установлены некоторые закономерности изменения содержания хлорофилла в талломах лишайников по временам года (весна, лето, осень), принадлежащих к разным жизненным формам, экологическим группам в зависимости от вертикальной поясности. Пигменты, в частности содержание хлорофилла, могут служить индикаторами состояния лишайников, параметром их реакции на изменения экологических условий (З. М. Ханов, Т. Л. Слонов, 1999).

5.2. Интенсивность фотосинтеза

Физиологические методы исследований дают наиболее ценную информацию о жизнедеятельности лишайников (Блюм, 1974). Одним из важнейших физиологических процессов является фотосинтез.

В литературе немало данных о фотосинтезе лишайников (Барашкова, 1970; Нифонтова, 1971; Вайнштейн, 1973; Трасс, 1977; *Kershaw*, 1985; *Lange et al.*, 1991, 1993 и др.).

В настоящей работе впервые изложены результаты исследований по интенсивности фотосинтеза лишайников охраняемых территорий Центральной части Северного Кавказа в высокогорных условиях.

На рисунке 5.1 видна динамика изменения интенсивности фотосинтеза в течение дня у лишайников *Cetraria islandica* (окр. т/б «Эльбрус», сосновый лес, эпигейный, кустистый, 2400 м над уровнем моря) и *Melanelia olivacea* (окр. т/б «Сокол», эпифит, листоватый, 2100 м) в условиях национального парка «Приэльбрусье». У обоих видов максимум фотосинтеза приходится на 11 часов утра. После полуденной депрессии накопление углерода постепенно возрастает и второй максимум по величине, меньше утреннего, наблюдается в 18 часов. Из данных рисунка 5.1 видно, что после утреннего максимума динамика фотосинтеза тесно коррелирует с содержанием воды в талломах лишайников и относительной влажностью воздуха. Многие лишайники более активно фотосинтезируют в утренние и вечерние часы (Барашкова, 1970; Трасс, 1977 и др.). Минимум интенсивности фотосинтеза наблюдается в полуденное время (13–14 ч) при более низком содержании воды в талломах. При этом следует отметить, что наибольшая интенсивность фотосинтеза свойственна *Cetraria islandica*. Последнее, видимо, связано со структурно-функциональными свойствами видов и с микроклиматическими условиями местообитаний, способствующими реализации этих свойств. Это подтверждается материалами исследований интенсивности фотосинтеза и содержания воды в талломах на примере 5 видов лишайников (табл. 5.2). Из таблицы видно, что наибольшей интенсивностью фотосинтеза среди лишайников обладает вид *Peltigera elizabethae*. Далее по убывающей идут виды *Anaptychia ciliaris*, *Cladonia pyxidata*, *Dermatocarpon miniatum* и *Protoparmelia badia*. Разная скорость фотосинтеза объясняется разным содержанием воды и хлорофилла в талломах, анатомо-морфологическими особенностями строения слоевищ, а также экологическими условиями среды обитания исследованных лишайников.

Обычно наиболее оптимальные для фотосинтеза условия создаются, когда содержание воды в талломах лишайников в зависимости от вида и условий местообитания колеблется в среднем в пределах от 60 до 90 % и более на сырую массу. Аналогичные данные мы нашли в работах А. Рида (Ried, 1953, 1960 b), который показал четкую взаимосвязь между анатомией таллома и оптимумом влажности для фотосинтеза: чем толще и плотнее таллом, тем ниже оптимальное содержание воды – от 65 % (*Lasallia pustulata* (= *Umbilicaria*)) до 90 % (*Peltigera canina*) от полного насыщения. В нашем

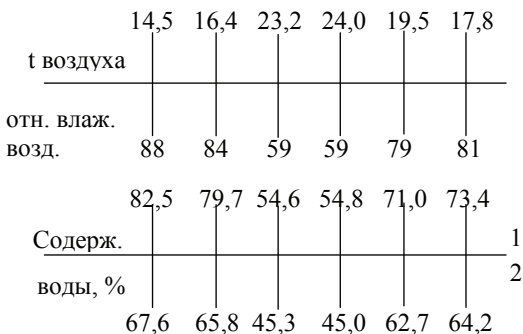
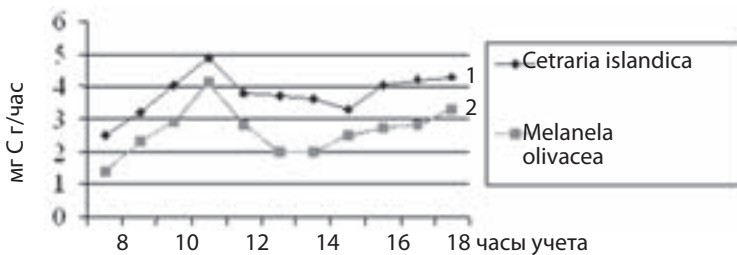


Рис. 5.1. Дневная динамика температуры, относительной влажности воздуха, содержания воды в талломах и интенсивности фотосинтеза лишайников 16 мая 2000 г. (ГНПП)

случае эти цифры колеблются от 62,5 % (*Dermatocarpon miniatum*) до 75,3 % (*Peltigera elizabethae*) сырой массы, за исключением вида *Protoparmelia badia*, у которого содержание воды составляет 49,4 % к сырой массе. Вид *P. elizabethae* произрастает на почве среди мхов. Слоевище пельтигеры толстое, вследствие сильного развития сердцевинного слоя. Кроме того, у них отходят пучки длинных ризин, проникающих в почву и, по-видимому, в известной мере доставляющих воду лишайнику, что очень важно для процесса фотосинтеза. Сравнительно высокая интенсивность фотосинтеза у кустистого эпифитного лишайника *Anaptychia ciliaris*, видимо, связана с увеличением площади соприкосновения таллома с окружающей средой. *Dermatocarpon miniatum* – типичный эпилитный лишайник, характеризующийся сильным развитием нижней «коры», что позволяет избежать сильного перегрева. Кроме того, многочисленные разрывы «коры» таллома служат для проведения воздуха к зоне водорослей. У *Cladonia ruxidata* таллом образован двумя типами слоевищ: горизонтальным – чешуйчатым и вертикальным – подециями, где

встречаются водоросли *Trebouxia*. Такое расположение водорослей, видимо, обеспечивает нормальное протекание фотосинтеза. *Protoparmelia badia* как накипной эпилитный лишайник встречается в экстремальных условиях, и за счет сильной солнечной радиации повышается скорость испарения воды талломом.

Таблица 5.2

Интенсивность фотосинтеза у разных видов лишайников и шалфея войлочного в условиях КБВГЗ, среднее за 2000–2001 гг., июль, 9–11 ч.

Вид	Жизн. форма, экогруппа	Содерж. воды, %	Содерж. хлорофилла, мг/г сухой массы	Инт. фотосинтеза, мг С на 1 г сухой массы/час
<i>Anaptychia ciliaris</i>	кустистый, эпифит	73,6±1,8	0,66±0,01	5,7±0,23
<i>Cladonia pyxidata</i>	кустистый, эпигейный	68,7±0,6	0,63±0,02	5,4±0,16
<i>Dermatocarpon miniatum</i>	умбиликатный, эпилит	62,5±0,7	0,55±0,01	4,2±0,14
<i>Peltigera elizabethae</i>	листоватый, эпигейный	75,3±0,6	0,74±0,03	7,3±0,27
<i>Protoparmelia badia</i>	накипной, эпилит	49,4±1,4	0,42±0,01	2,6±0,08
<i>Salvia canescens</i>	ксерофит	80,1±2,2	3,6±0,09	79,8±3,65

Примечание: относительная влажность воздуха – 9 ч–81 %, 10 ч–79 %, 11 ч–72%. Температура воздуха соответственно: 15,4;16,0;17,6° С.

Таким образом, впервые в условиях горной системы Центральной части Северного Кавказа установлены некоторые особенности изменения содержания хлорофилла в талломах, активности протекания фотосинтеза у разных видов лишайников в течение дня, утренние часы. Установлены некоторые общие и частные (видовые) закономерности по указанным параметрам. Пигменты, в частности содержание хлорофилла, а также интенсивность фотосинтеза могут служить индикаторами состояния лишайников, параметрами их реакции на изменения экологических условий среды обитания.

Глава 6

ДЫХАНИЕ ЛИШАЙНИКОВ (интенсивность, эффективность и соотношение путей дыхания)

Дыхание – основной источник энергии и метаболитов. С его участием осуществляется регуляция многих жизненных процессов, в том числе устойчивости растений к различным неблагоприятным условиям среды обитания (Семихатова, 1974; Рубин, Ладыгина, 1974 и др.). Из работ ряда авторов (Вайнштейн, 1972; Генкель, 1982; *Kershaw*, 1985) известно, что изучению интенсивности дыхания лишайников посвящены работы многих исследователей. Установлено, что при увеличении содержания воды в талломах дыхание усиливается, а при обезвоживании происходит равномерное снижение интенсивности дыхания (*Jumelle*, 1892, цит. по: Вайнштейн, 1972; *Ensgraber*, 1954; Генкель, 1982 и др.). Дыхание обнаруживается при очень низких температурах (*Siegel, Daly*, 1968; *Atanasiu*, 1969), а также сохраняется при высоких (*Lange*, 1953). Однако во многих случаях полученные данные носят противоречивый характер. При этом остаются почти не изученными особенности изменения энергетической эффективности и соотношения путей дыхания лишайников. Все вышеперечисленные работы велись с малым количеством видов и очень редко исследования проводились с учетом разных жизненных форм, экогрупп, встречающихся на разных высотных поясах.

Результаты наших исследований показали, что в условиях КБВГЗ интенсивность дыхания у 13 изученных видов за 1999–2000 гг. колеблется от 76,8 до 273,0, а в условиях ГНПП у 17 видов лишайников – от 75,6 до 271,9 мкл O_2 г сухой массы⁻¹/час⁻¹ (табл. 11–12 в приложении). Такое изменение интенсивности дыхания в умеренно-континентальных условиях охраняемых территорий объясняется варьированием условий среды в зависимости от времени года (весна, лето, осень) и конкретных мест обитания лишайников, насыщенности талломов водой и индивидуальных особенностей видов.

Интенсивность дыхания листоватых лишайников колеблется в пределах 119,8–273,0, кустистых – 127,4–271,9 мкл O_2 г сухой массы⁻¹/час⁻¹ (табл. 11–12 в приложении). У всех

видов лишайников наименьшая интенсивность дыхания наблюдается в основном в летний период. Это объясняется снижением содержания воды в талломах в связи с уменьшением влажности мест их обитания, повышением степени освещенности в указанный период (рис. 1–5 в приложении). Зависимость интенсивности дыхания от оводненности талломов установлена рядом авторов (*Jumelle*, 1892, цит. по: Вайнштейн, 1972; *Stocker*, 1927; *Fraymouth*, 1928; *Smyth*, 1934; *Butin*, 1954; *Bliss*, *Hadley*, 1964 и др.). Отмечается, что интенсивность дыхания лишайников быстро падает при уменьшении содержания воды, начиная уже с 80 % от максимального насыщения (*Ried*, 1960 a, b). В нашем случае летом содержание воды в талломах снижается и колеблется в пределах от 41,30 до 82,40 % на сырую массу (табл. 11–12 в приложении). Среди листоватых лишайников в зависимости от экологической приуроченности более интенсивно дышат эпигейные лишайники – 162,3–273,0 мкл O_2 г сухой массы⁻¹/час⁻¹. Далее идут эпифитные лишайники – 128,3–190,4 и эпилитные – 119,8–176,0 мкл O_2 г сухой массы⁻¹/час⁻¹. Это объясняется тем, что почвенный субстрат характеризуется большим содержанием воды. Кроме того, род *Peltigera*, входящий в группу эпигейных лишайников, отличается отсутствием нижней коры и мощным развитием рыхлого и волокнистого сердцевинного слоя. Эти особенности позволяют лишайнику удерживать воду больше, чем другие плектенхимы. Пучки длинных ризин, проникающих в почву, видимо, доставляют воду и тем самым улучшают водообеспеченность таллома.

Среди кустистых лишайников, в зависимости от приуроченности к субстрату, наибольшей интенсивностью дыхания отмечен эпиксилный вид *Cladonia digitata* – 271,9 мкл O_2 г сухой массы⁻¹/час⁻¹ (табл. 12 в приложении). Эпифитные и эпигейные лишайники характеризуются практически одинаковыми величинами интенсивности дыхания – 128,5–230,6 и 127,4–236,2 мкл O_2 г сухой массы⁻¹/час⁻¹ соответственно.

В зависимости от высоты над уровнем моря, максимальная интенсивность дыхания отмечена для лишайников лесного пояса – 124,6–273,0 мкл O_2 г сухой массы⁻¹/час⁻¹, далее идут субальпийские лишайники – 79,4–256,4 и альпийские – до 184,3 мкл O_2 г сухой массы⁻¹/час⁻¹. Эти изменения находятся в определенной зависимости с изменениями, происходящими в водном режиме и азотном обмене (см. главы 4 и 7).

Зависимость интенсивности дыхания лишайников от степени насыщенности талломов водой более наглядно представлена в таблицах 6.1–6.3.

В условиях КБВГЗ, по данным 1998–1999 гг., с уменьшением степени оводненности таллома водой от 80 до 20 % про-

исходит значительное уменьшение интенсивности дыхания с резким падением при 30 и в особенности при 20 % насыщения (табл. 6.1). Аналогичные данные получены и в условиях ГНПП в 2000–2001 гг. (табл. 6.2) и в условиях КБВГЗ в эти же годы (табл. 6.3). Однако, как отмечают некоторые авторы (Stocker, 1927; Smyth, 1934), даже в воздушно-сухом лишайнике наблюдается заметное дыхание. У лишайника *Teloschistes flavicans* (Sw.) Horm. дыхание отмечалось даже при содержании 0,4 % воды в талломе (Cuthbert, 1934). Из данных таблицы 6.1 также видно, что интенсивность дыхания лишайников и цветкового растения шалфея войлочного, растущего в местах обитания первых, при обезвоживании была неоднотипной. В начале обезво-

Таблица 6.1

Изменение интенсивности дыхания лишайников и шалфея войлочного в зависимости от степени насыщенности таллома водой, среднее за 1998–1999 гг., КБВГЗ

Вид	Содержание воды, % на сырую массу					
	80	70	60	40	30	20
	Интенсивность дыхания, мкл O ₂ г сухой массы ⁻¹ /час ⁻¹					
<i>Salvia canescens</i>	850±8,5	910±21,4	895±16,7	405±7,6	86±1,8	-
<i>Ramalina sinensis</i>	207±6,5	196±5,0	169±4,2	104±2,7	42±0,7	12.3±1,5
<i>Cladonia pyxidata</i>	164±5,4	158±4,2	127±4,1	76±4,1	23±0,9	6,0±0,2
<i>Cetraria islandica</i>	198±4,9	172±3,8	145±3,6	81±1,6	36±1,6	8,5±0,3

живания у первых отсутствует значительный, по сравнению со вторым, подъем интенсивности дыхания. У лишайников по мере обезвоживания наблюдается равномерное снижение интенсивности дыхания (рис. 6.1). Как видно из приведенных кривых, они получились разными у лишайников и шалфея. У шалфея хорошо выявился процесс, сходный с феноменом Бриллиант, а у лишайников его не было. В. А. Бриллиант (1949) обнаружила повышение интенсивности фотосинтеза в начале обезвоживания, которое впоследствии Данилов назвал феноменом Бриллиант. Результаты наших исследований, проведенных с использованием вышеуказанных трех видов лишайников, подтверждают сведения А. Энсграбера (*Ensgraber*, 1954) и П. А. Генкеля (1982), полученные на примере одно-

го вида лишайника *Hypogymnia physodes*. С точки зрения П. А. Генкеля (1982), лишайники как пойкилоксерофиты не имеют фазы реституции, так как для них обезвоживание не патология, а норма реакции. Кроме того, результаты наших исследований показывают, что интенсивность дыхания ли-

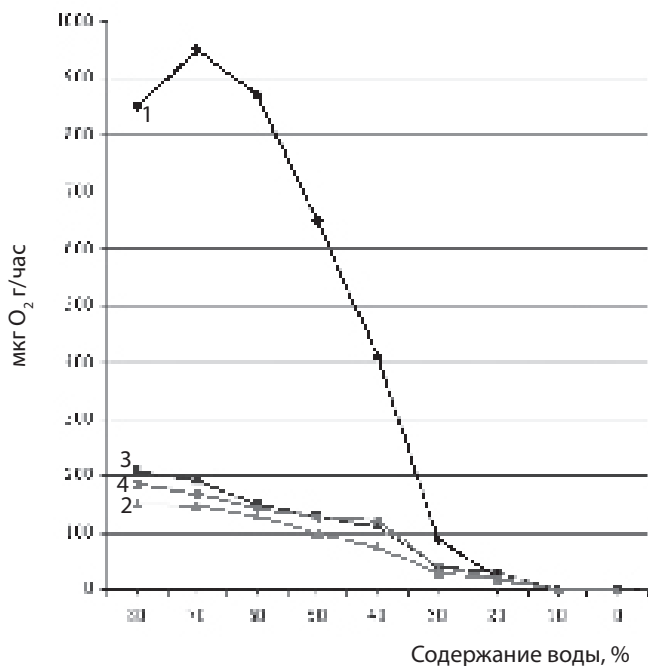


Рис. 6.1. Интенсивность дыхания некоторых видов лишайников и цветкового растения при обезвоживании

1 — Salvia canescens	3 — Ramalina sinensis
2 — Cladonia chlorophaea	4 — Cetraria islandica

шайников в 4–5 и более раз меньше, чем у *Salvia canescens* С. А. Мей, растущего в условиях высокогорья, с выраженными ксероморфными признаками (табл. 6.1 и рис. 6.1). Низкая интенсивность дыхания лишайников по сравнению с высшими растениями рассматривается как одна из их приспособительных реакций, обеспечивающих перенесение неблагоприятных условий (Вайнштейн, 1972). У всех исследованных видов отмечается повышение интенсивности дыхания весной и осенью. Такая закономерность связана с увеличением содер-

**Интенсивность дыхания разных видов лишайников
в зависимости от степени насыщенности таллома водой,
среднее за 2000–2001 гг., ГНПП**

Вид	Жизн. форма	Экол. группа	Содерж. воды, % на сырую массу	Интенсивность дыхания, мкл O ₂ г сухой массы ⁻¹ /час ⁻¹
Anaptychia ciliaris	кустистый	эпифит	80	234,2±7,4
			50	178,7±3,9
			30	49,2±0,8
Umbilicaria hirsuta	умбиликатный	эпилит	80	185,2±3,7
			50	149,4±2,6
			30	61,5±0,4
Peltigera elizabethae	листоватый	эпигей	80	204,8±6,5
			50	162,4±4,7
			30	72,6±1,2
Protoparmelia badia	накипной	эпилит	80	121,9±2,4
			50	69,4±1,2
			30	28,6±0,7

Таблица 6.3

**Интенсивность дыхания лишайников в зависимости от их
насыщенности водой, среднее за 2000–2001 гг., КБВГЗ**

Вид	Жизн. форма	Экол. группа	Содерж. воды, % на сырую массу	Интенсивность дыхания, мкл O ₂ г сухой массы ⁻¹ /час ⁻¹
Cetraria islandica	кустистый	эпигей	80	176,3±3,4
			50	107,5±2,5
			30	37,4±0,7
			20	7,9±0,2
Cladonia pyxidata	кустистый	эпигей	80	187,4±3,7
			50	131,7±4,6
			30	45,2±1,5
			20	9,7±0,2
Protoparmelia badia	накипной	эпилит	80	156,1±4,0
			50	94,8±3,2
			30	29,5±0,5
			20	5,8±0,1
Ramalina sinensis	кустистый	эпигей	80	193,4±3,2
			50	116,5±2,4
			30	51,3±1,3
			20	11,7±0,4

жания в талломах в связи с изменением влажности мест обитания в более благоприятную сторону. Как видно из таблицы 11 (в приложении), наибольшая интенсивность дыхания наблюдается у *Peltigera ponojensis* Gyeln. (264,0 весной и 273,0 мкл O₂ г сухой массы⁻¹/час⁻¹ – осенью). В условиях национального парка высокая интенсивность дыхания отмечена у лишайника *Cladonia digitata* (L.) Hoffm. (271,9 весной и 256,4 мкл O₂ г сухой массы⁻¹/час⁻¹ – осенью).

Известно, что растительным организмам присущи разнообразные пути окисления дыхательного субстрата. Важнейшими из них являются гликолитический (дихотомический) через пировиноградную кислоту и далее через цикл ди- и трикарбоновых кислот (гликолиз и цикл Кребса) и пентозофосфатный пути окисления, которые занимают центральное положение в метаболизме клетки. В этой связи и с учетом того, что особенности изменения соотношения указанных путей дыхания у лишайников очень мало изучены (Вайнштейн, 1972), мы включили данный вопрос в план наших исследований с целью установления адаптивной функции дыхания к условиям внешней среды.

Известно, что пентозофосфатный путь окисления глюкозы включает два этапа: 1) окисление глюкозы, 2) рекомбинацию сахаров для регенерации исходного субстрата (глюкозо-6-фосфата).

Первый этап включает последовательные реакции, катализируемые дегидрогеназодекарбоксилирующей системой, состоящей из трех ферментов. Первая реакция представляет собой дегидрирование глюкозо-6-фосфата глюкозо-6-фосфатдегидрогеназой. Этот фермент в качестве акцептора электронов использует NADP⁺. Он дегидрирует первый атом углерода глюкозо-6-фосфата с образованием лактона 6-фосфоглюконовой кислоты.

В этой связи мы определяли активность фермента глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в слоевищах лишайников при разной их оводненности с целью установления изменения соотношения путей дыхания.

На примере лишайников нами впервые установлено, что у всех исследованных видов самая низкая активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы наблюдается при 80 %-ном содержании воды в талломах (табл. 6.4).

При таком уровне содержания воды в талломах, видимо, у лишайников происходит протекание гликолитического цикла дыхания (гликолиз и цикл Кребса). Наоборот, по мере снижения содержания воды в талломах у лишайников активность данного фермента возрастает.

Активность дегидрогеназы глюкозо-6-фосфата (мкг NADP·H₂ на 1 мг белка) в зависимости от степени насыщенности таллома лишайников водой и в % от контроля (контроль – 100% при 80% насыщенности таллома водой), 1999 г.

Вид	Жизн. форма	Экол. группа	Содерж. воды, % на сырую массу	Активн. глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы	
				мкг NADP·H ₂ на 1 мг белка	% от контроля
Anaptychia ciliaris	кустистый	эпифит	80	5,86±0,2	100
			50	9,43±0,3	161
			30	11,52±0,6	197
Dermatocarpon miniatum	листоватый	эпилит	80	5,94±0,3	100
			50	8,89±0,1	150
			30	12,14±0,4	
Peltigera elizabethae	листоватый	эпигей	80	4,76±0,4	100
			50	7,49±0,3	158
			30	9,46±0,2	200
Protoparmelia badia	накипной	эпилит	80	4,65±0,3	100
			50	7,45±0,4	160
			30	10,06±0,4	216

Особенно резкое повышение активности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, энзима, который занимает ключевую позицию в пентозофосфатном цикле (Курсанов и др., 1965), происходит при 30%-ном содержании воды в талломах. Отсюда видно, что с увеличением дефицита воды в талломах у лишайников отмечается усиление пентозофосфатного пути дыхания. Это, видимо, для лишайников является приспособительной реакцией в условиях недостаточной водообеспеченности. Аналогичные сведения приводятся в работах А. А. Абрарова, Н. С. Петина (1964), А. Л. Курсанова и др. (1965), Г. М. Гриневой, В. А. Липасовой (1968), Л. Х. Слонова (1973, 1985, 1997) на примере высших растений.

Нами (Л. Слонов, З. Ханов, Т. Слонов, 2002) впервые было установлено, что у лишайников независимо от степени насыщенности талломов водой сохраняется сопряженность окисления с фосфорилированием, если об этом судить по стимулирующему действию 2,4 ДНФ на процесс дыхания.

Мы подтвердили способность лишайников-пойкилоксерофитов сохранять энергетическую полноценность дыхания при обезвоживании путем количественного определения кислоторастворимого органического фосфора, в состав ко-

того входят макроэргические соединения, в том числе АТФ (Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, 2005).

Таблица 6.5

Изменение содержания общего и кислоторастворимого органического фосфора в слоевищах лишайников при обезвоживании, среднее за 2001–2003 гг.

Вид	Жизненная форма	Эколог. группа	Содержание воды, % на сухую массу	Общий фосфор, % на сухую массу	Кислото-растворимый органический фосфор, % на сухую массу
Cetraria islandica	куст.	эпиг.	80	0,329±0,020	0,096±0,003
			50	0,315±0,010	0,093±0,002
			30	0,232±0,001	0,097±0,001
			20	0,186±0,004	0,097±0,001
			10	0,180±0,005	0,099±0,001
Cladonia chlorophaea	куст.	эпиг.	80	0,275±0,014	0,084±0,002
			50	0,266±0,008	0,086±0,001
			30	0,198±0,005	0,088±0,002
			20	0,187±0,004	0,092±0,001
			10	0,186±0,005	0,093±0,001
Lecanora badia	накип.	эпил.	80	0,237±0,012	0,062±0,002
			50	0,204±0,009	0,062±0,003
			30	0,216±0,004	0,072±0,001
			20	0,196±0,003	0,074±0,001
			10	0,195±0,002	0,074±0,001
Ramalina sinensis	куст.	эпиг.	80	0,147±0,013	0,053±0,004
			50	0,151±0,007	0,053±0,003
			30	0,128±0,006	0,054±0,002
			20	0,116±0,005	0,062±0,001
			13	0,114±0,003	0,062±0,001

Из данных таблицы 6.5 видно, что содержание общего фосфора в талломах лишайников по мере постепенного обезвоживания от 80 до 30% содержания воды уменьшается незначительно, а при обезвоживании от 30 до 10% почти не меняется. Самым интересным обстоятельством является динамика изменения содержания кислоторастворимого органического фосфора, включающего макроэргические соединения. Установлено, что при обезвоживании таллома лишайников кислоторастворимый органический фосфор не разрушается, а почти остается на том же уровне, или даже наблюдается тенденция к его увеличению. Подобная закономерность установлена П. А. Генкелем (1982) при срав-

нительном изучении пойкиломезофитов на примере мхов (*Plegiochila espleniodes*, *Atrichum undulatum*) и пойкилоксерофитов на примере мха (*Neckera crispa*), лишайников (*Cladonia rangiferina*, *Parmelia phycodes*, *Peltigera canina*) и цианобактерии (*Nostoc commune*). По его мнению, самым основным признаком пойкилоксерофитов является их способность сохранять энергетическую полноценность дыхания до конца обезвоживания и процесс гелефикации протоплазмы, при котором сохраняется вся организация и структура, биохимические свойства протоплазмы клеток.

Лишайники, в отличие от других организмов, обладают удивительной способностью расти в экстремальных условиях на самых разнообразных субстратах. В этих условиях, по нашим данным (Л. Слонов и др., 2001 а, б), у них в клетках увеличивается наиболее прочно связанная вода и энергия макроэргических соединений в основном тратится на выработку разных механизмов адаптации, сохранение в неповрежденном состоянии фотосинтетического аппарата, структуры электронно-транспортной системы, протоплазмы клетки и организма в целом, даже в состоянии криптобиоза. Этими особенностями можно объяснить способность пойкилоксерофитов, в том числе лишайников, выходить из состояния скрытой жизни – криптобиоза при наступлении благоприятных условий, в особенности водообеспеченности, и переходить в состояние биоза.

Итак, результаты наших исследований по количественному определению в слоевищах лишайников кислоторастворимого органического фосфора, включающего макроэргические соединения, и литературные сведения полностью подтверждают основной вывод, сделанный нами о том, что у лишайников, независимо от степени насыщенности талломов водой, сохраняется сопряженность дыхания (окисления) с фосфорилированием, т.е. энергетическая полноценность дыхания.

Таким образом, в природных горных условиях заповедника и национального парка Центральной части Северного Кавказа и в лабораторных условиях кафедры ботаники КБГУ впервые установлены основные закономерности изменения интенсивности дыхания различных видов лишайников как единого организма по временам года. Выяснено, что интенсивность дыхания у лишайников меняется в зависимости от индивидуальных особенностей, принадлежности их к жизненным формам, экологическим группам и вертикальной поясности. Установлено, что с увеличением дефицита воды в талломах у лишайников отмечается усиление пентозофосфатного пути дыхания и, видимо, ослабление гликолитиче-

ского цикла. Лишайники, имея разные пути превращения дыхательного материала, в зависимости от внешних условий, в особенности от водообеспеченности, видимо, используют тот или иной путь дыхания или все пути одновременно и тем самым повышают адаптационные возможности к варьирующим условиям среды их обитания. Кроме того, установлено, что у лишайников при их обезвоживании сохраняется сопряженность дыхания (окисления) с фосфорилированием и тем самым обеспечивается возможность сохранения их субмикроскопической структуры даже в состоянии криптобиоза.

Глава 7

АЗОТНЫЙ ОБМЕН ЛИШАЙНИКОВ (содержание разных форм азота, белковых фракций в талломах и аминокислотный состав белков)

Из обширной проблемы азотного обмена лишайников в литературе подробно освещен процесс фиксации атмосферного азота (Шапиро, 1971, 1986; Kershaw, 1985 и др.). Этой способностью обладают те виды, которые имеют в качестве фотобионтов цианобактерии. Азотному обмену лишайников с зеленым фотобионтом, которые составляют подавляющее большинство лишайнофлоры, уделялось гораздо меньше внимания (Шапиро, 1990).

Помимо теоретического интереса, который представляет всестороннее исследование азотного метаболизма такой уникальной группы симбиотических организмов как лишайники, работа имеет практическое значение. Во-первых, она должна расширить представления о вкладе лишайников в азотный баланс почв. Во-вторых, знание адаптационных особенностей азотного обмена лишайников может быть полезным в экоисследованиях. Наконец, сведения о влиянии антропогенного воздействия на реакции азотного метаболизма необходимы при использовании лишайников в качестве биоиндикаторов в экологическом мониторинге.

На примере разных растений показано, что белковый обмен в растительном организме изменяется в зависимости от биологических особенностей растений и действия различных факторов внешней среды (Сисакян, 1940; Шарапов, 1962; Павлов, 1967; Л. Слонов, 1985, 1997 и др.).

В настоящей работе впервые рассматриваются результаты наших исследований по азотному обмену лишайников в условиях КБВГЗ и ГНПП в зависимости от вертикальной поясности.

Определение разных форм азота в талломах лишайников показало, что у исследованных видов содержание общего азота составляет 2,625 – 4,375 %, белкового азота – 2,450 – 3,850 %, а небелкового – 0,175 – 1,400 % от абсолютно сухого вещества (табл. 7.1). При этом следует отметить, что независимо от места сбора большее содержание разных форм азота в талломах наблюдается у вида *Peltigera canina*, содер-

жащего цианобактерию *Nostoc*. В 1955 году *G. Bond* и *G. D. Scott* впервые показали способность лишайников с цианобионтом фиксировать атмосферный азот. Кроме того, лишайники могут усваивать азот из органических и неорганических соединений (*Galino*, 1954; *Smith*, 1960, цит. по: Шапиро, 1971).

Из данных таблицы 7.1 видно, что содержание разных форм азота значительно меняется также в зависимости от вертикальной поясности. Наибольшее их содержание отмечается в условиях высокогорья, т.е. в лесном и особенно субальпийском и альпийском поясах. Эти пояса располагаются на высотах 1700–3200 м над уровнем моря, где за год осадков выпадает в пределах от 600 до 800 мм и более. В условиях недостаточного увлажнения степного пояса (зона степей) содержание трех форм азота (общий, белковый, небелковый) в талломах лишайников наименьшее. Такая закономерность, видимо, связана с тем, что скорость азотфиксации и усвоения азота из органических и неорганических соединений в большей степени зависит от влияния влажности среды обитания, влажности таллома лишайников (Моисеева, 1961; Шапиро, 1986 и др.).

Как отмечает И. А. Шапиро (1986), лишайники издавна считаются растениями с замедленным азотным обменом, со слабым синтезом и распадом белка. Вместе с тем установлено, что в лишайниках содержатся самые разнообразные ферменты азотного метаболизма.

В связи с этим представляет интерес содержание белкового азота в талломах лишайников (табл.7.1).

Как видно из данных таблицы 7.1, по результатам наших исследований процентное содержание белкового азота от общего колеблется от 68,0 до 93,3, а отношение белкового к небелковому азоту составляет 2,13 – 14,00 %.

По данным И. А. Шапиро (1971), белковый азот составляет от 60 до 90 % общего содержания азота. Приведенные данные свидетельствуют не о слабом синтезе белка, а наоборот, о достаточно высокой синтетической деятельности изученных лишайников.

В работах Т. Л. Слонова (1998), Т. Л. Слонова, Л. Х. Слонова, Л. Б. Курашевой (1999), Л. Х. Слонова, З. М. Ханова, Т. Л. Слонова (2001), Л. Х. Слонова, Т. Л. Слонова (2007) было установлено, что у листоватых форм видов (*Parmelia centrifuga*, *Umbilicaria virginis*, *Peltigera canina*), принадлежащих соответственно эпифитным, эпилитным и эпигейным экологическим группам, содержание белка в талломах составляет в среднем 3,24; 2,97 и 3,06 % от сухой массы. У кустистых форм видов (*Evernia prunastri*, *Ramalina polymorpha*, *Cladonia deformis*) содержание белка в талломах колеблется от 2,86 до 3,30 %,

Содержание общего (общ.), белкового (бел.) и небелкового (неб.) азота в талломах лишайников в % от абсолютно сухого вещества, 2001 год

Вид	Пояс	Жизн. форма, экогруппа	Азот			ОТН. белково-го азота к небелковому	% белкового азота от общего
			общий	белковый	небелковый		
Peltigera canina	степной лесной субальпийский альпийский	листоватый, эпигейный	3,325±0,16	2,975±0,01	0,350	8,50	89,5
			4,025±0,09	3,325±0,11	0,700	4,75	82,6
			4,375±0,12	2,975±0,10	1,400	2,13	68,0
			4,375±0,07	3,850±0,08	0,525	7,33	88,0
Parmelia sulcata	степной лесной субальпийский альпийский	листоватый, эпифитный	2,975±0,06	2,625±0,09	0,350	7,50	88,2
			3,500±0,04	3,150±0,13	0,350	9,00	90,0
			4,025±0,06	2,780±0,08	1,245	2,23	69,1
			3,500±0,05	2,800±0,12	0,700	4,00	80,0
Evernia prunastri	степной лесной субальпийский альпийский	кустистый, эпифитный	2,625±0,05	2,450±0,09	0,175	14,00	93,3
			2,975±0,06	2,625±0,05	0,350	7,50	88,2
			3,325±0,08	2,625±0,06	0,700	3,75	78,9
			3,325±0,14	2,975±0,10	0,350	8,50	89,5

Примечание: ошибки средних арифметических величин колеблются от 0,3 до 4,8%.

а у накипных форм (*Lecanora atra*, *Rhizocarpon grande*, *Psora decipiens*) – от 1,86 до 2,41 % от сухой массы (табл. 6.2). По данным Е. Н. Моисеевой (1961), среднее содержание протеина для некоторых видов *Cladonia* составляет от 2,55 до 2,93 %, а *Cetraria* – до 5,1 %.

В пределах указанных цифровых данных примерно колеблется содержание белка и в вегетативных органах многих видов, сортов высших растений. Кроме того, в наших работах (Л. Х. Слонов, З. М. Ханов, Т. Л. Слонов, 2001 а, б; Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, 2007) отмечено, что у всех исследованных видов обнаружены 19 аминокислот (табл. 7.3). Различие между видами выражается в количественном содержании той или иной аминокислоты в белках таллома лишайников. Так, из 19 аминокислот наибольшее содержание приходится на долю глутаминовой кислоты и, в зависимости от вида, колеблется от 12,6 до 16,5 %.

Таблица 7.2

Содержание белка в талломах разных видов лишайников, 2001 год

Вид	Жизненная форма			Экологическая группа			Содерж. белка, % от сухой массы таллома
	лист.	куст.	накип.	эпиф.	эпиг.	эпил.	
<i>Parmelia centrifuga</i>	+			+			3,2
<i>Lecanora atra</i>			+	+			2,4
<i>Evernia prunastri</i>		+		+			3,3
<i>Rhizocarpon grande</i>			+				
<i>Umbilicaria virginis</i>	+					+	1,9
<i>Ramalina polymorpha</i>		+				+	3,2
<i>Peltigera canina</i>	+				+		3,1
<i>Cladonia deformis</i>		+			+		3,0
<i>Psora decipiens</i>			+		+		2,2

За глутаминовой кислотой в основном по нисходящей линии идут: глутамин (7,3 – 12,8 %), глицин (4,8 – 7,6 %), пролин (3,9 – 9,3 %), аргинин (3,3 – 8,4 %), аспарагиновая кислота (3,8 – 7,1 %), аспарагин (3,7 – 7,0 %), треонин (3,6 – 7,0 %), аланин (3,6 – 7,0 %), тирозин (2,5 – 6,4 %) от общего содержания белка.

Видимо, указанные аминокислоты у исследованных видов занимают ключевую позицию в азотном обмене. Содержание остальных аминокислот в лишайниках колеблется от 0,2 до 5,1 % от общего содержания белка.

Таким образом, в результате наших исследований установлены некоторые закономерности по изменению содержания разных форм азота в талломах разных видов лишайников в зависимости от вертикальной поясности на особо охраняемых территориях Центральной части Северного Кавказа. Приведены экспериментальные данные о том, что в состоянии биоза лишайники не являются организмами с замедленным азотным обменом, со слабым синтезом и распадом белка.

Фракционный состав белка был и остается предметом интенсивного и всестороннего изучения. Накоплены обширные экспериментальные данные о роли некоторых отдельных компонентов белка в формировании основных показателей хлебопекарных качеств, специфике фракционного состава видов и сортов пшеницы, динамике отдельных компонентов запасных белков в процессе созревания зерновки, особенностях модификационной изменчивости фракционного состава, обусловленных удобрениями, орошением, почвенно-климатическими условиями и другими факторами, что видно из работ ряда авторов (Павлов, 1967; Хмелев, Кулик, 1982 и др.).

Фракционное определение белков, как отмечают А. И. Ермаков и его сотрудники (1952), имеет большое значение для познания физиолого-биохимических процессов в растениях, связанных с качественным изменением белка. В ряде случаев отмечено, что при не изменяющемся общем количестве белка в растении в нем может значительно изменяться соотношение белковых фракций, обуславливая появление новых свойств у растений.

В то же время фракционный состав белков лишайников до настоящего времени остается совсем неизученным.

В связи с этим нами впервые поставлена задача изучить особенности изменчивости отдельных фракций белка талломов лишайников в зависимости от вида и вертикальной поясности на особо охраняемых территориях.

Из данных таблицы 7.4 видно, что количество извлеченного растворителями азота из 20 г абсолютно сухой массы

Аминокислотный состав белков талломов разных видов лишайников, % к общему содержанию белка, 2001 год

Вид	Цис-	Лиз-	Гис-	Арг-	Асп. к-та	Асп-	Сер-	Гли-	Глут. к-та	Тре-	Глут-	Про-	Ала-	Мет-	Вал-	Изолей-	Лей-	Тир-	Фен-	Общ. сумма
<i>Parmelia centrifuga</i>	0,3	2,2	2,9	6,4	4,7	6,3	4,2	7,6	16,4	3,6	8,4	6,3	4,2	0,9	2,3	2,2	3,4	5,7	3,9	92,1
<i>Lecanora atra</i>	0,5	3,2	4,3	5,2	5,8	5,2	3,9	6,2	15,8	4,1	12,8	9,3	3,6	1,2	1,6	0,8	2,8	6,1	4,1	96,5
<i>Evernia prunastri</i>	0,4	3,0	4,8	4,6	7,1	6,0	4,4	5,8	13,5	5,7	8,9	6,5	7,0	3,4	3,1	1,3	3,1	5,4	3,6	93,6
<i>Rhizocarpon grande</i>	1,0	1,8	2,9	3,3	6,5	4,6	5,2	7,3	16,5	6,0	7,3	6,4	5,4	2,2	1,8	1,4	2,6	3,7	2,5	88,4
<i>Umbilicaria virginis</i>	1,2	2,0	4,8	6,2	5,7	6,6	3,7	5,7	14,7	4,3	11,2	3,9	4,3	1,8	3,4	2,3	1,8	6,4	5,1	94,1
<i>Ramalina polymorpha</i>	сл.	3,4	2,5	4,8	4,5	3,7	2,9	6,1	12,6	6,5	7,8	4,5	5,2	3,2	2,7	4,1	3,4	5,2	4,0	87,1
<i>Peltigera canina</i>	0,6	2,0	3,0	5,7	3,8	5,6	4,7	5,7	13,0	7,0	12,0	7,3	3,8	1,5	0,7	3,6	2,5	3,8	3,6	89,9
<i>Cladonia deformis</i>	0,5	3,1	4,5	8,4	4,8	7,0	5,6	4,8	16,0	5,3	9,7	8,1	4,2	0,9	сл.	2,6	3,4	2,5	3,2	95,6
<i>Psora decipiens</i>	0,2	2,5	2,8	6,3	5,9	6,2	5,3	5,1	15,2	4,9	10,6	6,3	4,0	1,6	3,1	3,6	2,4	3,4	3,2	94,4

талломов лишайников значительно изменяется в зависимости от вида и вертикальной поясности. Так, в условиях степного пояса (контроль) извлеченный растворителями азот колеблется в пределах от 0,758 до 0,847 мг на 20 г сухой массы таллома. При этом наибольшее содержание извлеченного азота наблюдается у листоватого эпигейного вида *Peltigera canina*. Наименьшее содержание извлеченного растворителями белков азота отмечается у кустистого эпифитного вида *Evernia prunastri*. Промежуточное положение по содержанию извлеченного растворителями азота занимает листоватый эпифитный вид *Parmelia sulcata*.

В условиях лесного пояса у всех трех исследованных видов наблюдается значительное возрастание извлеченного растворителями азота из талломов лишайников и колеблется в пределах от 0,796 до 0,946 мг на 20 г абсолютно сухой биомассы. При этом по видам лишайников сохраняется такая же закономерность, что и в условиях степного пояса.

Наибольшее содержание извлеченного растворителями азота в талломах наблюдается в условиях альпийского пояса – 0,984–1,146 мг на 20 г абсолютно сухой биомассы. В этих условиях его количество так же, как и на других поясах, значительно больше у вида *Peltigera canina*. По данному параметру вид *Evernia prunastri* занимает второе место после вида *Peltigera canina*. В отличие от других поясов (степной, лесной), в условиях альпийского пояса у вида *Parmelia sulcata* по сравнению с другими видами наблюдается наименьшее содержание извлеченного растворителями азота из талломов и составляет 0,984 мг на 20 г абсолютно сухой массы.

Итак, по содержанию в талломах лишайников извлеченного растворителями белков азота установлена определенная закономерность по видам и по местам их обитания в зависимости от высоты расположения над уровнем моря. Что же касается фракционного состава белка талломов лишайников, то можно отметить, что во всех трех растительных поясах Центральной части Северного Кавказа отмечается наибольшее содержание в талломах водорастворимого и неэкстрагируемого (неизвлеченного) азота (табл. 7.4).

Основываясь на результатах экспериментов и теоретических соображениях, А. М. Алексеев (1969) выдвинул представление о цитоплазме как о целостной системе, структура которой определяется взаимодействием находящейся в ней воды и белков. Устойчивость против неблагоприятных условий должна определяться степенью сохранения структуры цитоплазмы за счет соответствующих изменений структуры и состояния всех ее компонентов, в особенности белков и воды. Установлено, что суммарная гидратация высокополи-

Изменение фракционного состава белка в талломах лишайников, 2000 – 2001 гг.

Вид	Пояс	Извлеченный растительный материал из 20 г абс. сух. массы, мг	Азот водорастворимый (альбумины)		Азот солярастворимый (глобулины)		Азот спирторастворимый (проламиналы)		Азот щелочерастворимый (глутелины)		Азот неэкстрагируемый	
			мг в 20 г абс. сух. массы	% к извлеченно-мун	мг в 20 г абс. сух. массы	% к извлеченно-мун	мг в 20 г абс. сух. массы	% к извлеченно-мун	мг в 20 г абс. сух. массы	% к извлеченно-мун	мг в 20 г абс. сух. массы	% к извлеченно-мун
<i>Peltigera canina</i>	ст. лесн. альп.	0,847±0,02	0,241	28,45	0,139	16,41	0,143	16,88	0,135	15,94	0,198	23,38
		0,946±0,04	0,264	27,90	0,160	16,91	0,158	16,70	0,151	15,96	0,213	22,51
		1,146±0,01	0,316	27,57	0,218	19,02	0,186	16,23	0,174	15,18	0,252	21,98
<i>Parmelia sulcata</i>	ст. лесн. альп.	0,791±0,02	0,226	28,57	0,124	15,68	0,116	14,66	0,120	15,17	0,205	25,92
		0,819±0,01	0,231	28,21	0,120	14,65	0,124	15,14	0,128	15,63	0,216	26,37
		0,984±0,04	0,276	28,04	0,165	16,76	0,147	14,93	0,166	16,86	0,230	23,37
<i>Evernia prunastri</i>	ст. лесн. альп.	0,758±0,01	0,209	27,57	0,114	15,04	0,125	16,49	0,122	16,09	0,188	24,80
		0,796±0,03	0,228	28,64	0,110	13,82	0,120	15,07	0,130	16,33	0,208	26,13
		1,110±0,01	0,304	27,38	0,188	16,93	0,185	16,67	0,192	17,29	0,241	21,71

Примечание: ошибки средних арифметических величин колеблются от 0,4 до 4,2%.

мерных соединений протоплазмы находится в постоянной положительной зависимости от количества водорастворимых и неэкстрагируемых белков. Поэтому можно отметить, что для лишайников более высокое содержание указанных фракций белков, видимо, имеет особо важное значение, так как они обладают удивительной способностью расти в экстремальных условиях на самых разнообразных субстратах.

Как видно из результатов наших исследований (табл. 7.4), по содержанию в талломах водорастворимой и неэкстрагируемой фракции белков в процентах к извлеченному азоту большой разницы между видами лишайников и по растительным поясам не обнаружено, хотя их содержание наибольшее и соответственно колеблется в пределах от 27,38 до 28,64 % и от 21,71 до 26,37 % к извлеченному азоту.

Содержание других фракций белков у исследованных видов лишайников по поясам колеблется в следующих пределах: в степном поясе – солерастворимый азот – от 15,04 до 16,41 %; спирторастворимый азот – от 14,66 до 16,88 %; щелочерастворимый азот – от 15,17 до 16,09 % к извлеченному общему азоту. В лесном поясе соответственно от 13,82 до 16,91; 15,07 – 16,70 и 15,63 – 16,33 %, а в альпийском поясе – 16,76 – 19,02; 14,93 – 16,67 и 15,18 – 17,29 % к извлеченному общему азоту (табл. 7.4). При этом следует отметить, что в условиях альпийского пояса у всех трех видов лишайников содержание солерастворимой фракции наибольшее в процентах к извлеченному азоту, а щелочерастворимый азот больше только у двух видов: *Parmelia sulcata* и особенно у *Evernia prunastri*.

Итак, количественная характеристика фракционного состава белков у трех исследованных видов лишайников показала, что у них содержание в талломах водорастворимой и неэкстрагируемой фракции наибольшее. С этими белковыми фракциями находится в положительной постоянной зависимости суммарная гидратация высокополимерных соединений протоплазмы.

Содержание соле-, спирто- и щелочерастворимых фракций в талломах лишайников меньше, чем водорастворимой фракции и неэкстрагируемого азота. Кроме того, содержание соле-, спирто- и щелочерастворимых фракций в талломах в большей степени изменяется в зависимости от вида и высоты над уровнем моря. Видимо, изменение содержания белка в талломах лишайников в большей степени происходит за счет варьирования соле-, спирто- и щелочерастворимых фракций белков. Вероятно, путем количественного и качественного изменения белка протоплазмы лишайники адаптируются к разным условиям среды обитания.

На основе анализа результатов исследований установлено, что в талломах лишайников содержание общего азота составляет 2,625 – 4,375 %, белкового азота – 2,450 – 3,850%, а небелкового – 0,175 – 1,400 % от абсолютно сухого вещества. Независимо от мест сбора большее содержание разных форм азота в талломах наблюдается у вида *Peltigera canina*, содержащего цианобактерию *Nostoc*, которая обладает способностью фиксировать атмосферный азот. Наибольшее содержание разных форм азота в талломах наблюдается в условиях альпийского, субальпийского и лесного поясов, по сравнению со степным поясом. Аналогичная закономерность наблюдается и по содержанию различных белковых фракций в талломах лишайников. Впервые в условиях разных поясов Центральной части Северного Кавказа установлено, что наибольшее содержание в талломах отмечается для водорастворимых и неэкстрагируемых фракций белков, с которыми суммарная гидратация высокополимерных соединений протоплазмы находится в положительной зависимости.

ВЫВОДЫ

На основе выполненной работы можно сделать следующие выводы:

1. В условиях горной системы Центральной части Северного Кавказа преобладают виды с широколопастной, рассеченно-лопастной и кустистой жизненной формой и эпилитные и эпигейные экогруппы. Преобладающим зональным элементом является арктоальпийский элемент.

2. Высокая оводненность таллома у исследованных видов лишайников наблюдается в утренние часы, наименьшая – в полдень. Увеличение высоты над уровнем моря сопровождается уменьшением содержания воды в талломах. Наибольшее содержание сильно структурированной фракции воды в талломах лишайников наблюдается в наиболее экстремальных условиях их обитания. В лабораторных условиях показано, что талломы лишайников обладают высокой водопоглощающей и более высокой водоудерживающей способностью.

3. «Физический» процесс поглощения сухой биомассой лишайников до определенного уровня оводненности клеток осуществляется в первые 5–20 мин. – фаза 1. Фаза 2 – скорость поступления или потеря воды обуславливается активацией физиолого-биохимических процессов.

4. Содержание хлорофилла в талломах лишайников колеблется от 0,38 до 0,92 мг на 1 г сухой биомассы и меняется с учетом сезона и биотопа. Наибольшее его содержание отмечено весной и осенью, наименьшее – в летний период. У всех изученных нами лишайников наибольшее содержание хлорофилла наблюдается в лесном поясе, наименьшее – в субнивальном.

5. При четырехмесячном хранении коллекции лишайников хотя и наблюдается некоторое снижение содержания хлорофилла (0,14–0,29 мг/г сухой массы), независимо от этого фотосинтетический аппарат остается почти неповрежденным.

6. В исследуемых районах Центральной части Северного Кавказа максимальная интенсивность фотосинтеза наблюдается с 11 часов утра и до 18 часов вечера, когда содержание воды в талломах наибольшее и колеблется у исследованных видов лишайников от 64 до 79 % на сырую массу, а мини-

мальная – в полуденное время (13–14 ч) при более низком содержании воды в талломах. Содержание хлорофилла и интенсивность фотосинтеза могут служить индикаторами состояния лишайников, а их изменчивость – параметрами реакции на изменение экологических условий среды обитания.

7. В условиях КБВГЗ интенсивность дыхания у разных лишайников колеблется от 76,8 до 273,0, а в условиях ГНПП – от 75,6 до 271,9 мкл O_2 г сухой массы⁻¹/час⁻¹. Отмечено повышение интенсивности дыхания весной и осенью и ее снижение в летний период. Выявлена зависимость интенсивности дыхания от вертикальной поясности и от количества воды в талломах.

8. В условиях оптимального содержания воды в талломах у лишайников преобладает гликолитический путь дыхания (гликолиз и цикл Кребса). В процессе обезвоживания, наоборот, отмечается усиление пентозофосфатного пути дыхания, т.е. увеличивается активность фермента, который занимает ключевую позицию в данном цикле. Лишайники, в зависимости от внешних условий, в особенности от водобеспеченности, используют тот или иной путь дыхания, или все пути одновременно, но в разных соотношениях, что значительно повышает их адаптивные возможности.

9. На основании стимулирующего действия 2,4 ДНФ на процесс дыхания и количественного определения кислоторастворимого органического фосфора, в состав которого входят макроэргические соединения, в том числе и АТФ, пришли к выводу, что у лишайников, независимо от степени насыщенности талломов водой, сохраняется сопряженность дыхания (окисления) с фосфорилированием, т.е. энергетическая полноценность дыхания.

10. В талломах лишайников содержание общего азота составляет 2,625–4,375 %, белкового азота – 2,450–3,850 %, а небелкового – 0,175–1,400 % от абсолютно сухого вещества. Независимо от мест сбора большее содержание разных форм азота в талломах наблюдается у вида *Peltigera canina* (L.) Wild., содержащего *Nostoc*, который обладает способностью фиксировать атмосферный азот. В субальпийском и альпийском поясах наблюдается наибольшее содержание разных форм азота по сравнению со степным поясом.

11. Содержание белка в талломах составляет в среднем 1,86–3,30 % от сухой массы, белковый азот – 68,0–93,3 % от общего содержания азота, а соотношение белкового к небелковому азоту – 2,13–14,00 %.

12. В белках таллома исследованных лишайников содержатся 19 аминокислот, в том числе: глютаминовая кислота – 12,6–16,5 %, глютамин – 7,3–12,8 %, глицин – 4,8–7,6 %,

пролин – 3,9–9,3 %, аргинин – 3,3–8,4 %, аспарагиновая кислота – 3,8–7,1 %, аспарагин – 3,7–7,0 %, треонин – 3,6–7,0 %, аланин – 3,6–7,0 %, тирозин – 2,5–6,4 % от общего содержания белка. Содержание остальных аминокислот колеблется от 0,2–5,1 %. Из белковых фракций на долю водорастворимых и неэкстрагируемых приходится большее количество.

13. Содержание соле-, спирто- и щелочерастворимых фракций белков в талломах меньше и они в большей степени изменяются в зависимости от вида, условий вертикальной поясности. Изменение содержания белка в талломах лишайников, видимо, в большей степени происходит за счет изменения указанных трех фракций белков, чем водорастворимые и неэкстрагируемые, с которыми в положительной зависимости находится суммарная гидратация высокополимерных соединений протоплазмы. Итак, впервые нами установлено, что адаптационная способность лишайников может изменяться также путем количественного и качественного изменения белка в талломах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абраров А. А., Петинев Н. С. Пентозофосфатный путь дыхания растений при почвенной засухе // ДАН СССР. 1964. Т. 158. № 5. С. 1209–1212.
2. Алексеев А. М. Водный режим клеток растений в связи с обменом веществ и структурированностью цитоплазмы // 28-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1969. 36 с.
3. Антипов Н. И. К вопросу об эволюции мезофитов, гигрофитов и ксерофитов // Физиология засухоустойчивых растений. М.: Наука, 1971. С. 247–279.
4. Барашкова Э. А. Фотосинтез кустистых лишайников *Cladonia alpestris* (L.) Rabh. и *Cladonia rangiferina* (L.) Web. на Таймыре // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 284–292.
5. Бархалов Ш. О. Некоторые новые лишайники из Азербайджана // Докл. АН АзССР. Баку, 1968. Т. 24. № 4. С. 45–48.
6. Бархалов Ш. О. О состоянии изучения лишайнофлоры Кавказа // Тезисы докладов делегат. V съезда ВБО. Киев, 1973. С. 68.
7. Баславская С. С., Трубецкова О. М. Практикум по физиологии растений. М.: Изд-во МГУ, 1964. 328 с.
8. Блюм О. Б. Основные особенности поглощения капельно-жидкой воды некоторыми лесными лишайниками // Первая научная конференция молодых ученых-биологов. Тезисы докладов. Киев: Изд-во АН УССР, 1964. С. 7–9.
9. Вайнштейн Е. А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. I. Дыхание // Ботан. журн. 1972. Т. 57. № 7. С. 832–840.
10. Вайнштейн Е. А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. II. Фотосинтез // Ботан. журн. 1973. Т. 58. № 3. С. 454–464.
11. Вайнштейн Е. А. Особенности дыхания лишайниковой водоросли *Trebouxia* в культуре // Физиология растений. 1979. Т. 26. Вып. 1. С. 48–53.
12. Вечер А. С. Пластиды растений, их свойства, состав и строение. Минск: Изд-во АН БССР, 1961. 193 с.
13. Викторов Д. П. Практикум по физиологии растений. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1991. 161 с.
14. Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель в 3-х т. Изд-во РГУ, 1980.
15. Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения // Изд-во АН СССР, 1946. Т. 5. Вып. 1. С. 1–27.
16. Генкель П. А. Криптобиоз (анабиоз) у пойкилоксерофитов и семян и их устойчивость к обезвоживанию // Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978. С. 76–100.
17. Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. 280 с.
18. Генкель П. А., Пронина Н. Д. О причинах, обуславливающих способность пойкилоксерофитов выносить обезвоживание // Физиология растений. 1968. Т. 15. Вып. 1. С. 84–92.

38. Кос Ю. И. Растительность Кабардино-Балкарии. Нальчик: Эльбрус, 1959. 198 с.

39. Криворотов С. Б. Лишайники и лишайниковые группировки Северо-Западного Кавказа и Предкавказья (флористический и экологический анализ). Краснодар: Изд-во КГАУ, 1995. 204 с.

40. Криворотов С. Б. Лишайники и лишайниковые группировки Северо-Западного Кавказа и Предкавказья (флористический и экологический анализ). Изд-е 2-е, допол. и переработ. Краснодар: Изд-во КубГУ, 1997. 201 с.

41. Курсанов А. Л., Выскребенцева Э. И., Свешникова И. А., Красавина М. М. Дезорганизация энергетического обмена в корнях при калийном голодании // ДАН СССР. 1965. Т. 162. № 1. С. 211–215.

42. Моисеева Е. Н. Биохимические свойства лишайников и их практическое применение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 65 с.

43. Назаров А. Г. Геохимия высокогорных ландшафтов. М.: Наука, 1974. 198 с.

44. Нифонтова М. Г. Возрастные изменения фотосинтеза лишайников // Материалы отчетной сессии Ин-та экологии растений и животных (ботаника). Свердловск: Изд-во УФАН СССР, 1968 а.

45. Нифонтова М. Г. Сезонная динамика фотосинтеза лишайника *Parmelia physodes* (L.) Ach. // Материалы отчетной сессии Ин-та экологии растений и животных (ботаника). Свердловск: Изд-во УФАН СССР, 1968 б.

46. Нифонтова М. Г. Суточная динамика интенсивности фотосинтеза лишайников в лесотундре Зауралья // Материалы VI симпозиума микологов и лишенологов Прибалтийских республик. Рига, 1971. С. 28–32.

47. Нифонтова М. Г., Мокроносов А. Т. Продукты фотосинтеза лишайников в суточном цикле // Ботан. журн. 1968. Т. 53. № 10. С. 1451–1454.

48. Новрузов В. С. Новые виды лишайников из родов *Lecanora* и *Microphiale* // Докл. АН АзССР. Баку, 1978. Т. 34. № 2. С. 73–77.

49. Новрузов В. С. К распространению видов рода *Anartuchia* Koerb. на Кавказе // Материалы V конференции по низшим растениям Закавказья. Баку, 1979. С. 118–119.

50. Новрузов В. С. Лихенофлора высокогорий Большого Кавказа (в пределах Азербайджана). Баку, 1983.

51. Павлов А. Н. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы. М.: Наука, 1967. 339 с.

52. Панов В. Д. Ледники бассейна реки Терека. Л.: Гидрометеиздат, 1971. 296 с.

53. Панов В. Д. Режим и эволюция современного оледенения бассейна реки Черек-Безенгийский. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 111 с.

54. Панов В. Д., Псарева Т. В. Каталог ледников СССР. Северный Кавказ. Бассейн реки Черек. Л.: Гидрометеиздат, 1973. Т. 8. Ч. 7. С. 40–93.

55. Питеранс А. В. Лишайники Латвии. Рига: Зигнате, 1982. 352 с.

56. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1985. С. 3–10.

57. Полевой В. В. Физиология растений. М.: Высшая школа, 1989. 494 с.

58. Рабинович Е. Фотосинтез. Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1951. Т. 1. 648 с.

59. Разумов В. В., Цепкова Н. Л., Слонов Т. Л., Калашникова Л. М., Ханов З. М.

Лихенофлора города Нальчика // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Материалы XIII межреспубликанской научно-практ. конф. Краснодар: Изд-во КубГУ, 2000. С. 72–73.

60. Разумов В. В., Цепкова Н. Л., Калашникова Л. М., Ханов З. М., Тарасенко А. Н. Лихеноиндикационные исследования в городе Нальчике // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Материалы XIII межреспубликанской научно-практ. конф. Краснодар: Изд-во КубГУ, 2000. С. 73–74.

61. Рубин Б. А., Гавриленко В. Ф. Биохимия и физиология фотосинтеза. М.: Изд-во МГУ, 1977. 326 с.

62. Семихатова О. А., Чулановская М. В. Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений. М.; Л.: Наука, 1965. 168 с.

63. Сисакян Н. М. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1940. 148 с.

64. Слонов Л. Х. Изменение дыхания южной конопли в зависимости от условий питания и водоснабжения // Физиология растений. 1973. Т. 20. Вып. 5. С. 1069–1071.

65. Слонов Л. Х. Физиологические основы оптимизации водного режима и питания конопли: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1985. 44 с.

66. Слонов Л. Х. Адаптация экологических групп растений к разным условиям среды обитания. Нальчик: Эльбрус, 1997. 128 с.

67. Слонов Л. Х., Ханов З. М., Слонов Т. Л. Изменение содержания общего, белкового и небелкового азота в талломах лишайников в зависимости от вида и вертикальной поясности // Докл. Адыгской (Черкесской) Международной Академии наук. Нальчик, 2001. Т. 5. № 2. С. 129–132.

68. Слонов Л. Х., Ханов З. М., Слонов Т. Л. Некоторые особенности водного режима лишайников при разном их состоянии // Докл. Адыгской (Черкесской) Международной Академии наук. Нальчик, 2001. Т. 5. № 2. С. 133–137.

69. Слонов Л. Х., Ханов З. М., Слонов Т. Л. Интенсивность фотосинтеза лишайников на охраняемых территориях Кабардино-Балкарской Республики // Известия Высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Серия Естественные науки. Ростов н/Д., 2001. № 4. С. 103–106.

70. Слонов Л. Х., Ханов З. М., Слонов Т. Л. Особенности дыхания лишайников как целостного организма // Изв. Высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Серия Естественные науки. Ростов н/Д., 2002. № 1. С. 70–73.

71. Слонов Л. Х., Слонов Т. Л., Ханов З. М. Новое о физиологии лишайников // Материалы X Международного симпозиума «Нетрадиционное растениеводство. Эниология. Экология и здоровье». Симферополь, 2001. С. 512–513.

72. Слонов Л. Х., Слонов Т. Л., Ханов З. М. Некоторые эколого-физиологические особенности лишайников // Материалы Международной научно-практ. конф. «Биосфера и человек». Майкоп, 2001. С. 97–100.

73. Слонов Л. Х., Слонов Т. Л. О способности лишайников сохранять при обезвоживании энергетическую полноценность дыхания // Изв. вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. Ростов н/Д., 2005. № 1. С. 60–62.

74. Слонов Л. Х., Слонов Т. Л. Некоторые особенности водного режима и азотного обмена у лишайников // Изв. вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. Ростов н/Д., 2007. №1. С. 72–75.
75. Слонов Т. Л. О лишайнофлоре субнивального пояса КБР // Докл. Адыгской (Черкесской) Международной Академии наук. Нальчик, 1995. Т. 1. № 2. С. 90–93.
76. Слонов Т. Л. Лишайники Черело-Безенгийского ущелья Кабардино-Балкарии // Вестник КБГУ. Серия Химико-биологические науки. Нальчик, 1996. Вып. 1. С. 101–105.
77. Слонов Т. Л. О лишайнофлоре Чегемского ущелья Кабардино-Балкарии // Актуальные проблемы химии, биологии и экологии в Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ): Тез. докл. республиканской научно-практ. конф., посвященные 40-летию КБГУ. Нальчик: Изд-во КБГУ, 1997. С. 70–71.
78. Слонов Т. Л. Анализ лишайнофлоры Кабардино-Балкарии // Докл. Адыгской (Черкесской) Международной Академии наук. Майкоп, 1998 а. Т. 1. № 1. С. 48–50.
79. Слонов Т. Л. Лишайники как один из компонентов экосистемы // Горные и склоновые земли России. Пути предотвращения деградации и восстановления их плодородия / Материалы Всероссийской научно-практ. конф. Владикавказ: Изд-во СКНИИГПСХ, 1998 б. С. 73–75.
80. Слонов Т. Л. Лишайники как один из объектов мониторинга // Материалы VII Международной научно-практ. конф. «Нетрадиционное растениеводство, экология и здоровье». Симферополь, 1998 в. С. 131.
81. Слонов Т. Л. Лишайники Кабардино-Балкарии и их анализ: Дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 1999. 220 с.
82. Слонов Т. Л. Лишайнофлора Кабардино-Балкарии и ее анализ. Нальчик: Эльбрус, 2002. 136 с.
83. Слонов Т. Л. Анализ лишайнофлоры Центральной части Северного Кавказа // Изв. вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. Ростов н/Д., 2007. № 2. С. 86–88.
84. Слонов Т. Л., Слонов Л. Х. Лишайники Кабардино-Балкарии // Роль региональных советов ботанических садов в изучении и рациональном использовании растительных ресурсов. Ставрополь: Изд-во Ставропольского ботсада, 1994. С. 113–116.
85. Слонов Т. Л., Слонов Л. Х., Курашева Л. Б. Содержание белка и аминокислотный состав белков таллома лишайников // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Материалы XII межреспубликанской научно-практ. конф. Краснодар, 1999. С. 19–20.
86. Слонов Т. Л., Ханов З. М. Экологический анализ лишайников окрестностей сел Нижняя и Верхняя Жемтала Черекского района // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Материалы XII межреспубликанской научно-практ. конф. Краснодар: Изд-во КубГУ, 1999. С. 24.
87. Слонов Т. Л., Ханов З. М. Географический анализ лишайнофлоры Кабардино-Балкарии // Проблемы биологического разнообразия Северного Кавказа: Тез. докладов Региональной научной конф. Нальчик: Изд-во КБГУ, 2001. С. 15–17.

88. Слонов Т. Л., Слонов Л. Х. Лишайники национального парка «Приэльбрусье». Нальчик: КБГСХА, 2002. 44 с.

89. Слонов Т. Л., Ханов З. М., Слонов Л. Х. Лишайники окрестностей Голубых озер КБР и прилежащих территорий // Вестник КБГУ. Серия Биологические науки. Нальчик: Изд-во КБГУ, 2002. Вып. 5. С. 54–57.

90. Тарчевский И. А. Фотосинтез и засуха. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1964. 198 с.

91. Трасс Х. Х., Голубкова Н. С. Лишайники // Жизнь растений. Т. 3. М.: Просвещение, 1977. С. 379–479.

92. Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Состояние изученности лишайников в заповедниках России // Проблемы ботаники на рубеже 20–21 веков // Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества. СПб., 1998. С. 84.

93. Федина А. Е. Ландшафтная структура Приэльбрусья. М.: Изд-во МГУ, 1971. 118 с.

94. Федина А. Е., Авессаломова И. А., Петрушина Н. М. Специальная учебная ландшафтная практика в Приэльбрусье. М.: Изд-во МГУ, 1984. 95 с.

95. Фиалшев Б. Х. Высокогорные почвы Центральной части Северного Кавказа (Кабардино-Балкария и сопредельные территории). Нальчик, 1996. 135 с.

96. Ханов З. М. К характеристике видового состава лишайников лесного пояса КБР // Коллекционный фонд фауны и флоры Северного Кавказа и проблемы его сохранения: Материалы Всероссийской научно-практ. конф. Ставрополь, 1998. С. 65.

97. Ханов З. М., Слонов Т. Л. Некоторые эколого-физиологические особенности лишайников в условиях Государственного национального парка «Приэльбрусье» (ГНПП) // Тез. докл. Северо-Кавказской региональной научной конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Перспектива – 99». Нальчик, 1999. С. 246–248.

98. Хмелев Б. И., Кулик Л. А. Изменчивость фракционного состава белка в зерне озимой пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. 1982. Т. 14. № 2. С. 127–133.

99. Чупахин В. М. Физическая география Северного Кавказа. Ростов н/Д.: Изд-во РГУ, 1974. 196 с.

100. Шапиро И. А. Азотсодержащие соединения у некоторых видов лишайников и их симбионтов // Материалы VI симпозиума микологов и лихенологов Прибалтийских республик. Рига, 1971. С. 71–74.

101. Шапиро И. А. Азотный обмен у лишайников и его регуляция // Ботан. журн. 1986. Т. 71. № 7.

102. Шапиро И. А. Адаптация лишайников к экстремальным условиям существования в связи с их азотным обменом: Дис. ... докт. биол. наук. Л., 1990. 175 с.

103. Шапиро И. А. Загадки растения-сфинкса. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. 80 с.

104. Шаранов Н. И. Закономерности химизма растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1962. 130 с.

105. Шифферс Е. В. Геоботаническое районирование исследования природно-кормовых угодий северных склонов Большого Кавказа // Природа. 1941. № 3. С. 79–84.

106. *Шифферс Е. В.* Растительность природно-кормовых угодий КАССР // Природные ресурсы КАССР. М.; Л., 1946. С.158–161.

107. *Шлык А. А.* Метаболизм хлорофилла в зеленом растении. Минск: Наука и техника, 1965. 396 с.

108. *Шматько И. Г.* Засухоустойчивость и урожай озимой пшеницы (на укр. языке). Киев: Урожай, 1974. 184 с.

109. *Шмидт П. Ю.* Анабиоз. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1955.

110. *Шхагапсоев С. Х.* Систематический анализ скально-осыпной флоры Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника // Известия СКНЦВШ. Естественные науки. Ростов н/Д., 1983. С. 17–20.

111. *Шхагапсоев С. Х.* Флора и некоторые особенности формирования растительности в субнивальном поясе Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника // Изв. СКНЦВШ. Естественные науки. Ростов н/Д., 1986. № 2. С. 104–106.

112. *Шхагапсоев С. Х.* Флора ущелья Гара-Аузу-Су Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника // Эколого-флористические исследования Северного Кавказа. Нальчик: Изд-во КБГУ, 1987. С. 120–136.

113. *Шхагапсоев С. Х.* Петрофиты западной части Центрального Кавказа (анализ, эколого-биологические особенности, научные обоснования использования и охраны): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 40 с.

114. *Шхагапсоев С. Х.* Краткая характеристика растительного покрова Кабардино-Балкарии // Вестник КБГУ. Серия Биологические науки. Нальчик, 1999. Вып. 3. С. 3–6.

115. *Шхагапсоев С. Х., Слонов Л. Х.* Дикорастущие виды флоры Кабардино-Балкарии, нуждающиеся в охране. Нальчик: Эльбрус, 1987. 40 с.

116. *Шхагапсоев С. Х., Лобжанидзе Н. Т., Слонов Т. Л.* Эпилитные лишайники национального парка «Приэльбрусье» и их роль в создании альпинария в ботаническом саду КБГУ // Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов: Тез. докл. науч. совещания. Ставрополь: Изд-во Ставропольского ботсада, 1990. С. 365–367.

117. *Шхагапсоев С. Х., Слонов Т. Л., Криворотов С. Б.* Лишайники Кабардино-Балкарского Государственного заповедника // Докл. Адыгской (Черкесской) Международной АН. Нальчик, 1996. Т. 2. № 1. С.96–99.

118. *Щербакова Е. М.* Древнее оледенение Большого Кавказа. М.: Изд-во МГУ, 1973. 273 с.

119. *Anderson L. E., Bourdeau P. F.* Water relations in two species of terrestrial mosses // Ecology, 1955, 36, 2. P. 206–219.

120. *Atanasiu L.* Photosynthesis and respiration of some lichens during winter // Rev. Roumaine Biol., ser. botany, 1969, 14, 3. P. 165–168.

121. *Atanasiu L.* Photosynthesis and respiration in some lichens in relation to winter low temperatures // Rev. Roumaine Biol., ser. botany, 1971, 16, 2. P. 105–110.

122. *Becker V. E.* Nitrogen fixing lichens in forests of the Southern Appalachian Mountains of North Carolina // Bryologist, 1980, 83, 1. P. 29–39.

123. *Bednar T. V., Smith D. C.* Study in the physiology of lichens. VI. Preliminary studies of photosynthesis and carbohydrate metabolism of the lichen *Xanthoria aureola* // New Phytologist. 1966, 65, 2.

124. *Bliss L. C., Hadley E. B.* Photosynthesis and respiration of alpine lichens // American Journal of Botany. 1964, 51, 8.

125. *Blum O. B.* Water relations. In the Lichens, ed. V. Achmadjian & M. E. Hale, 1973, London, New York & San Francisco: Academic Press. P. 381–400.

126. *Butin H.* Physiologisch-Ökologische Untersuchungen über den Wasserhaushalt und die Photosynthese bei Flechten // Biologische Zentralblatte. 1954, 73, 9/10. S. 459–502.

127. *Coxson D. S., Brown D., Kershaw K. A.* The interaction between CO₂ diffusion and the degree of thallus hydration in lichens: some further comments // New Phytologist, 1983, 93. P. 247–260.

128. *Crittenden P. D.* Nitrogen fixation by lichens on glacial drift in Iceland // New Phytologist. 1975, 74, 1. P. 41–49.

129. *Crittenden P. D.* The role of lichens in the nitrogen economy of Subarctic woodland: nitrogen loss from the nitrogen-fixing lichen *Stereocaulon paschale* during rainfall. In Nitrogen as an ecological factor. // The 22-nd Symp. Brit. Ecol. Soc. Oxford, 1981. P. 43–68.

130. *Crittenden P. D., Kershaw K. A.* Discovering the role of lichens in the nitrogen cycle in boreal arctic ecosystems // Bryologist, 1978, 81, 2. P. 258–267.

131. *Crittenden P. D., Kershaw K. A.* Studies on lichen-dominated systems. XXII. The environmental control of nitrogenase activity in *Stereocaulon paschale* in spruce-lichen woodland // Canadian Journal of Botany, 1979, 57, 3. P. 236–254.

132. *Cuthbert J. B.* Further notes on the physiology of *Teloschistes flavicans* // Trans. Roy. Soc. South Africa, 1934, 22, 1.

133. *Denisson W. C.* Life in tall trees // Sci. Amer., 1973, 228, 6. P. 75–80.

134. *Ellee O.* Über Kohlensäureassimilation von Flechten // Beitr. Biol. Pflanzen, 1939, 26, 2.

135. *Englund B.* Effects of environmental factors on acetylene reduction by intact thallus and excized cephalodia of *Peltigera aphthosa* Willd. // Ecol. Bull., 1978, 26. P. 234–246.

136. *Ensgraber A.* Über den Einfluss der Austrocknung auf die Assimilation und Atmung von Moosen und Flechten // Flora (Jena), 1954, 141, 3.

137. *Ertl L.* Über die Lichtverhältnisse in Laubflechten // Planta (Berlin), 1951, 39, 3. S. 245–270.

138. *Farrar J. F.* Lichen physiology: progress and pitfalls. In Air Pollution and Lichens, ed. B.W. Ferry, M.S. Baddeley & D.L. Hawksworth, University of Toronto Press, 1973. P. 238–282.

139. *Farrar J. F., Smith D. C.* Ecological physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*. III. The importance of the rewetting phase // New Phytologist, 1976, 77, 1. P. 115–125.

140. *Forman R. T. T.* Canopy lichens with blue-green algae: a nitrogen source in a Colombian rain forest // Ecology, 1975, 56, 5. P. 1176–1184.

141. *Fraymouth J.* The moisture relations of terrestrial algae. III. The respiration of certain lower plants including terrestrial algae, with special reference to the influence of drought // Ann. Bot. London, 1928, 165, 42.

142. *Geitler L.* Furchungsteilung, simultane Mehrfachteilung, Lokomotion, Plasmolyse und Ökologie der *Bangiaceae* *Porphyridium cruentum* // Flora, 1944, 37. S. 30–33.

143. *Glavac V., Koenies H.* Comparative study in mineral nitrogen content

available to plants and net nitrogen mineralisation in the soil of a Montane Brown-Earth Beech Forest and its clear-felled area during the vegetation period of 1978 // *Angew. Bot.*, 1980, Bd. 54, H. 3/4. S. 221–229.

144. *Green T. G. A., Snelgar W. P.* Carbon dioxide exchange in lichens: Relationship between net photosynthetic rate and CO₂ concentration // *Plant Physiology*, 1981, 68, 1. P. 199–201.

145. *Green T. G. A., Snelgar W. P., Brown D. H.* Carbon dioxide exchange through the cyphellate lower cortex of *Sticta latifrons* Rich. // *New Phytologist*, 1981, 88. P. 421–426.

146. *Green T. G. A., Lange O. L.* Photosynthesis in Poikilohydric plants: a comparison of lichens and Bryophytes. In *Ecophysiology of Photosynthesis*, ed. E.-D. Schulze, M.C. Caldwell, Ecological Studies, V. 100, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1994. P. 319–341.

147. *Gundy S. D. van.* Factors in survival of nematodes // *Annu. Rev. Phytopathol.*, 1965, vol. 3, № 43.

148. *Hale M. E.* Pseudocyphellae and pored epicortex in the Parmeliaceae: their delimitation and evolutionary significance // *Lichenologist*, 1981, 13. P. 1–10.

149. *Heatwole H.* Moisture exchange between the atmosphere and some lichens of the genus *Cladonia* // *Mycologia*, 1966, 58. P. 148–156.

150. *Horstmann J. L., Denison W. C., Silvester W. B.* ¹⁵N₂ fixation and molybdenum enhancement of acetylene reduction by *Lobaria* spp. // *New Phytologist*, 1982, 92, 2. P. 235–242.

151. *Huss-Danell K.* Nitrogen fixation by *Stereocaulon paschale* under field conditions // *Canadian Journal of Botany*, 1977, 55, 5. P. 585–592.

152. *Huss-Danell K.* Seasonal variation in the capacity for nitrogenase activity in the lichen *Stereocaulon paschale* // *New Phytologist*, 1978, 81, 1. P. 89–98.

153. *Huss-Danell K.* The influence of light and oxygen on nitrogenase activity in lichen *Stereocaulon paschale* // *Physiol. Plant*, 1979, 47, 4. P. 269–273.

154. *Iljin W. S.* Die Ursachen der Resistenz Pflanzenzellen gegen Austrocknung // *Protoplasma*, 1930, 10. S. 322.

155. *Jahns H. M.* Anatomy, morphology and development. In the Lichens, ed. V. Achmadjian & M.E. Hale, 1973, London, New York & San Francisco: Academic Press. P. 3–58.

156. *Himelbrant D., Kuznetsova E.* Lichens of the subtropical botanical garden of Kuban (Krasnodar region, Russia Caucasus) // *Botanica Lithuanica*, 2002, Vol. 8, 2. P. 153–163.

157. *Kallio P., Heinonnen S.* Influence of short-term low temperature of net photosynthesis in some subarctic lichens // *Reports from the Kevo Subarctic Research Station*, 1971, 8. P. 63–72.

158. *Kallio P., Kärenlampi L.* Photosynthesis in mosses and lichens. In *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*, ed. J.P. Cooper, Cambridge University Press, 1975. P. 393–423.

159. *Kallio P., Kallio S.* The ecology of nitrogen fixation in Lapland // *Acta. Lapon. Fenn.*, 1978, 10. P. 117–121.

160. *Kallio S., Kallio P., Rasku M.-L.* Ecology of nitrogen fixation in *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. in North Finland // *Reports from the Kevo Subarctic Research Station*, 1976, 13. P. 16–22.

161. *Kappen L., Schroeter B., Scheidegger C., Sommerkorn M., Hestmark G.* Cold resistance and metabolic activity of lichens below 0°C: Pap. F 3.4 Meet. COSPAR Sci. Comiss. F. "Life below freez. Point" during 30th COSPAR Science Assem., Hamburg, 11–21 July, 1994 // *Adv. Space Research*, 1996, 18, 12. P. 119–128.

162. *Kärenlampi L., Tammisola J., Hurme H.* Weight increase of some lichens as related to carbon dioxide exchange and thallus moisture. In *Fennoscandian Tundra Ecosystems, Part I, Plants and Microorganisms*, ed. F. E. Wielgolaski, Berlin: Springer-Verlag, 1975. P. 135–137.

163. *Keilin D.* The problem of anabiosis or latent life: History and current concepts // *Proc. Roy. Soc.*, 1959, vol. 150. P. 194.

164. *Kelly B. B., Becker V. E.* Effects of light intensity and temperature on nitrogen fixation by *Lobaria pulmonaria*, *Sticta weigelii*, *Leptogium cyanescens* and *Collema subfurvum* // *Bryologist*, 1975, 78, 3. P. 350–355.

165. *Kershaw K. A.* Dependence of the level of nitrogenase activity on the water content of the thallus in *Peltigera canina*, *P. evansiana*, *P. polydactyla* and *P. praetextata* // *Canadian Journal of Botany*, 1974, 52, 6. P. 1423–1427.

165. *Kershaw K. A.* Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of lichen woodlands in Canada // *Canadian Journal of Botany*, 1977 a, 55. P. 393–410.

167. *Kershaw K. A.* Physiological-environmental interactions in lichens. II. The pattern of net photosynthetic acclimation in *Peltigera canina* var. *praetextata* Hue, *P. polydactyla* // *New Phytologist*, 1977 b, 79. P. 377–390.

168. *Kershaw K. A.* Physiological-environmental interactions in lichens. III. The rate of net photosynthetic acclimation in *Peltigera canina* var. *praetextata* Hue, *P. polydactyla* // *New Phytologist*, 1977 c, 79. P. 391–402.

169. *Kershaw K. A.* *Physiological ecology of lichens*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985. 293 p.

170. *Kershaw K. A., MacFarlane J. D., Tysiaczny M. J.* Physiological-environmental interactions in lichens. V. The interactions of temperature with nitrogenase activity in the dark // *New Phytologist*, 1977, 79, 2. P. 409–416.

171. *Kershaw K. A., Smith M. M.* Studies on lichen-dominated systems. XXI. The control of seasonal rate of net photosynthesis by moisture, light and temperature in *Stereocaulon paschale* // *Canadian Journal of Botany*, 1978, 58, 22. P. 2825–2830.

172. *Kershaw K. A., MacFarlane J. D.* Physiological-environmental interactions in lichens. X. Light as an ecological factor // *New Phytologist*, 1980, 84. P. 687–702.

173. *Krochko J. E., Winner W. E., Bewley J. D.* Respiration in relation to adenosine triphosphate content during desiccation and rehydration of a desiccation-tolerant and a desiccation-intolerant moss // *Plant Physiology*, 1979, 64. P. 13–17.

174. *Lange O. L.* Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung // *Flora (Jena)*, 1953, 140, 1. S. 39–97.

175. *Lange O. L.* Der CO₂- Gaswechsel von Flechten nach Erwärmung im feuchten Zustand // *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 1965, 78, 10. S. 351–352.

176. *Lange O. L.* Die functionellen Anpassungen der Flechten an die

ökologischen Bedingungen arider Gebiete // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1969 a, 82, 1-2. S. 3–22.

177. *Lange O. L.* Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. I. CO₂- Gaswechsel von *Ramalina maciformis* (Del.) Borg unter kontrollierten Bedingungen im Laboratorium // *Flora* (Jena), 1969 b, 158. P. 329–359.

178. *Lange O. L.* Moisture content and CO₂ exchange of lichens // *Oecologia* (Berlin), 1980, 45. P. 85–87.

179. *Lange O. L., Tenhunen J. D.* Moisture content and CO₂ exchange of lichens. II. Depression of net photosynthesis in *Ramalina maciformis* at high water content is caused by increased thallus carbon dioxide diffusion resistance // *Oecologia* (Berlin), 1981, 51. P. 426–429.

180. *Lange O. L., Meyer A., Ullmann I., Zellner H.* Mikroklima, Wassergehalt und Photosynthese von Flechten in der küstennahen Nebelzone der Namib-Wüste: Messungen während der herbstlichen Witterungsperiode // *Flora* (Jena), 1991, 185, 4. S. 233–266.

181. *Lange O. L., Büdel B., Heber U., Meyer A., Zellner H., Green T. G. A.* Temperate rainforest lichens in New Zealand: high thallus water content can severely limit photosynthetic CO₂ exchange // *Oecologia*, 1993, 95. P. 303–313.

182. *Lange O. L., Meyer A., Zellner H., Heber U.* Photosynthesis and water relations of lichen soil crusts: field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert // *Functional Ecology*, 1994, 8. P. 253–264.

183. *Lange O. L., Reichenberger H., Meyer A.* High thallus water content and photosynthetic CO₂ exchange of lichens. In *Flechten Follman. Contributions to lichenology in honour of Gerard Follman*, ed. F. J. A. Daniels, M. Schulz, J. Peine, Botanical Institute, University of Cologne, Germany, 1995. P. 139–153.

184. *Larson D. W.* Patterns of lichen photosynthesis and respiration following prolonged frozen storage // *Canadian Journal of Botany*, 1978, 56, 17. P. 2119–2123.

185. *Larson D. W.* Lichen water relations under drying conditions // *New Phytologist*, 1979, 82. P. 713–731.

186. *Larson D. W.* Differential wetting in some lichens and mosses: the role of morphology // *Bryologist*, 1981, 84. P. 1–15.

187. *Larson D. W., Kershaw K. A.* Studies on lichen-dominated systems. XVIII. Morphological control of evaporation in lichens // *Canadian Journal of Botany*, 1976, 54. P. 2061–2073.

188. *Lechowicz M. J.* Carbon dioxide exchange in *Cladonia* lichens from subarctic and temperate habitats // *Oecologia*, 1978, 31. P. 225–237.

189. *Lechowicz M. J.* The effects of climatic patterns on lichen productivity: *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach. in the arctic tundra of Northern Alaska // *Oecologia*, 1981, 50. P. 210–216.

190. *Lechowicz M. J.* Age dependence of photosynthesis in the caribou lichen *Cladonia stellaris* // *Plant Physiology*, 1983, 71, 4. P. 893–895.

191. *Link S. O., Nash T. H.* The influence of water on CO₂ exchange in the lichen *Parmelia prasignis* // *Oecologia*, 1984, 64, 2. P. 204–210.

192. *Long S. P., Hall D. O.* Ecosystems: nitrogen cycles in perspective // *Nature*, 1987, 329, 6140. P. 584–585.

193. *MacFarlane J. D., Kershaw K. A.* Physiological-environmental interactions of *Peltigera canina* (L.) Willd. var. *praetextata* (Floerke in Somm.) Hue and P.

canina (L.) Willd. var. rufescens (Weis.) Mudd. // *New Phytologist*, 1977, 79, 2. P. 403–408.

194. *MacFarlane J. D., Kershaw K. A.* Thermal sensitivity in lichens // *Science*, 1978, 201, 4357. P. 739–749.

195. *MacFarlane J. D., Kershaw K. A.* Physiological-environmental interactions in lichens. XIV. The environmental control of glucose movement from alga to fungus in *Peltigera polydactyla*, *P. rufescens* and *Collema furfuraceum* // *New Phytologist*, 1982, 91. P. 93–101.

196. *Maikawa E., Kershaw K. A.* The temperature dependence of thallus nitrogenase activity in *Peltigera canina* // *Canadian Journal of Botany*, 1975, 53, 6. P. 527–529.

197. *Meigs P.* Geography of Coastal Deserts. Arid Zone Research No. 28. Paris: UNESCO, 1966.

198. *Millbank J. W.* The assessment of nitrogen fixation and throughput by lichens. I. The use of a controlled environment chamber to relate acetylene reduction to nitrogen fixation // *New Phytologist*, 1981, 89. P. 647–655.

199. *Millbank J. W.* The assessment of nitrogen fixation and throughput by lichens. III. Losses of nitrogenous compounds by *Peltigera membranacea*, *P. polydactyla* and *Lobaria pulmonaria* in simulated rainfall episodes // *New Phytologist*, 1982, 92, 2. P. 229–234.

200. *Millbank J. W., Olsen J. D.* The assessment of nitrogen fixation and throughput by lichens. IV. Nitrogen losses from *Peltigera membranacea* (Ach.) Nyl. in autumn, winter and spring // *New Phytologist*, 1986, 104, 4. P. 643–651.

201. *Nash T. H., Moser T. J., Link S. O.* Nonrandom variation of gas exchange within arctic lichens // *Canadian Journal of Botany*, 1980, 58. P. 1181–1186.

202. *Norby R. J., Sigal L. L.* Nitrogen fixation in lichen *Lobaria pulmonaria* in elevated atmospheric carbon dioxide // *Oecologia*, 1989, 79, 4. P. 566–568.

203. *Otte V.* Flechten und Moose im Gebiet des Bolschoi Tchatsch (NW-Kaukasus) – eine erste Uebersicht, erganzt durch einige von D. Benkert bestimmte Pezizales // *Feddes Repertorium*, 2001, Bd. 112, 7-8. S. 565–582.

204. *Pike L. H.* The importance of epiphytic lichens in mineral cycling // *Bryologist*, 1978, 81, 2. P. 247–257.

205. *Poelt I.* Classification. In: *The Lichens*. N.V-L., 1973. P. 599–632.

206. *Quispel A.* The mutual relations between algae and fungi in lichens // *Rec. Trav. bot. neerl.*, 1943, 171, 40.

207. *Quispel A.* Respiration of lichens // *Encyclopedia of Plant Physiology*, 1960, 12. P. 455–460.

208. *Ried A.* Thallusbau und Assimilationshaushalt von Laub- und Krustenflechten // *Biologisches Zentralblatt*, 1960 a, 79, 2. S. 129–151.

209. *Ried A.* Stoffwechsel und Verbreitungsgrenzen von Flechten. II. Wasser- und Assimilationshaushalt, Entquellungs- und Submersionresistenz von Krustenflechten benachbarter Standorten // *Flora (Jena)*, 1960 b, 149, 3. S. 345–385.

210. *Ried A.* Nachwirkungen der Entquellung auf den Gaswechsel von Krustenflechten // *Biologisches Zentralblatt*, 1960 c, 79, 6.

211. *Rogers R. W.* Distribution of the lichen *Chondropsis semiviridis* in relation to its heat and drought resistance // *New Phytologist*, 1971, 7. P. 1069–1077.

212. *Rouschal E.* Eine physiologische Studie an *Ceterach officinarum* Willd // *Flora*, 1938, 12. S. 305.
213. *Rundel P. W.* Ecological relationships of desert fog zone lichens // *Bryologist*, 1978, 81. P. 277–293.
214. *Santesson R.* the lichen and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 293 p.
215. *Smith D. C.* The physiology of *Peltigera polydactyla* (Neck.) Hoffm. // *Lichenologist*, 1961, 1. P. 209–226.
216. *Smith D. C.* The biology of lichen thalli // *Biological Reviews*, 1962, 37. P. 537–570.
217. *Smith D. C., Molesworth S.* Lichen physiology. XIII. Effect of rewetting dry lichens // *New Phytologist*, 1973, 72. P. 525–533.
218. *Smyth E. S.* A contribution to the physiology and ecology of *Peltigera canina* and *Peltigera polydactyla* // *Annals of Botany*, London, 1934, 48. P. 781–818.
219. *Snelgar W. P., Brown D. H., Green T. G. A.* A provisional survey of the interaction between net photosynthetic rate, and thallus water content in some New Zealand cryptograms // *New Zealand Journal of Botany*, 1980, 18. P. 247–256.
220. *Stålfelt M. G.* Über die Beziehung zwischen den Assimilation und Atmungsgrößen // *Swensk. Bot. Tidskr.*, 1936, 30, 6.
221. *Stålfelt M. G.* Licht- und Temperaturhemmung in der Kohlen-säureassimilation // *Planta* (Berlin), 1939, 30, 3. S. 11–31.
222. *Stålfelt M.G.* Flechten und Moose // *Encyclopedia of Plant Physiology*, 1960, 5. P. 2.
223. *Stocker O.* Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten // *Flora*, N.F. (Jena), 1927, 21, 3. S. 334–415.
224. *Stocker O.* Die Durreresistenz. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Berlin, Springer-Verlag, 1956, 3. S. 696.
225. *Sussman A. S., Halvorson H. O.* Spores: Their dormancy and germination. New York, London: Harper Row, 1966.
226. *Vogel S.* Nie dere Feusterpflanzen in der südafrikanischen Wüste. Eine ökologische Schilderung. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1955, 31. S. 41–135.
227. *Walter H.* Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Jena: Verlag Gustav Fischer, 1931.
228. *Walter H.* Die physiologischen Voraussetzungen, für den Übergang der autotrophen Pflanzen von Leben im Wasser zu Landleben // *Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1967, 56, 2. S. 170.
229. *Wilhelmsen J. B.* Chlorophylls in the lichens *Peltigera*, *Parmelia* and *Xanthoria* // *Bot. Tidskr.*, 1959, 55, 1.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1

Водопоглощающая способность таллома *Umbilicaria hirsuta*, КБВГЗ, 1999 г.

№	Изменение веса таллома через каждые 5 мин. взвешивания	Количество поглощенной талломом воды через каждые 5 мин. взвешивания	
		г	%
1	0,3243	0,0602	18,56
2	0,3330	0,0659	19,96
3	0,3413	0,0772	22,61
4	0,3516	0,0875	24,88
5	0,3654	0,1013	27,72
6	0,3784	0,1143	30,20
7	0,3985	0,1344	33,72
8	0,4223	0,1582	37,46
9	0,4567	0,1926	42,17
10	0,4911	0,2270	46,22
11	0,5215	0,2574	49,35
12	0,5526	0,2885	52,20
13	0,5718	0,3077	53,81
14	0,5851	0,3210	54,86
15	0,5916	0,3275	55,35
16	0,5955	0,3314	55,65
17	0,5981	0,3340	55,84
18	0,6001	0,3360	55,99

Примечание: вес таллома – 0,2641 г сухой массы, содержание воды – 16,7 %.

Водоудерживающая способность таллома *Umbilicaria hirsuta*

№	Изменение веса таллома через каждые 5 мин. взвешивания	Количество испаренной талломом воды через каждые 5 мин. взвешивания	
		г	%
1	0,5974	0,0318	5,32
2	0,5656	0,0264	4,66
3	0,5392	0,0192	3,56
4	0,5200	0,0223	4,28
5	0,4977	0,0179	3,60
6	0,4798	0,0132	2,75
7	0,4666	0,0121	2,59
8	0,4545	0,0115	2,53
9	0,4430	0,0113	2,55
10	0,4317	0,0094	2,17
11	0,4223	0,0060	1,42
12	0,4163	0,0054	1,29
13	0,4109	0,0042	1,02
14	0,4067	0,0031	0,76
15	0,4036	0,0024	0,59
16	0,4012	0,0016	0,39
17	0,3996	0,0013	0,32
18	0,3983	0,0011	0,27
19	0,3972	0,0010	0,25
20	0,3962	0,0008	0,20
21	0,3954	0,0005	0,12
22	0,3949–0,3945	0,0004	0,10

Водопоглощающая способность таллома *Usnea florida*, ГНПП, 1999 г.

№	Изменение веса таллома через каждые 5 мин. взвешивания	Количество поглощенной талломом воды через каждые 5 мин. взвешивания	
		г	%
1	0,4399	0,0207	4,70
2	0,4481	0,0289	6,44
3	0,4562	0,0370	8,11
4	0,4745	0,0553	11,65
5	0,4789	0,0597	12,46
6	0,4856	0,0664	13,67
7	0,4923	0,0731	14,85
8	0,5070	0,0878	17,32
9	0,5136	0,0944	18,38
10	0,5205	0,1013	19,46
11	0,5300	0,1108	20,90
12	0,5396	0,1204	22,31
13	0,5474	0,1279	23,37
14	0,5530	0,1338	24,19
15	0,5586	0,1394	24,95
16	0,5636	0,1444	25,62
17	0,5682	0,1490	26,22
18	0,5725	0,1533	26,78
19	0,5762	0,1570	27,25
20	0,5791	0,1599	27,61
21	0,5817	0,1625	27,93
22	0,5836	0,1644	28,16
23	0,5860	0,1668	28,46
24	0,5870	0,1678	28,58

Водоудерживающая способность таллома *Usnea florida*

№	Изменение веса таллома через каждые 5 мин. взвешивания	Количество испаренной талломом воды через каждые 5 мин. взвешивания	
		г	%
1	0,5851	0,1169	3,20
2	0,5682	0,0183	3,22
3	0,5499	0,0105	1,90
4	0,5394	0,0100	1,85
5	0,5180	0,0183	3,53
6	0,4997	0,0178	3,56
7	0,4819	0,0177	2,22
8	0,4712	0,0088	1,86
9	0,4624	0,0056	1,21
10	0,4568	0,0054	1,18
11	0,4514	0,0038	0,84
12	0,4476	0,0026	0,58
13	0,4450	0,0015	0,33
14	0,4435	0,0010	0,22
15	0,4425	0,0007	0,15
16	0,4418	0,0005	0,11
17	0,4413	0,0004	0,009
18	0,4409–0,4406	0,0003	0,006

**Водопоглощающая способность таллома *Lasallia pensylvanica*,
ГНПП, 1999 г.**

№	Изменение веса таллома через каждые 5 мин. взвешивания	Количество поглощенной талломом воды через каждые 5 мин. взвешивания	
		г	%
1	1,0068	0,0645	6,40
2	1,0420	0,0997	9,56
3	1,1162	0,1739	15,57
4	1,1859	0,2436	19,57
5	1,2445	0,3022	24,28
6	1,3068	0,3645	27,89
7	1,3736	0,4313	31,39
8	1,4196	0,4773	33,62
9	1,4668	0,5245	35,75
10	1,5069	0,5646	37,46
11	1,5450	0,6027	39,01
12	1,5752	0,6329	40,18
13	1,6025	0,6602	41,20
14	1,6234	0,6811	41,95
15	1,6440	0,7017	42,68
16	1,6641	0,7218	43,37
17	1,9829	0,7406	44,01
18	1,7005	0,7582	44,59
19	1,7179	0,7756	45,15
20	1,7328	0,7905	45,62
21	1,7472	0,8049	46,07
22	1,7611	0,8188	46,49
23	1,7745	0,8322	46,90

Примечание: вес таллома – 0,9423 г сухой массы, содержание воды – 9,71 %.

Водоудерживающая способность таллома *Lasallia pensylvanica*

№	Изменение веса таллома через каждые 5 мин. взвешивания	Количество испаренной талломом воды через каждые 5 мин. взвешивания	
		г	%
1	1,4251	0,0203	1,42
2	1,4048	0,0288	2,05
3	1,3760	0,0460	3,34
4	1,3300	0,0600	4,51
5	1,2700	0,0459	3,61
6	1,2241	0,0265	2,16
7	1,1976	0,0184	1,53
8	1,1792	0,0176	1,49
9	1,1616	0,0169	1,45
10	1,1447	0,0159	1,38
11	1,1288	0,0148	1,31
12	1,1140	0,0140	1,25
13	1,1000	0,0135	1,22
14	1,0865	0,0129	1,18
15	1,0736	0,0122	1,13
16	1,0614	0,0116	1,09
17	1,0498	0,0110	1,04
18	1,0388	0,0103	0,99
19	1,0285	0,0099	0,96
20	1,0186–1,0090	0,0096	0,94

**Водопоглощающая способность таллома *Peltigera aphthosa*,
КБВГЗ, 1999 г.**

№	Изменение веса таллома через каждые 5 мин. взвешивания	Количество поглощенной талломом воды через каждые 5 мин. взвешивания	
		г	%
1	1,2633	0,1225	9,70
2	1,3698	0,2290	16,71
3	1,4483	0,3075	21,23
4	1,5009	0,3601	24,00
5	1,6202	0,4794	29,60
6	1,6906	0,5498	32,52
7	1,7611	0,6203	35,22
8	1,8533	0,7125	38,44
9	1,8833	0,7425	39,42
10	2,0243	0,8835	43,64
11	2,1351	0,9943	46,57
12	2,3995	1,2587	52,45
13	2,6774	1,5366	57,39
14	2,7990	1,6582	59,24
15	2,8992	1,7584	60,65
16	3,1068	1,9690	63,31
17	3,2884	2,1476	65,30
18	3,4769	2,3361	67,19
19	3,5806	2,4398	68,13
20	3,6782	2,5374	68,98
21	3,7663	2,6255	69,71
22	3,8558	2,7148	70,41
23	3,9447	2,8039	71,08
24	3,9729	2,8321	71,28
25	4,0008	2,8600	71,48
26	4,0232	2,8824	71,64
27	4,0402	2,8994	71,76
28	4,0492	2,9084	71,82
29	4,0592	2,9184	71,89

Примечание: вес таллома – 1,1408 г сухой массы, содержание воды – 6,63 %.

Водоудерживающая способность таллома *Peltigera aphthosa*

№	Изменение веса таллома через каждые 5 мин. взвешивания	Количество поглощенной талломом воды через каждые 5 мин. взвешивания	
		г	%
1	2	3	4
1	3,9754	0,1729	4,54
2	3,8025	0,1011	2,66
3	3,7014	0,0955	2,58
4	2,7454	0,0655	2,38
5	2,6799	0,0611	2,27
6	2,6188	0,0579	2,21
7	2,5609	0,0544	2,12
8	2,5065	0,0519	2,07
9	2,4546	0,0500	2,03
10	2,4046	0,0488	2,03
11	2,3558	0,0476	2,02
12	2,3082	0,0476	2,02
13	2,2606	0,0418	1,84
14	2,2188	0,0400	1,80
15	2,1788	0,0385	1,76
16	2,1403	0,0373	1,74
17	2,1030	0,0362	1,72
18	2,0668	0,0354	1,71
19	2,0314	0,0348	1,71
20	1,9966	0,0341	1,70
21	1,9625	0,0335	1,70
22	1,9290	0,0327	1,69
23	1,8963	0,0320	1,68
24	1,8643	0,0313	1,67
25	1,8330	0,0305	1,66
26	1,8025	0,0294	1,63
27	1,7731	0,0285	1,60
28	1,7446	0,0278	1,59

1	2	3	4
29	1,7168	0,0269	1,56
30	1,6899	0,0261	1,54
31	1,6638	0,0254	1,52
32	1,6384	0,0247	1,50
33	1,6137	0,0240	1,48
34	1,5897	0,0234	1,47
35	1,5663	0,0227	1,45
36	1,5436	0,0220	1,43
37	1,5216	0,0213	1,40
38	1,5003	0,0208	1,38
39	1,4795	0,0202	1,36
40	1,4593	0,0197	1,34
41	1,4396	0,0191	1,32
42	1,4205	0,0188	1,30
43	1,4017	0,0180	1,28
44	1,3837	0,0173	1,25
45	1,3664	0,0162	1,18
46	1,3502	0,0153	1,13
47	1,3349	0,0145	1,08
48	1,3204	0,0134	1,01
49	1,3070	0,0124	0,96
50	1,2946–1,2826	0,0120	0,92

Таблица 9

Водопоглощающая способность таллома *Stereocaulon tomentosum*, КБВГЗ, 1999 г.

№	Изменение веса таллома через каждые 5 мин. взвешивания	Количество поглощенной талломом воды через каждые 5 мин. взвешивания	
		г	%
1	2	3	4
1	0,9002	0,0779	8,65
2	0,9213	0,0990	10,74

1	2	3	4
3	0,9575	0,1352	14,12
4	1,0254	0,2031	19,80
5	1,0635	0,2412	22,68
6	1,0892	0,2669	24,50
7	1,1186	0,2963	26,49
8	1,1446	0,3223	28,16
9	1,1533	0,3310	28,70
10	1,1718	0,3495	29,82
11	1,2006	0,3783	31,50
12	1,2292	0,4069	33,10
13	1,2706	0,4483	35,28
14	1,3162	0,4939	37,52
15	1,3632	0,5409	39,68
16	1,4087	0,5864	41,63
17	1,4472	0,6249	43,18
18	1,4929	0,6706	44,92
19	1,5290	0,7037	46,11
20	1,5480	0,7257	46,88
21	1,5701	0,7478	47,62
22	1,6038	0,7815	48,72
23	1,6209	0,7986	49,26
24	1,6430	0,8207	49,95
25	1,6594	0,8731	50,44
26	1,6856	0,8633	51,21
27	1,7066	0,8843	51,81
28	1,7273	0,9050	52,39
29	1,7488	0,9265	53,00
30	1,7657	0,9434	53,43
31	1,7872	0,9649	54,00
32	1,8102	0,9879	54,57
33	1,8319	1,0096	55,11
34	1,8512	1,0289	55,58
35	1,8733	1,0510	56,10
36	1,8871	1,0648	56,42
37	1,8952	1,0729	56,61
38	1,9078	1,0855	56,90

Примечание: вес слоевича – 0,8223 г сухой массы, содержание воды – 7,53 %.

Водоудерживающая способность таллома *Stereocaulon tomentosum*

№	Изменение веса таллома через каждые 5 мин. взвешивания	Количество испаренной талломом воды через каждые 5 мин. взвешивания	
		г	%
1	2	3	4
1	1,8314	0,0673	3,67
2	1,7641	0,0560	3,17
3	1,7081	0,0510	2,98
4	1,6571	0,0413	2,49
5	1,6158	0,0392	2,42
6	1,5766	0,0321	2,03
7	1,5445	0,0306	1,98
8	1,5139	0,0300	1,98
9	1,4839	0,0263	1,77
10	1,4576	0,0205	1,40
11	1,4371	0,0197	1,37
12	1,4174	0,0195	1,39
13	1,3979	0,0195	1,35
14	1,3784	0,0187	1,33
15	1,3597	0,0181	1,28
16	1,3416	0,0172	1,23
17	1,3244	0,0164	1,19
18	1,3080	0,0156	1,16
19	1,2924	0,0150	1,14
20	1,2774	0,0146	1,10
21	1,2628	0,0140	1,06
22	1,2488	0,0133	1,00
23	1,2355	0,0124	0,96
24	1,2231	0,0117	0,90
25	1,2114	0,0110	0,88
26	1,2004	0,0106	0,84

1	2	3	4
27	1,1898	0,0101	0,82
28	1,1797	0,0097	0,79
29	1,1700	0,0093	0,75
30	1,1607	0,0089	0,73
31	1,1518	0,0085	0,70
32	1,1433	0,0081	0,68
33	1,1352	0,0078	0,66
34	1,1274	0,0075	0,63
35	1,1199	0,0071	0,61
36	1,1128	0,0068	0,58
37	1,1060	0,0064	0,55
38	1,0996	0,0060	0,51
39	1,0936	0,0056	0,48
40	1,0880	0,0053	0,46
41	1,0827	0,0053	0,43
42	1,0777	0,0047	0,41
43	1,0730	0,0044	0,39
44	1,0686	0,0042	0,37
45	1,0644	0,0040	0,35
46	1,0604	0,0038	0,33
47	1,0566	0,0036	0,31
48	1,0530	0,0034	0,29
49	1,0496	0,0030	0,26
50	1,0466	0,0028	0,26
51	1,0438	0,0028	0,25
52	1,0410	0,0027	0,25
53	1,0383	0,0026	0,23
54	1,0357	0,0024	0,21
55	1,0333	0,0022	0,19
56	1,0311	0,0018	0,17

1	2	3	4
57	1,0293	0,0018	0,17
58	1,0275	0,0016	0,15
59	1,0259	0,0014	0,13
60	1,0245	0,0012	0,11
61	1,0233	0,0010	0,09
62	1,0223	0,0009	0,08
63	1,0214	0,0006	0,05
64	1,0208–1,0204	0,0004	0,04

Интенсивность дыхания лишайников, КВВГЗ, среднее за 1999–2000 гг.

Вид	Жизнен. форма, экогруппа	Пояс, м.н.у.м.	Увлажн. местооб. Освещенность, баллы			Содержание воды, % на сырую массу			Интенсивность дыхания, мкл O ₂ сухой массы ⁻¹ /час ⁻¹		
			весна	лето	осень	весна	лето	осень	весна	лето	осень
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Umbilicaria cylindrica</i>	умб., эпил.	лесн., 2200	1 2	1 2	2 3	61,12	48,70	63,50	114,2±2,4	76,8±2,1	124,6±3,7
<i>Dermatocarpon miniatum</i>	умб., эпил.	лесн., 2100	2 2	2 3	3 2	68,11	62,30	70,40	159,6±2,6	164,4±5,3	176,0±2,8
<i>Peltigera ponojensis</i>	лист., эпиг.	лесн., 2100	2 3	2 3	3 3	79,00	71,70	80,30	264,0±6,3	247,4±4,3	273,0±5,0
<i>P. leucophlebia</i>	лист., эпиг.	лесн., 2000	3 2	2 3	3 2	86,71	82,40	87,50	157,4±3,8	184,5±5,1	162,3±4,2
<i>P. elizabethae</i>	лист., эпиг.	лесн., 1900	3 2	1 3	3 2	89,91	52,30	90,10	208,5±5,6	146,7±0,9	212,8±3,9
<i>Flavoparmelia caperata</i>	лист., эпиф.	лесн., 1900	2 3	1 3	3 2	59,00	46,50	60,60	186,7±4,2	89,5±2,6	190,4±3,7
<i>Cladonia furcata</i>	куст., эпиг.	лесн., 2300	1 3	1 3	2 3	68,15	57,40	70,20	106,8±2,0	87,4±1,5	127,4±3,3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Cl. rangiformis</i>	куст., эпиг.	лещ., 2200	$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{2}$	61,12	60,04	59,50	161,2±4,8	172,4±4,3	159,3±4,8
<i>Cl. pocillum</i>	куст., эпиг.	лещ., 2000	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{3}{2}$	67,43	52,60	71,10	145,9±2,9	98,6±1,2	151,0±3,1
<i>Setraria islandica</i>	куст., эпиг.	лещ., 1900	$\frac{3}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{3}{3}$	72,39	49,60	74,00	156,3±2,8	100,9±1,7	138,4±3,0
<i>Ramalina sinensis</i>	куст., эпиф.	лещ., 1800	$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{3}{2}$	70,33	67,20	72,60	186,4±2,9	197,5±3,7	193,1±4,1
<i>Anartychia ciliaris</i>	куст., эпиф.	лещ., 1800	$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{3}{2}$	62,80	59,40	65,20	214,9±2,8	196,4±3,5	229,3±4,2
<i>Cladonia pyxidata</i>	куст., эпиг.	лещ., 1600	$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{3}{2}$	63,11	61,50	66,20	245,2±4,8	210,3±5,7	236,2±6,7

Интенсивность дыхания лишайников, ГНПП, среднее за 1999–2000 гг.

Вид	Жизнен. форма, эко- группа	Пояс, м н.у.м.	Увлажн. местооб. Освещенность, баллы				Содержание воды, % на сырую массу				Интенсивность дыхания, мкл O ₂ сухой массы ⁻¹ /час ⁻¹			
			весна	лето	осень	весна	лето	осень	весна	лето	осень	весна	лето	осень
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12			
<i>Xanthoparmelia conspersa</i>	лист., эпиф.	субальп., 2600	$\frac{2}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{2}$	64,41	41,90	65,70	126,4±1,8	84,3±1,8	137,4±3,1			
<i>Hypogymnia physodes</i>	лист., эпиф.	субальп., 2600	$\frac{2}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{2}$	64,15	43,80	66,30	163,2±2,8	92,4±2,3	175,6±2,3			
<i>Umbilicaria cylindrica</i>	умб., эпиф.	субальп., 2500	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{3}{2}$	61,74	53,29	63,11	115,6±4,1	81,7±1,6	119,8±2,3			
<i>Peltigera collina</i>	лист., эпиг.	субальп., 2400	$\frac{3}{2}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{3}{2}$	87,43	63,50	88,20	219,4±5,5	157,6±3,6	231,4±1,7			
<i>Melanella olivacea</i>	лист., эпиф.	лесн., 2100	$\frac{2}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{2}{2}$	61,00	39,70	63,20	117,3±2,5	75,6±0,8	128,3±2,4			
<i>P. elizabethae</i>	лист., эпиг.	лесн., 2100	$\frac{3}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{3}{2}$	86,33	64,08	88,43	198,4±4,7	152,3±3,4	203,5±5,0			
<i>Xanthoparmelia somloënsis</i>	лист., эпиф.	лесн., 1900	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{2}$	60,19	41,30	68,40	143,2±3,7	88,7±1,6	156,9±2,1			

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Lasallia pensylvanica</i>	умб., эпиф.	лесн., 1900	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{3}$	64,38	54,80	66,50	147,9±3,1	132,6±1,3	158,4±2,4
<i>Pseudevernia furfuracea</i>	куст., эпиф.	альп., 2900	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{2}$	78,37	52,40	80,50	175,4±3,4	117,0±1,4	184,3±2,2
<i>Usnea cavernosa</i>	куст., эпиф.	субальп., 2800	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{3}{2}$	69,58	41,50	72,40	223,8±3,0	102,4±1,3	230,6±4,5
<i>U. florida</i>	куст., эпиф.	субальп., 2600	$\frac{2}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{3}$	66,78	49,20	67,00	108,5±1,6	79,4±0,5	128,5±1,7
<i>U. lapponica</i>	куст., эпиф.	субальп., 2400	$\frac{2}{2}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{2}$	62,44	60,90	64,60	217,5±2,8	186,5±3,6	223,4±3,2
<i>Ramalina pollinaria</i>	куст., эпиг.	субальп., 2400	$\frac{3}{2}$	$\frac{2}{2}$	$\frac{3}{2}$	59,16	50,70	61,30	163,4±1,4	127,3±2,5	174,7±3,0
<i>Setraria islandica</i>	куст., эпиг.	субальп., 2400	$\frac{3}{2}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{3}{2}$	76,41	70,30	80,40	178,4±4,8	182,7±3,7	205,3±4,0
<i>Cladonia pocillum</i>	куст., эпиг.	лесн., 2100	$\frac{2}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{3}{2}$	69,10	61,26	74,19	156,3±3,6	112,8±2,7	165,6±4,5
<i>Cl. digitata</i>	куст., эпикс.	лесн., 2100	$\frac{2}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{3}$	63,77	48,80	59,60	271,9±5,2	106,3±2,9	256,4±3,7
<i>Cladonia pyxidata</i>	куст., эпиг.	лесн., 1900	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{2}$	60,41	57,36	64,17	218,5±5,4	190,6±4,3	214,4±6,2

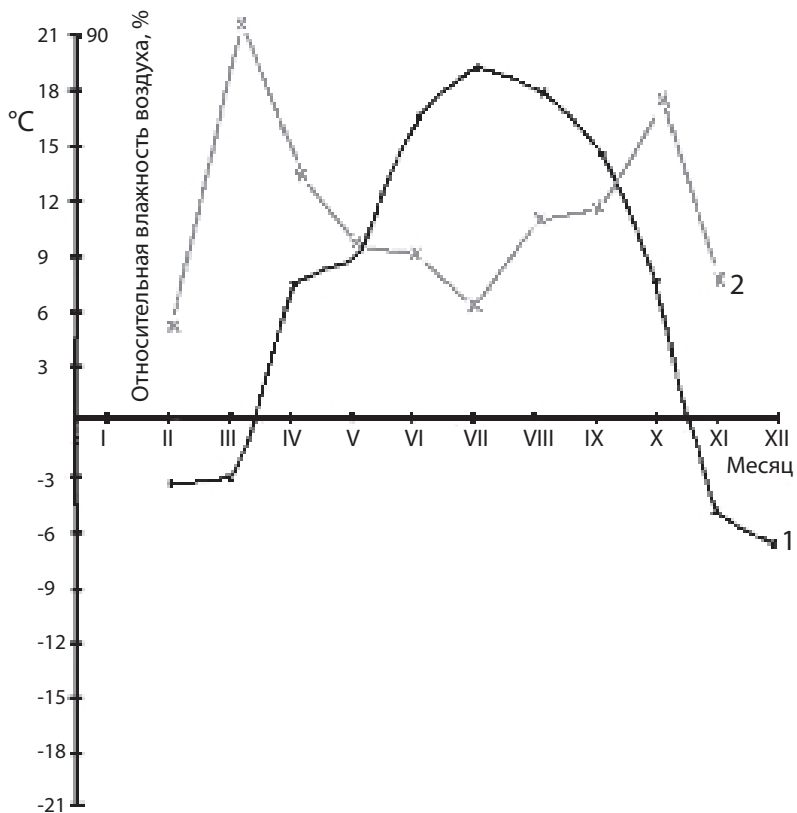


Рис. 1. Климадиаграмма. КБВГЗ, 1999 г.
 1 – температура
 2 – относительная влажность воздуха

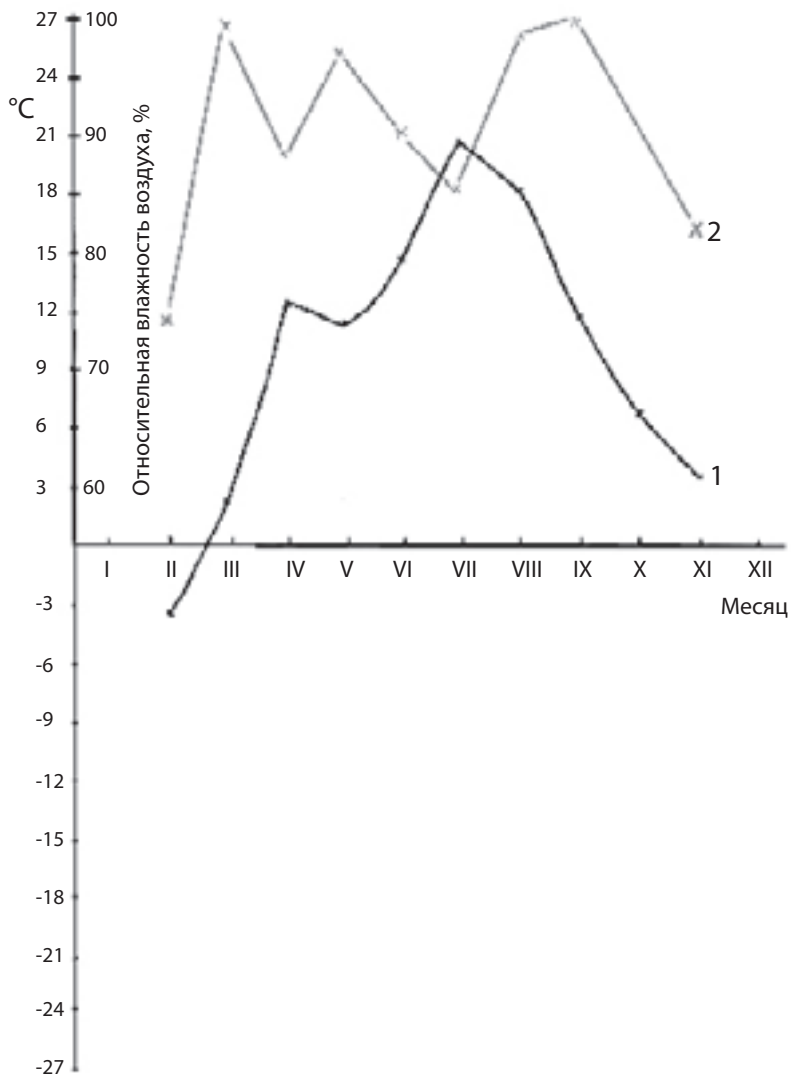


Рис. 2. Климадиаграмма. КБВГЗ, 2000 г.
 1 – температура
 2 – относительная влажность воздуха

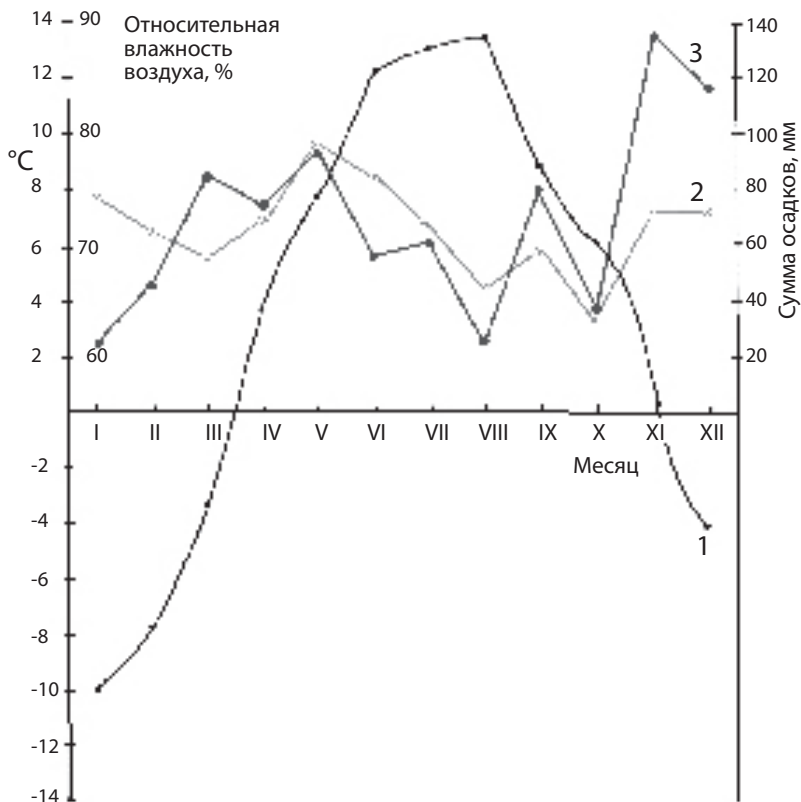


Рис. 3. Климациаграмма. ГНПП, 1998 г.

1 – температура

2 – относительная влажность воздуха

3 – сумма осадков

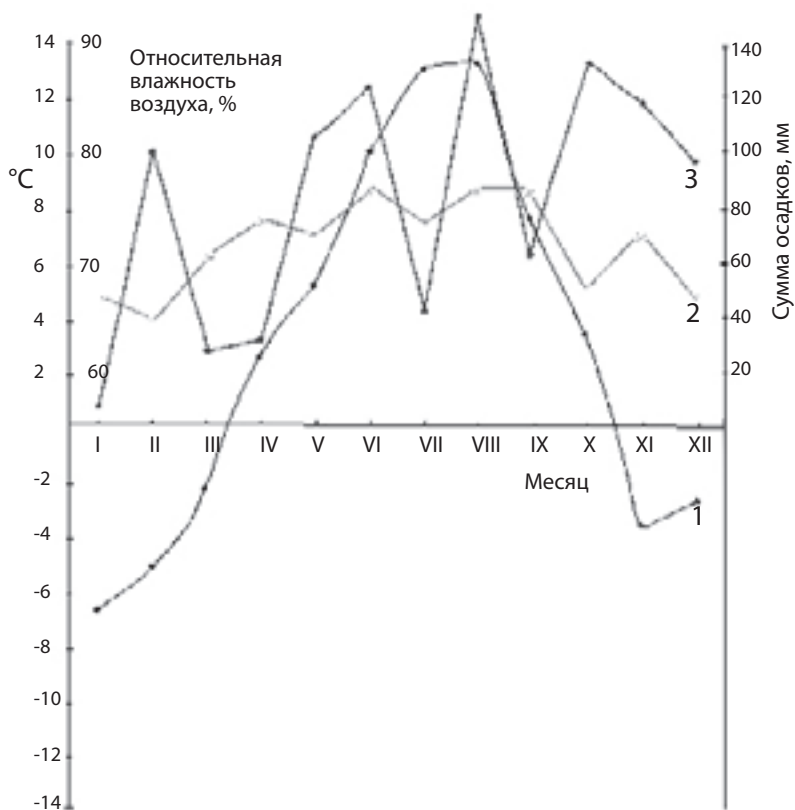


Рис. 4. Климадиаграмма. ГНПП, 1999 г.

1 – температура

2 – относительная влажность воздуха

3 – сумма осадков

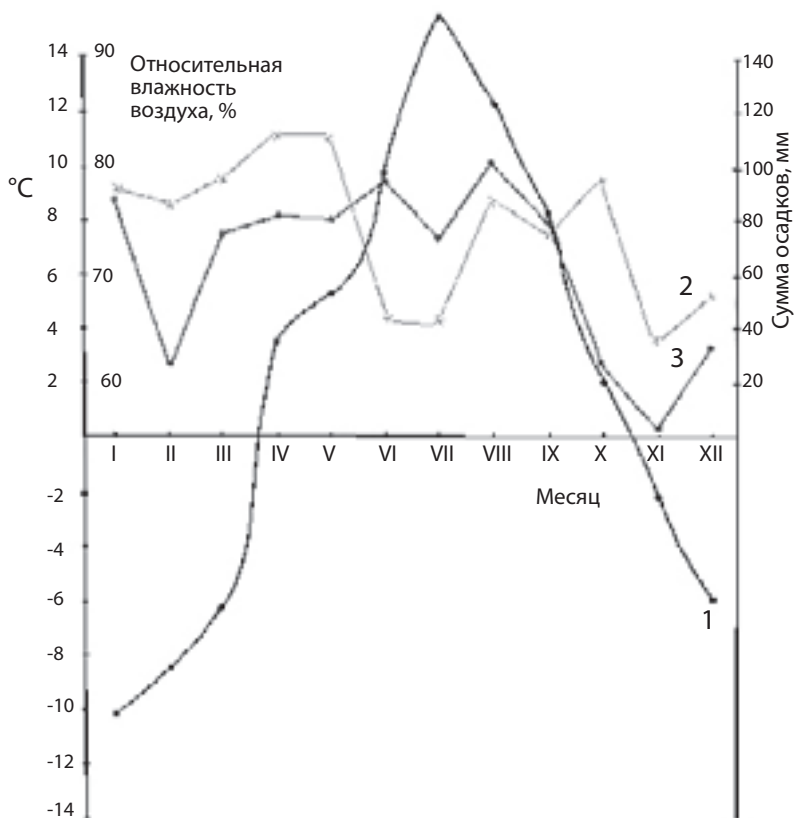


Рис. 5. Климадиаграмма. ГНПП, 2000 г.

1 – температура

2 – относительная влажность воздуха

3 – сумма осадков

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ ЛИШАЙНИКОВ	5
Глава 2. МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВИЙ МЕСТ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ	31
2.1. Материал и методика исследований	31
2.2. Характеристика условий мест проведения исследований	34
Глава 3. СОСТАВ ДОМИНИРУЮЩИХ ЛИШАЙНИКОВ НА ИССЛЕДОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ И ЕГО АНАЛИЗ	45
3.1. Список изученных видов лишайников на территории заповедника и национального парка «Приэльбрусье»	45
3.2. Экологический анализ лишайников	57
3.2.1. Жизненные формы	57
3.2.2. Экологические группы	63
3.2.3. Распределение по растительным поясам охраняемых территорий	65
3.2.4. Географический анализ	68
Глава 4. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА ЛИШАЙНИКОВ	76
4.1. Содержание и состояние воды в талломах лишайников	76
4.2. Водопоглощающая и водоудерживающая способности лишайников	85
Глава 5. ФОТОСИНТЕЗ ЛИШАЙНИКОВ	91
5.1. Содержание хлорофилла в талломах лишайников	91
5.2. Интенсивность фотосинтеза	94
Глава 6. ДЫХАНИЕ ЛИШАЙНИКОВ (интенсивность, эффективность и соотношение путей дыхания)	98
Глава 7. АЗОТНЫЙ ОБМЕН ЛИШАЙНИКОВ (содержание разных форм азота, белковых фракций в талломах и аминокислотный состав белков)	108
ВЫВОДЫ	118
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	121
ПРИЛОЖЕНИЕ	134

Научное издание

Слонов Людиг Хачимович
Слонов Тимур Людинович
Ханов Залим Мирович

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКОВ
ГОРНОЙ СИСТЕМЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ
СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

Заведующий редакцией *Дж. П. Кошубаев*

Редактор *И. Б. Кагермазов*

Дизайн обложки *Л. А. Фадеевой*

Художественный редактор *Ю. М. Алиев*

Технический редактор *Л. А. Тлупова*

Корректор *А. Х. Алагирова*

Компьютерная верстка *Л. А. Фадеевой*

Подписано к печати 01.04.09. Формат 84x108 $\frac{1}{32}$. Бумага офсетная № 1.
Гарнитура Myriad Pro. Печать офсетная. Усл. п. л. 8,4. Уч.-изд. л. 8,43.
Тираж 500 экз. Заказ № 34

ГП КБР «Издательство «Эльбрус»
Нальчик, ул. Адмирала Головки, 6

ГП КБР «Республиканский полиграфкомбинат
им. Революции 1905 года»
Министерства культуры
и информационных коммуникаций КБР
Нальчик, пр. Ленина, 33

Слонов, Л. Х.

С 488 Эколого-физиологические особенности лишайников горной системы Центральной части Северного Кавказа / Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, З. М. Ханов. – Нальчик: Эльбрус, 2009. –160 с.

ISBN 978-5-7680-2240-2

В работе впервые рассматривается комплекс эколого-физиологических параметров, раскрывающих механизмы адаптации лишайников разных жизненных форм и экологических групп к конкретным условиям среды обитания, которые могут быть применены для разработки рекомендаций научных основ охраны, воспроизводства и рационального их использования.

Книга адресована студентам, биологам-педагогам общеобразовательных школ, профессиональных и высших учебных заведений, изучающих разные разделы ботаники.

**УДК 582.29(470.6)
ББК 28.591.6(235.7)**

ISBN 978-5-7680-2240-2

