

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ

УДК 582.29(235.222)

**А.А. Заварзин,  
Е.А. Давыдов**

**A. Zavarzin,  
E. Davydov**

### ЛИШАЙНИКИ СЕМЕЙСТВА NEPHROMATACEAE (PELTIGERALES) НА АЛТАЕ

### LICHENS FROM THE FAMILY NEPHROMATACEAE (PELTIGERALES) IN ALTAI

В настоящей работе представлены результаты ревизии состава и распространения представителей семейства *Nephromataceae* на территории Алтая. Всего выявлено 7 видов из двух секций рода *Nephroma* Ach., одна из которых – *Septentrionalia* Zavarzin sect. nov. – впервые описана. Для видов алтайской флоры составлен ключ для определения и приведены подробные диагнозы с обсуждением морфологической и химической вариабельности, экологической приуроченности, статуса на рассматриваемой территории и общего распространения. Для видов *N. arcticum* и *N. parile* введены нетаксономические ранги – морфотипы.

Лишайники порядка *Peltigerales* представляют большой интерес как в связи с их широким использованием в работах по изучению различных аспектов биологии лишенизированных аскомицетов (Galloway, 1992), так и потому, что по видовому разнообразию и накапливаемой биомассе (Galloway, 1985, 1988, 1991а, б; White, James, 1988) они играют важную роль в пищевых цепях (Feige et al., 1990), круговороте веществ (Knops et al., 1991) и фиксации азота (Renner, et al., 1982; Green, Lange, 1991) в различных сообществах как Южного, так и Северного полушарий. К сожалению, состав и распространение этих лишайников на территории России и сопредельных государств остается изученным далеко не полностью.

Обсуждаемое в настоящей работе семейство *Nephromataceae* (Wetm.) David et D. Hawksw. является монотипным и представлено единственным родом *Nephroma* Ach. Виды этого рода распространены по всему земному шару и характеризуются крупными, широколопастными листоватыми талломами с уникальной особенностью – образованием апотециев на нижней поверхности лопастей. Кроме того, ряд видов формирует трехбионтные ассоциации, то есть единый таллом с двумя фотобионтами – зеленой водорослью из рода *Coccomyxa*

и цианобактерией из рода *Nostoc*. Степень исследованности лишайников рода *Nephroma* в российской флоре является неудовлетворительной (Заварзин, 1996), а результаты проведенного анализа систематического состава нефром России (Заварзин, 1998а) требуют детализации для уникальных в отношении лишенофлоры районов, к которым, в частности, относится и Алтай.

В работах разных авторов содержание и объем понятия Алтай сильно отличаются (Малолетко, 1999). Под Алтаем мы понимаем горную систему в Южной Сибири. В данном исследовании Алтай берется в узких границах, не включая хребты Монгольский Алтай, Гобийский Алтай, Хангай на юге, Саур и Тарбагатай на западе, Абаканский хр., Кузнецкий Алатау, Горную Шорию и Салаирский кряж на севере (Малолетко, 1999:42). Однако ключ для определения видов может быть использован для всей Алтайской горной страны. Исследованные в лишенологическом отношении районы отмечены на карте точками (рис. 1). Распространение видов по ботанико-географическим районам в данной работе не анализируется.

Растительный покров Алтая изучается уже более 200 лет, однако в основной массе работ о лишайниках в лучшем случае упоминается как о сопутствующих видах в числе от 2 до 10 (Леман, 1903; Кузнецов, 1913, 1914; Келлер, 1914; Хребтов, 1919; Ревердатто, 1921; Куминова, 1960). С другой стороны, гербарные материалы с Алтая обрабатывались и известными лишенологами – Э. Вайнио (Vainio, 1887, 1894, 1896–1898), А.А. Еленкиным (1904, 1921), М.П. Томиным (1931, 1933) и А.Н. Окснером (1948).

Первые упоминания представителей рода *Nephroma* во флоре Алтая относятся к работам М.С. Хомутовой с соавторами (1938), где для Алтайского государственного заповедника упоминается *Nephroma arcticum* (позже Е.Ф. Королева (1989) указывает для этой территории уже 4 вида рода), и исследованиям К.А. Рассединой (1938), в сводке которой приводятся 3 вида нефром.

Среди современных работ по флоре лишайников Алтая 7 видов рода указаны в монографии Н.В. Седельниковой (1990), один вид приведен в работе Т.В. Макрый (1986) и один вид – в публикации Е.А. Давыдова (1995). В лишенофлористических работах по казахстанской части Алтая упоминается 7 видов рода (Флора..., 1978), причем один вид – *N. subparile* Gyeln. – переведен в синонимы, а указание *N. laevigatum* весьма сомнительно (Заварзин, 1998в).

Материал, который лег в основу представленного исследования, был собран вторым автором в ходе экспедиций ЮСБС во всех районах Республики Алтай, горной части Алтайского края и западной части Республики Тыва в период с 1994 по 1999 гг. (рис. 1.). Определение материала и выявление хемотаксономических особенностей видов рода проведено на базе С.-Петербургского государственного университета, Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и лаборатории лишенологии университета Хельсинки. В результате обработки сборов, а так же материалов, хранящихся в ряде гербариев (LE, LECB, KW, H, UPS, TK, SSBG) для региона исследований выявлено шесть видов рода *Nephroma*. Кроме того, в высокогорьях возможны редкие находки вида *N. expallidum* –

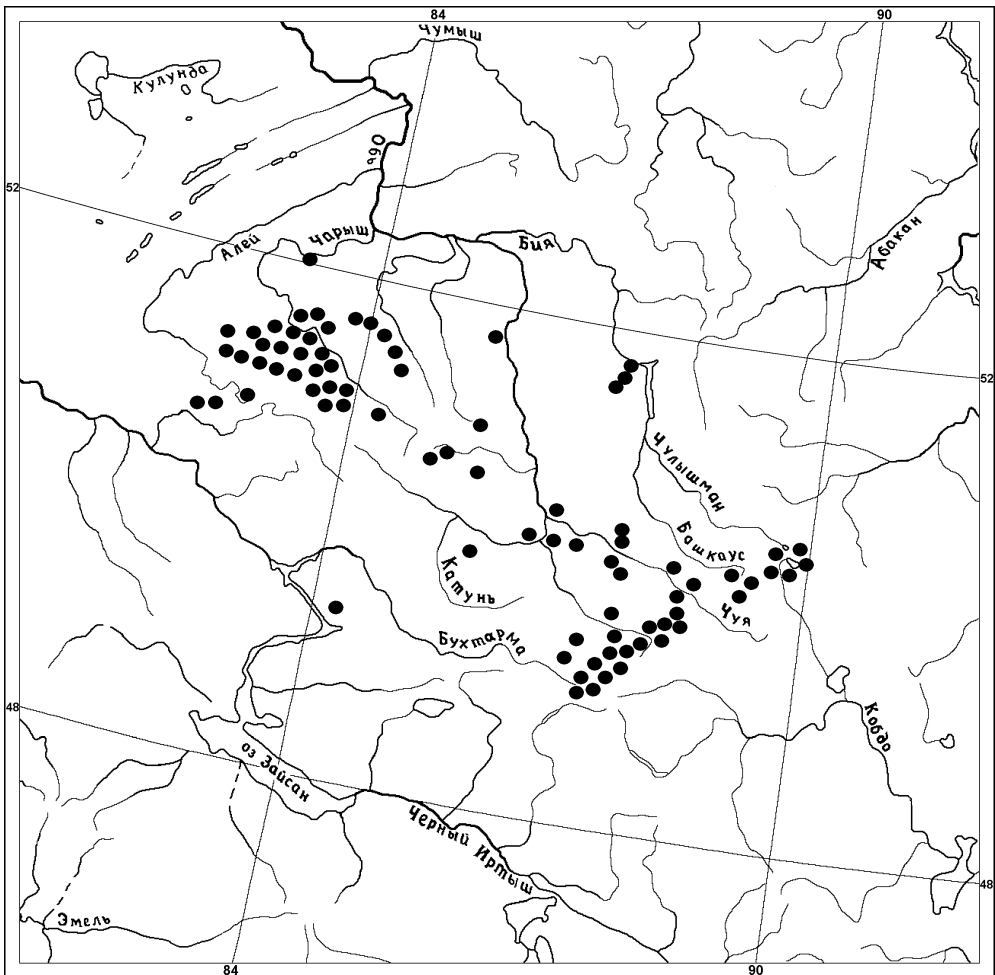


Рис. 1. Территории Алтая, где сборы лишайников проводились Давыдовым Е.А. в 1994–1999 годах.

ярко выраженного представителя аркто-альпийского элемента. Этот вид указывался для региона в литературе (Седельникова, 1990). С другой стороны указание на находки типичного океанического вида *N. laevigatum* в отечественной литературе в том числе и для Алтая (Флора..., 1978; Седельникова, 1993) являются ошибочными в связи с исходно ошибочным его описанием в Определителе лишайников СССР (1975).

Неоднозначная трактовка ряда таксонов рода *Nephroma* в отечественной литературе, наличие большого числа не признаваемых в настоящее время внутривидовых таксонов (James, White, 1987; White, James, 1988; Заварзин, 1998a) и проведенная ранее ревизия материала по России и сопредельным территориям, ставит нас перед необходимостью конкретной характеристики таксонов в современном их понимании. Поэтому мы приводим в настоящей публикации

подробные диагнозы надвидовых группировок, видов и нетаксономических единиц в семействе *Nephromataceae*.

В цитированных этикетках знаком «Н» обозначена высота над уровнем моря. Коллектор сборов, если не указано отдельно, – Давыдов Е.А.. Собранные образцы хранятся в гербарии Южно-Сибирского ботанического сада (SSBG), дублеты в гербарии С.-Петербургского госуниверситета (LECB).

Род *Nephroma* Ach. Lich. Univ. 521. 1810 ≡ *Peltidea*\*\**Opisteria* Ach. Meth. Lich. 288. 1803. – ЛЕКТОТИП (выбран В. Нюландером, 1860): *Lichen polaris* Ach. Lich. Suec. Prod. 163. 1798 (= *Nephroma arcticum* (L.) Torss.)

Таллом листоватый, широколопастной, покрытый коровым слоем с обеих сторон и прилегающий к субстрату нижней стороной хотя бы в центральной части. Верхняя поверхность голая или слабо опушенная, ровная, морщинистая или ребристая. Нижняя поверхность голая, тонко опушенная или густо войлочная, ровная или морщинистая, к центру темнеющая. Прикрепление к субстрату осуществляется при помощи войлока (опушения), гаптер или ризин. У ряда видов образуются вегетативные пропагулы – филлидии, изидии или соредии. Филлидии дорзовентральные, уплощенные, чешуйчатые, или удлинненно ветвящиеся; изидии цилиндрические, палочковидные, зернышковидные или коралловидные; соредии классические или изидиевидные, мелкие. Характерно образование регенерационных чешуек по краям лопастей и по трещинам в старых частях талломов. Фотобионты – *Coccomyxa* (*Chlorophyta*) и (или) *Nostoc* (*Cyanobacteria*). Трехбионтные виды формируют специальные структуры – цефалодии с клетками цианобионта, причем у видов из Северного полушария цефалодии внутренние, а из Южного – наружные.

Апотеции образуются на нижней стороне лопастей, округлые, овальные или бобовидные, с рыже-коричневым, коричневым или темно-коричневым до черного диском и ровным, городчатым или разорванным краем, иногда несущим изидии или зубцевидные выросты. Верхняя поверхность над апотециями голая или опушенная, гладкая, морщинистая или ребристая, ровная, трещинковатая или ареолированная, с изидиями, филлидиями или без них. Гимений состоит из простых, неветвящихся парафиз и удлинненно-булавовидных сумок с 8 спорами. Споры коричневатые, редко – бесцветные, четырехклеточные, редко двух- или пятиклеточные, веретеновидные или эллиптические, прямые или слабо изогнутые. Пикноконидии эндобазидиальные.

Основными вторичными метаболитами в талломах являются гопановые тритерпеноиды: Т1 (7β-ацетоксигопан-22-ол), Т2 (15α-ацетоксигопан-22-ол), Т3 (гопан-6α, 22-диол), Т4 (гопан-7β, 22-диол), Т5 (гопан-15α, 22-диол), Т6 (гопан-6α, 7β, 22-триол), депсиды и депсидоны (гирофоровая кислота, метилгирофورات, тенуорин, группа соединений стиктовой кислоты, группа соединений салациновой кислоты), усниновая кислота, антрахиноны и их производные. Встречаются хемотефицитные виды.

Виды рода *Nephroma* обитают на почве, коре деревьев, замшелых субстратах и, реже, – на каменистых субстратах.

## Ключ для определения видов, встреченных на территории Алтая

1. Фотобионт – цианобактерия, цефалодии отсутствуют ..... 3
  - Фотобионт – зеленая водоросль, цефалодии имеются ..... 2
2. Верхняя поверхность голая, цефалодии видны в виде более темных пятен только на верхней поверхности, апотеции встречаются часто ..... *N. arcticum*
  - Верхняя поверхность слабо опушенная, матовая, внутренние цефалодии видны как с верхней, так и с нижней стороны таллома, апотеции встречаются очень редко ..... *N. expallidum*
3. Соредии или коралловидные изидии имеются в большом количестве, апотеции отсутствуют или редки ..... 4
  - Соредии или коралловидные изидии отсутствуют (но могут быть филлидии или палочковидные изидии или изидиевидные выросты), апотеции обычно часто встречаются ..... 5
4. Изидии отсутствуют, гранулярные соредии имеются (часто соредии в основной массе могут быть вторично покрыты коровым слоем), верхняя поверхность голая, гладкая до слаборебристой, апотеции встречаются редко, нижняя поверхность голая до слабо опушенной ..... *N. parile*
  - Имеются коралловидные ламинальные изидии (какие-либо признаки соредиев отсутствуют), верхняя поверхность ребристая, апотеции отсутствуют, нижняя поверхность покрыта густым темным войлоком .....  
..... *N. isidiosum*
5. Нижняя поверхность покрыта густым войлоком, имеются белые выдающиеся из войлока папиллы и часто – косицевидные ризины, верхняя поверхность опушенная (особенно заметно по краю фертильных лопастей) .....  
..... *N. resupinatum*
  - Нижняя поверхность голая, а если войлочная, то папиллы отсутствуют .....6
6. Нижняя поверхность покрыта густым войлоком, верхняя поверхность голая до слабо опушенной, имеются краевые изидиевидные выросты и ламинальные филлидии и (или) палочковидные изидии (особенно часто над апотециями) ..... *N. helveticum*
  - Нижняя поверхность голая или слабо опушенная, краевые изидиевидные выросты отсутствуют таллом практически всегда фертильный, дорсальная сторона развитых апотециев ребристая, трещинковато-ареолированная .....  
..... *N. bellum*

Sect. *Nephroma* Ach. – характеризуется доминированием хлоробионтных видов или пар фотосимбиодем и распространением преимущественно в Южном полушарии. Секция объединяет виды, которым свойственны крупные слоевища с голой верхней поверхностью, содержащие в подавляющем большинстве случаев усниновую кислоту и, реже, фенарктин и нефромин. К секции принадлежат виды групп “*N. papillosum*”, “*N. antarcticum*” и “*N. kuehnemanii*”.

1. *Nephroma arcticum* (L.) Torss. Enum. Lich. Byssac. Scand. 7. 1843 ≡ *Lichen arcticus* L. Spec. Plant.: 1148. 1753 = *Nephroma arcticum* var. *complicatum* Nyl.; *Nephroma complicatum* (Nyl.) Gyeln.; *Nephroma tatarum* Gyeln.; *N. arcticum* f. *tatarum* (Gyeln.) Domb.

**Характеристика таксона.** Таллом широколопастной, до 25 см в диаметре и 0.5 мм толщиной, с преобладанием желтых и зеленых оттенков. Редко талломы средних размеров, с большей частью вертикальными, скученными лопастями. Верхняя поверхность ровная до выемчатой, матовая или слабоблестящая, голая, с четко заметными округлыми или неправильной формы сморщенными серо-голубоватыми вздутиями цефалодиев. По краям лопастей могут развиваться лопасти (или лобули), в старых участках таллома или на старых цефалодиях встречаются раневые чешуйки. Соредии и изидии отсутствуют. Нижняя поверхность по краю голая, бежевая до желтовато-коричневой, к центру резко чернеющая, покрытая густым войлоком из крупных пучков пигментированных гиф, служащих в том числе и для прикрепления к субстрату, которое обычно слабое. Сердцевина белая, под действием КОН окрашивается в желтый цвет с разной степенью интенсивности. Таллом трехбионтный, с водорослью *Coccomyxa* sp. (*Chlorophyta*) в альгальной зоне и цианобактерией *Nostoc* sp. во внутренних, часто крупных (до 14 мм в диам.), развивающихся в направлении верхней поверхности таллома цефалодиях. Апотеции встречаются часто, обычно крупные (до 27 мм в диаметре), округлые, овальные или бобовидные, с коричневым диском и хорошо заметным, изредка пролиферирующим или разорванным слоевищным краем. Гимений плотный, 50–100 μm толщиной, сумки удлинено-булавовидные, содержащие по 8 спор, расположенных в два ряда. Гипогимений и эпигимений при действии раствора Люголя окрашиваются в голубоватый до темно-синего цвет, а собственно гимений – в желтовато-коричневый до рыже-красного. Споры четырех- или, редко, пятиклеточные, узкие и длинные, 20–27(29)×4–6 μm, бесцветные до слабо коричневых, с тонкой оболочкой, чаще прямые, иногда – слабо изогнутые. Пикниды встречаются нечасто, краевые или, редко, ламинальные, но не более чем в 3 мм от края лопасти, овальные, коричневые, до 0.6 мм в диаметре. Пикноконидии цилиндрические, бесцветные, 2–4×1–2 μm.

#### Ключ для определения морфотипов

- + слоевище крупнолопастное, до 30 см в диаметре, часто фертильное (преимущественно во влажных, затененных местообитаниях, на замшелом субстрате, в бореальной зоне и лесном поясе гор) ..... морфотип “*arcticum*”
- слоевище мелколопастное, лопасти скученные, с большим количеством краевых филлидиев, часто стерильное (преимущественно в открытых, сухих местообитаниях, в тундре или альпийском поясе) ..... морфотип “*complicatum*”

**Хемотаксономические параметры.** Для всех исследованных образцов характерно присутствие тритерпеноида ТЗ, пигментов, депсидов фенарктина и

нефромина. В большинстве случаев обнаруживается присутствие усниновой кислоты, а иногда – тритерпеноида Т1 и метилгирофората в следовых количествах. В целом качественный химический состав талломов мало варьирует на протяжении всего ареала.

**Определение и границы изменчивости.** Лишайники *N. arcticum* легко выделяются среди других видов Северного полушария крупными размерами таллома и широкими лопастями, преобладанием желтой окраски верхней поверхности и специфическими цефалодиями, ясно видимыми только на верхней поверхности. Замеченная вариабельность в размерах и ориентации лопастей привела в свое время к выделению внутривидового таксона, а позже и отдельного вида “*N. complicatum* (Nyl.) Gyeln.” Однако континуум переходных форм между типичными талломам и стерильными образцами с мелкими, скученными, вертикально стоящими лопастями не позволяет выделять отдельный таксон для крайних форм. Более того, очевидна экологическая обусловленность подобной морфологической вариации. В этой связи наиболее удачным было бы введение нетаксономического ранга морфотип для выделения встречаемой вариации.

Второй хлоробийонтный вид северного полушария – *N. expallidum* – отличается от *N. arcticum* как цветом (коричневые тона, особенно по краю лопастей), так и формой и размерами цефалодий, заметных с обеих сторон таллома. Кроме того, *N. expallidum* в подавляющем большинстве случаев стерильна и отличается составом вторичных метаболитов. Дополнительное обсуждение приведено в описании *N. expallidum*.

**Экология.** Для Алтая *N. arcticum* приводится в ряде литературных источников (Хомутова и др., 1938; Флора..., 1978; Королева, 1989; Седельникова, 1990). Н.В. Седельникова (1990:38) указывает на распространение этого вида «на почве и замшелых скалах в высокогорном поясе, часто спускается в верхнюю часть лесного», остальные авторы приводят *N. arcticum* только для верхней части лесного пояса гор. В Гербарии ТГУ им. Крылова (ТК) хранится образец вида, собранный на Алтае в 1927 г.

В пределах ареала *N. arcticum* также встречается преимущественно на почве, крупных мшистых валунах, предпочитая при этом более влажные местообитания.

**Статус.** На Алтае проходит южная граница распространения вида, что позволяет отнести его к редким видам для региона.

**Образцы и распространение в регионе.** Алтай, северо-западный склон горы Бардам по р. Айрагач, кедрово-пихтовый лес. 11.07.1927. Собр.: А. Виноградова, Г. Баклушин. (ТК). По литературным данным: Респ. Алтай, Турочакский р-он, “Верх. Бедуя, сев. скл. горы, 35°, пятна ягеля на россыпи, лесная зона, 58° 10' в.д. [по Пулово – прим. авт.], 51° 47' с.ш.; № 132а, 2.IX 1934 М. 3.” Собрал: М.В. Золотовский, определил: В.С. Говорухин (Хомутова и др., 1938); Респ. Алтай, Турочакский р-он, “бассейн р. Шавла, верховья р. Боошкон, 1900–1920 м, кедрово-баданово-зеленомошный лес, 31.VII 79, Золотухин, Лебедева” (Королева, 1989); Респ. Алтай, Турочакский р-он, “бассейн р. Камга, р. Большой Шалтан, 1500 м,

на замшелом камне в хвойном лесу, 15.VII 85. Королева” (Королева, 1989); “Казахстан. Восточно-Казахстанская обл., Алтай, долина р. Тургусун, пойменный березовый лес, 15.II 63 г.” (Флора..., 1978); “там же, 10 км сев. пос. Маслиха, пойма р. Хамир, пойменный лес, осн. стар. тополя. 20.VII 63 г.” (Флора..., 1978)

**Общее распространение.** Распространена циркумполярно в Северном полушарии. В Евразии вид встречается от Исландии и Фенноскандии до Чукотки, с единичными находками в центральной Европе (Татры) и спускается далеко на юг в Азии (до Алтая и северных островов Японии). В Северной Америке *N. arcticum* встречается по всей территории Аляски, Канады и прибрежной части Гренландии, опускаясь к югу до штатов Новой Англии в США.

**Sect. Septentrionalia Zavarzin sect. nov.** – Sectio species imprimis cyanobionticas tyra propagulorum symbioticasum (phyllidia, isidia, soredia) formantes compositioneque chemice (triterpenoides) varies includens. Photosymbiodemium paria desunt. Species hemisphaerio boreali imprimis proprias.

Typus: *Nephroma bellum* (Spreng.) Tuck. Boston Jour. Nat. Hist. 3 : 293. 1840.

Секция включает преимущественно цианобионтные виды, образующие различные типы симбиотических пропагул (филлидии, изидии, соредии) и различающиеся химическим составом (тригерпеноиды). Пары фотосимбиодем неизвестны. Виды преимущественно распространены в Северном полушарии. К секции относятся группы видов “*N. bellum*”, “*N. helveticum*”, “*N. hensseniae*” и “*N. laevigatum*”, а также *N. resupinatum* (Заварзин, 1998а).

2. *Nephroma bellum* (Spreng.) Tuck. Boston Jour. Nat. Hist. 3 : 293. 1840. (≡*Peltigera bella* Spreng. Syst. Veg. ed. 16, 4 (1) : 306. 1827. ≡*Nephromium subtomentellum* (Nyl.) Nyl.; *Nephroma filarszkyanum* Gyeln.; *Nephroma laevigatum* f. *filarszkyanum* (Gyeln.) Oxner; *Nephroma bellum* var. *filarszkianum* (Gyeln.) Dombr.; *Nephroma sublividum* Vain.; *Nephroma subtomentellum* f. *carpathicum* Gyeln.; *Nephroma bellum* var. *subpubescens* (Gyeln.) Dombr.; *Nephroma subpubescens* Gyeln.)

**Характеристика таксона.** Таллом (2)4–8(12) см в диаметре, с преобладанием серых и коричневых оттенков. Верхняя поверхность ровная, изредка в старых частях слабо морщинистая, матовая или слабоблестящая, голая. Поверхность лопастей над развитыми апотециями ареолированная, ребристая, всегда голая. Иногда по краю лопастей встречаются чешуевидные филлидии, а по трещинам в старых участках таллома могут развиваться раневые чешуйки. Край лопастей ровный до слабо курчавого. Нижняя поверхность по краю коричневая и голая, к центру темнеющая и приобретающая слабое опушение (чаще заметное при большом увеличении стереомикроскопа в виде коротких светлых выростов). Прикрепление от слабого до плотного, чаще всего с помощью гаптер (на моховых подушках, коре стволов) или непосредственно опушением (на тонких веточках). Сердцевина белая, сильно увеличивающаяся у фертильных лопастей над апотециями, под действием КОН может слабо окрашиваться в



желтый цвет. Фотобионт представлен цианобактериями *Nostoc sp.* в виде отдельных клеток или групп клеток в альгальной зоне. Апотеции встречаются практически всегда, средних размеров (0.7–1 см в диам.), но на крупных талломах могут достигать 1.4 см, округлые или овальные, с коричневым диском и хорошо заметным, ровным слоевищным краем. Гимений плотный, 50–90  $\mu\text{m}$  толщиной, сумки удлинненно-булавовидные, содержащие по 8 спор, расположенных в два ряда. Гипогимений при действии раствора Люголя окрашивается в темно-синий цвет, а собственно гимений и эпигимений сначала синеют, а затем быстро буреют. Споры четырехклеточные, 18–24 $\times$ 5–6  $\mu\text{m}$ , коричневатые, с довольно толстой оболочкой, заметной вокруг всех клеток споры. Пикниды встречаются нечасто, краевые, округлые, реже овальные, черно-коричневые, до 0.4 мм в диаметре. Пикноконидии цилиндрические, бесцветные, 2–4 $\times$ 1–2  $\mu\text{m}$ .

**Хемотаксономические параметры.** На Алтае вид представлен только второй хеморасой (James, White, 1987), характеризующейся наличием тритерпеноидов T2, T3 и T5 и группы неопределенных веществ “неизвестные *N. bellum*”.

**Определение и границы изменчивости.** Одной из основных отличительных черт *N. bellum* является практически обязательная фертильность таллома в сочетании с голой или мало опушенной нижней поверхностью и относительно ровным краем лопастей. Более того, хорошим диагностическим признаком является голая ребристая и ареолированная верхняя поверхность лопастей над зрелыми апотециями.

Существенная вариабельность в размерах таллома и окраске характерна и для ряда других видов семейства, являясь экологически обусловленной (Заварзин, 1998б). Опушение нижней поверхности может достаточно существенно варьировать от почти полного его отсутствия до плотного, почти губчатого ворса. Ультраструктурные исследования показывают, что даже у выглядевших неопушенными снизу экземпляров имеются короткие одноклеточные выросты, а у густо опушенных талломов выросты остаются малоклеточными и не собирающимися в пучки. По этому и ряду других параметров, включая морфологические и биохимические, *N. bellum* чрезвычайно близка к *N. parile*, отличаясь от последней только преобладающей фертильностью, признаками фертильных лопастей и отсутствием соредиев.

**Экология.** На Алтае *N. bellum* встречается на замшелых скалах, валунах, на коре деревьев, предпочитая достаточно влажные, мшистые местообитания. В остальной части ареала, кроме как на вышеперечисленных субстратах, лишайники вида могут произрастать на тонких веточках деревьев и в более ксерофитных условиях.

**Статус.** На территории Алтая сборы лишайников вида *N. bellum* сравнительно редки и в большинстве работ вообще не указывается. Это обстоятельство позволяет считать вид редким для региона.

**Образцы и распространение в регионе.** Алтайский кр., Змеиногорский р-он, ср. течение р. Белая, лев. бер. От устья р. Глухариха до бывш. с. Белорецкое, 51°02' с.ш., 82°47' в.д., Н=500–600 м, черневая тайга, валуны на почве.

11.06.1999; Алтайский кр., Чарышский р-он, слияние р.р. Горелый Коргон и Прямой Коргон, лев. берег р. Коргон, Н=1100 м, 50°00' с.ш., 83°49' в.д., березово-пихтовый лес, пойменный ивняк, замшелые валуны. 30.07.1998; Алтайский край. Тигирекский хр., правый берег р. Загорная Амелиха, к сев.-зап. от горы Луговая, 51°04' с.ш., 82°52' в.д. Н=770 м, черневая тайга, кора березы, 07.1997; Респ. Алтай, Кош-Агачский р-он, междуречье Коксу и Ак-Алаха, верхнее течение р. Кашабасы, 49°39' с.ш., 87°18' в.д., Н=1900 м, замшелая скала в лесном поясе. 14.07.1995; Респ. Алтай, Турочакский р-он, 18–20 км вверх по р. Иогач от устья, черневая тайга, 51°38' с.ш., 78°18' в.д., Н=700–1000 м, долина реки, ивняк, на коре ивы, 25.08.1997.

**Общее распространение.** *N. bellum* известна только из Северного полушария, где она циркумполярно распространена преимущественно в бореальной зоне, а также в лесном поясе гор в более южных районах. На Американском континенте единичные находки приводятся для центральных штатов (район 40° северной широты). Приблизительно на том же градусе находится и южная граница распространения вида в Азии (в Монголии и Японии).

3. *Nephroma expallidum* (Nyl.) Nyl. Flora 48: 428. 1865. (= *Nephromium expallidum* Nyl. Oefvers. Kgl. Vetensk.- Akad. Forh. 17: 295. 1860.).

**Характеристика таксона.** Таллом средне- или широколопастной, достигающий 15 см в диаметре, практически всегда стерильный. В окраске таллома преобладают коричневые тона с темно-коричневым окаймлением краев лопастей. В затененных местообитаниях талломы могут иметь зелено-коричневую окраску. Лопастей большей частью слегка расширяющиеся к концам, довольно скученные. Верхняя поверхность ровная, в старых частях слабоморщинистая, матовая или слабоблестящая, местами редко опушенная (опушение заметно только при исследовании с помощью стереомикроскопа), с четко заметными выпуклыми, голыми вздутиями цефалодиев. Верхняя поверхность фертильных лопастей над апотециями ровная, ареолированная и густо опушенная. Лопастинки (или лобули) довольно редко развиваются по краям лопастей, а соредии, изидии или филлидии отсутствуют. Нижняя поверхность по краю слабо опушенная, желтовато-коричневая, к центру темнеющая, покрытая густым войлоком из многоклеточных, обычно пигментированных гиф. Прикрепление к субстрату (обычно достаточно слабое) осуществляется войлоком. Сердцевина белая, не дающая заметной реакции под действием КОН. Таллом трехбионтный, с водорослью *Coccomyxa* sp. (*Chlorophyta*) в альгальной зоне и цианобактерей *Nostoc* sp. во внутренних, мелких (до 3 мм в диаметре), но четко заметных с обеих сторон лопастей цефалодиях. Апотеции встречаются исключительно редко, небольшие (до 9 мм в диаметре), округлые, с темно-коричневым диском и небольшим, слабогородчатым слоевищным краем. Гимений плотный, 70–90 μm толщиной, сумки удлинено-булавовидные, содержащие по 8 спор, расположенных в два ряда. Реакции слоев апотеция на действие раствора Люголя крайне слабо заметные. Споры четырехклеточные, 17–22×5–6 μm, коричневатые, с довольно толстой оболочкой, заметной вокруг всех клеток. Пикниды встречаются очень

редко, краевые, сидячие, овальные, темно-коричневые, до 0.3 мм в диаметре. Пикноконидии цилиндрические, бесцветные, 2–4×1–2 μm.

**Хемотаксономические параметры.** По синтезируемым лишайниковым веществам *N. expallidum* является достаточно маловариабельным видом и преимущественно характеризуется сочетанием тритерпеноидов Т2, Т3, Т5.

**Определение и границы изменчивости.** *N. expallidum* легко выделяется среди других видов Северного полушария относительно крупными размерами в большинстве случаев стерильных талломов с темно-коричневыми и курчавыми краями лопастей. Характерной отличительной чертой следует признать мелкие внутренние цефалодии, четко выделяющиеся на верхней и нижней поверхностях лопастей.

В редких случаях талломы *N. expallidum* могут быть похожи на слоевища лишайников *N. arcticum*, *Lobaria linita* или группы *Peltigera aphthosa*, однако указанные выше отличительные черты легко позволяют провести точное определение.

**Экология.** Для Алтая вид приводится Н.В. Седельниковой (Седельникова, 1990:38), которая указывает на его находки «на почве в высокогорном поясе, очень редко в верхней части лесного пояса» без указания точек сборов. В целом вид проявляет себя как выраженный криофит, встречающийся исключительно на почве в местообитаниях, характеризующихся относительно высокой влажностью и преимущественно высоким уровнем инсоляции.

**Статус.** В случае подтверждения сборов лишайника на Алтае это будут самые южные находки этого вида. Очевидно, что для региона вид является редким и уязвимым.

**Общее распространение.** Распространена в арктических и субарктических широтах Северного полушария циркумполярно. В Евразии вид встречается в Исландии, в Фенноскандии и на Шпицбергене, в арктических районах России. В европейских гербариях имеются сборы конца 19 века, сделанные в горах Центральной Европы и, несомненно, принадлежащие к виду *N. expallidum*, однако более поздние указания на находки лишайника в этих местах отсутствуют. Единичные находки лишайников вида известны из альпийского пояса гор Южной Сибири. Вид широко распространен в Гренландии, на Аляске и в северных районах Канады.

4. *Nephroma helveticum* Ach., Lich. Univ. 523. 1810. (= *Nephromium tomentosum* var. *helveticum* (Ach.) Nyl.; *Nephromium helveticum* (Ach.) Nyl.; *Nephroma subpubescens* Gyeln.)

**Характеристика таксона.** Таллом среднелопастной, до 10 см в диам., но иногда не превышающий 1.5–2 см (на тонких веточках хвойных). В окраске таллома преобладает коричневый цвет (более интенсивный у талломов из открытых местообитаний). Верхняя поверхность ровная, гладкая до слабоблестящей, голая, над развитыми апотециями – ареолированная, ровная, преимущественно слабо опушенная хотя бы на некоторых лопастях, часто с цилиндрическими изидиями. Пропагулы в виде истинных изидиев или, чаще,

уплощенных филлидиев. Изидии преимущественно развиваются над апотециями, а филлидии характерны как для верхней поверхности, так и краев лопастей. Край лопастей характеризуется зубцевидными выростами от цилиндрической до уплощеннотреугольной формы (иногда выросты заметны только по краю фертильных лопастей). Нижняя поверхность от светло- до темно-коричневой, густовойлочная. Войлок темный до черного, состоящий из многоклеточных, чаще пигментированных гиф, собранных в пучки по 5–10. Редко встречаются экземпляры со слаборазвитым войлоком (обычно плотно прикрепленные к субстрату талломы). Прикрепление к субстрату осуществляется с помощью войлока и с помощью гаптер. Сердцевина белая, под действием КОН может слабо окрашиваться в желтый цвет. Фотобионт представлен цианобактериями *Nostoc sp.* в виде отдельных клеток или групп в альгальной зоне. Апотеции встречаются очень часто, средних размеров (0.6–0.9 см в диаметре), округлые, с темно-коричневым диском и хорошо заметным, в ряде случаев очень широким, изрезанным или зубчатым слоевищным краем. Гимений плотный, 50–90  $\mu\text{m}$  толщиной, сумки удлинненно-булавовидные, содержащие по 8 спор, расположенных в два ряда. Под действием раствора Люголя гипогимений окрашивается в синий цвет, эпигимений не изменяет окраски, а в собственно гимении в синий цвет окрашиваются преимущественно сумки. Споры четырехклеточные, 16–23 $\times$ 5–8  $\mu\text{m}$ , коричневатые до коричневых, с довольно толстой оболочкой, заметной вокруг всех клеток споры. Форма спор чаще правильная, хотя иногда встречаются слабо серповидно загнутые споры. Пикниды встречаются достаточно часто, краевые, сидячие или полупогруженные, овальные, реже округлые, черно-коричневые, до 0.4 мм в диаметре. Пикноконидии цилиндрические, бесцветные 2–4 $\times$ 1–2  $\mu\text{m}$ .

**Хемотаксономические параметры.** Согласно исследованиям П. Джеймса и Ф. Уайт (James, White, 1987) и нашим данным, в пределах вида можно четко выделить различающиеся по составу тритерпеноидов химические расы. На Алтае встречены представители только наиболее широко распространенной хеморасы 1, к которой относится и типовой материал таксона. Эта раса характеризуется наличием тритерпеноидов T1, T4, метилгирофората, гирофоровой кислоты и неидентифицированной группы соединений “неизвестные *N. helveticum*”. Внутри хеморасы 1 отмечается высокая вариабельность по наличию или отсутствию отдельных из перечисленных соединений, однако тритерпеноид T4 присутствует всегда.

**Определение и границы изменчивости.** Основными диагностическими параметрами, объединяющими довольно вариабельный в морфологическом отношении таксон, следует считать общую фертильность талломов, тонкое опушение верхней поверхности фертильных лопастей и присутствие краевых и (или) ламинальных филлидиев и изидиев, наличие зубцевидных выростов края лопастей и слоевищного края апотеция и характер опушения нижней поверхности талломов. При исследовании материала по совокупности этих признаков отмечаются все переходы между крайними выражениями проявления каждого из параметров, что не позволяет четко выделить внутри

таксона отдельные группы.

В связи с нечетким разграничением *N. helveticum*, *N. bellum* и *N. laevigatum* в отечественных определителях в гербариях встречено большое число неправильно определенных образцов. В первую очередь это касается лишайников *N. bellum* из северных частей распространения вида, где ряд талломов характеризуется курчавостью края лопастей и наличием филлидиев и лопастинок. Эти экземпляры были неправильно определены как принадлежащие к *N. helveticum*. С другой стороны, большое число образцов *N. helveticum* были изначально определены как *N. laevigatum*. Таким образом, не подтвержденные гербарным материалом указания на нахождения вида в литературе требуют тщательной проверки.

Наиболее близким видом к рассматриваемому следует признать *N. isidiosum*, который может быть парным по отношению к *N. helveticum*. Однако, кроме стерильности таллома, образцы *N. isidiosum* хорошо отличаются от *N. helveticum* в среднем более широкими лопастями, отсутствием зубцевидных краевых выростов, ребристой верхней поверхностью и образованием исключительно зерновидных или коралловидных ламинальных и краевых изидиев.

**Экология.** Вид характеризуется чрезвычайно высокой экологической амплитудой и произрастает как эпифитный (в основании стволов и на тонких веточках), эпилитный (чаще всего на замшелых валунах или скальных выходах) или эпигейный (на моховых подушках или лесной подстилке). На территории Алтая вид встречается в разных сообществах и поясах.

**Статус.** За последнее столетие наблюдается резкий сдвиг основного ареала вида в сторону азиатской части Евразии. Однако если в европейской части России таксон чрезвычайно редок, то на Алтае, например, распространен широко и является обычным.

**Образцы и распространение в регионе.** Алтайский кр., Солонешенский р-он, верховья р. Шинок, ниже водопада, 51°21.5' с.ш., 84°34' в.д., Н=700 м, смешанный лес, на гниющей древесине; на коре ивы, 20.07.1996; Алтайский кр., Чарышский р-он, нижнее течение р. Кумир, 50°59' с.ш., 84°18' в.д., Н=760 м, хвойный лес на правом берегу, кора рябины, 02.08.1995; Алтайский кр., Алтайский р-он, окрестности оз. Ая, на почве, 19.06.1993. Сухарев Д.А.; Респ. Алтай, Кош-Агачский р-он, Катунский хр., вост. макросклон массива Шекелю, ср. теч. р. Дирентай, 49°45' с.ш., 87°10' в.д., Н=1400–2000 м, хвойный лес (лиственница, кедр, ель), вертикальная замшелая скала. 12.07.1995; Респ. Алтай, Кош-Агачский р-он, междуречье Коксу и Ак-Алаха, верхн. течение р. Кашабасы, 49°39' с. ш., 87°18' в. д., замшелая скала в лесном поясе. 14.07.1995; Ойротская АО, (ныне Респ. Алтай, Турочакский р-он), р. Шараш. Влажные скалы у ручья. Рассадина, 19.07.1931 (LE); Ойротская АО, (ныне Респ. Алтай, Турочакский р-он), Телецкое оз., урочище Кырсай, по склону лиственнично-елово-березового леса. Шишкин и др., 07.08.1931 (LE); Респ. Алтай, Онгудайский р-он, Белый Бом, лев. бер. р. Чуя, 50°22' с.ш., 87°03' в.д., Н=1300–1600 м, хвойный лес (кедр, ель, лиственница, береза), кора березы, замшелая кора кедра, 24.07.1995; Респ. Алтай, Турочакский р-он, 2–3 км вверх по р. Иогач от устья, черневая тайга, 51°45' с.ш., 78°20' в.д.,

Н=600–900 м, ствол крупной черемухи, 24.08.1997; Респ. Алтай, Турочакский район, 18–20 км вверх по р. Иогач от устья, черневая тайга, 51°38' с.ш., 78°18' в.д., Н=600–900 м, кора рябины и березы, 25.08.1997; 6 км южнее с. Покровка, левый берег р. Сентелек, г. Чернь (Н=1629), вост. склон, 51°04' с.ш., 83°40' в.д., Н=1000–1100 м, черневая тайга, кора рябины. 03.08.1997.

**Общее распространение.** В целом *N. helveticum* можно считать наиболее широко распространенным видом семейства *Nephromataceae* на Земном шаре. В Северном полушарии вид практически полностью исчез в континентальной Европе, но пока является широко распространенным в Азии (России, Монголии, Китае, Индии, Японии, Юго-Восточной Азии), в Северной и Центральной Америке (Канаде, США, Мексике, на островах Карибского моря) и в Макаронезии. В Южном полушарии известны сборы из Южной Африки, Индонезии, Филиппин, островов Тихого океана, Австралии.

5. *Nephroma isidiosum* (Nyl.) Gyeln., Ann. Crypt. Exot. 4 : 126. 1932. (= *Nephromium tomentosum* var. *isidiosum* Nyl. Notis. Sdllsk. Faun. Fl. Fenn. Forh. II. 5 (для 1882) : 180; *Nephroma resupinatum* f. *isidiosum* (Nyl.) Zahlbr.; *Nephroma isidiosum* var. *brunescens* Gyeln.; *Nephroma isidiosum* var. *levicorticatum* Gyeln.)

**Характеристика таксона.** Таллом исключительно стерильный, средне-лопастной, достигающий 10 см в диам. В окраске таллома преобладает коричневый цвет (более интенсивный у талломов из открытых местообитаний). Верхняя поверхность от морщинистой в более молодых частях и у молодых талломов до груборебристой, гладкая, голая. Пропагулы в виде истинных зернышковидных или коралловидных изидиев, имеющих один цвет с остальным талломом и развивающихся по ребрам и в группах на верхней поверхности, а также по краю лопастей. В более старых частях талломов изидии могут сливаться в сплошную массу, закрывая верхнюю поверхность. Редко можно обнаружить образование раневых (регенерационных) уплощенных чешуек в старых частях таллома, однако это могут быть и перешедшие в рост изидии, что наблюдается, например, у лишайников семейства *Parmeliaceae* (Ott et al., 1993). Нижняя поверхность от светло- до темно-коричневой, обычно густо войлочная. Войлок состоит из многоклеточных гиф, собранных в пучки по 5–10, как и у *N. helveticum*, преимущественно темный до черного, хотя редко встречаются образцы со слабо пигментированными выростами. Прикрепление к субстрату осуществляется с помощью войлока и гаптер. Сердцевина белая, не изменяющая окраски под действием КОН, но иногда дающая слабо-розовую реакцию с КС1. Фотобионт представлен цианобактериями *Nostoc sp.* в виде отдельных клеток или групп в альгальной зоне. Апотеции неизвестны. Пикниды встречаются крайне редко, краевые, сидячие, овальные, коричневые, до 0.3 мм в диаметре. Пикноконидии цилиндрические, бесцветные, 2–4×1–2 μm.

**Хемотаксономические параметры.** Для всех изученных образцов *N. isidiosum* характерно наличие тритерпеноида Т4 и метилгирофората. В ряде случаев встречается гирофоровая кислота, тритерпеноид Т1 и “неизвестные *N. helveticum*”. В целом вся вариабельность заключается в наличии или

отсутствии трех последних соединений. Таким образом, очевидна химическая близость таксона к хеморасе 1 *N. helveticum*.

**Определение и границы изменчивости.** *N. isidiosum* является легко отличаемым от всех других видом рода благодаря стерильным талломам с довольно широкими лопастями, покрытыми сетью ребер и истинными изидиями, и характеру опушения нижней поверхности. При этом на протяжении всего ареала лишайники этого вида маловариабельны морфологически и химически. Основные различия могут быть обнаружены между молодыми и хорошо развитыми талломами по степени изидиозности и развития сети ребер на верхней поверхности.

В отечественных гербариях наиболее часто встречаются образцы *N. parile* (морфотип “*pseudoisidiosum*” с частично покрытыми коровым слоем соредиями, одного цвета с талломом (см. ниже), ошибочно определенные как *N. isidiosum*. Разделить два таксона можно по наличию сети ребер у *N. isidiosum* и характеру войлока на нижней поверхности. Дополнительным параметром может служить различие в составе вторичных метаболитов.

Биологически наиболее близким к *N. isidiosum* является *N. helveticum* (см. выше).

**Экология.** Экология вида остается слабо изученной, хотя ареал вида охватывает большую часть Северного полушария. На Алтае *N. isidiosum* приурочена к лесным сообществам, где произрастает на замшелых скалах, лесной подстилке, а изредка как эпифит.

**Статус.** В рассматриваемом регионе вид встречается нечасто, однако недостаточные сведения о его экологии позволяют поместить таксон в группу “DD” (недостаточно данных), согласно критериям МСОП.

**Образцы и распространение в регионе.** Респ. Алтай, Кош-Агачский р-он, хр. Южно-Чуйский, долина р. Джазатор, напротив устья р. Ильдегем, подножие горы, 49°40' с.ш., 87°40' в.д., лиственничник, 05.07.1993, Сухарев Д.А.; Респ. Алтай, Кош-Агачский р-он, междуречье Коксу и Ак-Алаха, верхн. течение р. Кашабасы, 49°39' с.ш. 87°18' в.д., Н=1900 м, хвойный лес (кедр, ель, лиственница), замшелая скала, 14.07.1995; Респ. Алтай, Кош-Агачский р-он, Северо-Чуйский хр. Респ. Алтай, верхнее течение р. Тютюте, 50°05' с.ш., 87°56' в.д., Н=1800–2100 м, хвойный лес (кедр, лиственница, ель), вертикальные замшелые скалы, 28.08.1995; Респ. Алтай, Турочакский р-он, 2–3 км вверх по р. Иогач от устья, 51°45' с.ш., 78°20' в.д., Н=600–900 м, черневая тайга, кора рябины, 24.08.1997; Респ. Алтай, Улаганский район, северная часть Курайского хр., Улаганские озера, 4 км западнее оз. Балыктуель, вершина Н=2200 м, 50°32' с.ш., 87°39' в.д., кедрач, на скале, 14.08.1997.

**Общее распространение.** Основой зоной распространения *N. isidiosum* является азиатская часть Евразии, где кроме Южной Сибири и Приморского края, встречается в Южном Китае, Индии, Непале и Японии. Имеются также единичные находки вида на Аляске и три современных в Европе (Швеция, Кольский полуостров и Республика Коми).

6. *Nephroma parile* (Ach.) Ach. Lich. Univ. 522. 1810. (= *Lichen parilis* Ach. Lich. Suec. Prod. 164. 1798; *Nephromium laevigatum* var. *parile* (Ach.) Nyl.; *Nephromium resupinatum* var. *parile* (Ach.) Flagey; *Nephromium parile* (Ach.) Nyl.; *Nephroma parile* f. *hybridum* Gyeln.; *Nephroma endoxanthum* (Vain.) Gyeln.; *N. parile* var. *endoxantha* (Vain.) Dombro.; *Nephromium parile* f. *reagens* de Lesd.; *Nephroma reagens* (de Lesd.) Gyeln.; *Nephroma subparile* Gyeln.).

**Характеристика таксона.** Таллом преимущественно стерильный, мелко-среднелопастной, обычно 4–8 см в диам., но иногда достигающий 16 см или не превышающий 1.5–2 см (на тонких веточках хвойных), с преобладанием серых и коричневых оттенков. Верхняя поверхность ровная, изредка в старых частях слабоморщинистая, матовая или слабоблестящая, голая. В отдельных случаях (морфотип “*pseudoisidiosum*”) верхняя поверхность местами грубо-морщинистая до ребристой. Верхняя поверхность фертильных лопастей гладкая, ровная и всегда лишенная опушения. Соредии встречаются всегда, за исключением очень маленьких, ювенильных талломов, преимущественно развиваются по краям лопастей и, реже, формируют округлые сорали на верхней поверхности. Чаще встречаются типичные соредии, выделяющиеся более светлой окраской по сравнению с цветом слоевища, однако встречаются талломы с изидиевидными соредиями, покрытыми коровым слоем и имеющими такую же окраску, как и остальной таллом. Также встречаются образцы, сочетающие оба варианта пропагул. Нижняя поверхность по краю светло-коричневая, к центру темнеющая, часто густо морщинистая, слабо опушенная (реже степень опушения может варьировать, характер его совпадает с таковым у *N. bellum*). Прикрепление к субстрату от слабого до достаточно плотного, чаще всего с помощью крупных черных гаптер. В редких случаях на нижней поверхности обнаруживаются белые пятна, дающие по краю розовую реакцию под действием КОН. Сердцевина белая и под действием КОН не изменяется в окраске. Фотобионт представлен цианобактериями *Nostoc sp.* в виде отдельных клеток или групп в альгальной зоне. Апотеции встречаются исключительно редко, чаще всего недоразвиты и располагаются в виде коричневых серповидных образований под слегка завернутым к субстрату краем лопасти. Редко можно обнаружить развитые апотеции до 0.8 см в диаметре с темно-коричневым диском и ровным слоевищным краем. Гимений плотный, 50–100 м толщиной, сумки удлиненно-булавовидные, содержащие по 8 спор, расположенных в два ряда. Гипогимений под действием раствора Люголя не изменяет окраски, собственно гимений может приобретать слабо-буроватую окраску, а эпигимений синее. Споры чаще недоразвитые, двухклеточные и бесцветные. В развитых апотециях могут быть обнаружены четырехклеточные слабо-коричневатые споры, 14–18×5–7 мкм. Пикниды встречаются очень редко, краевые, овальные, коричневые, до 0.3 мм в длину. Пикноконидии цилиндрические, бесцветные, 2–4×1–2 мкм.

Ключ для определения морфотипов



- 1 На нижней поверхности имеются депигментированные белые пятна с более темной каймой, окрашивающейся в малиновый цвет под действием КОН ..... морфотип “*reagens*”
- нижняя поверхность равномерно окрашена, отсутствуют депигментированные пятна, реагирующие на КОН ..... 2
- 2 Соралии краевые и ламинальные, сизо-серые, светлее верхней поверхности, верхняя поверхность ровная ..... морфотип “*parile*”
- соралии краевые или ламинальные, темно-коричневые, одного цвета со слоевищем, соредии частично покрыты коровым слоем и даже ветвятся, верхняя поверхность слаборебристая ..... морфотип “*pseudoisidiosum*”

**Хемотаксономические параметры.** Из трех выделяемых в пределах таксона химических рас (James, White, 1987) на Алтае встречены только представители хеморасы 1, характеризующиеся тритерпеноидами Т2, Т3, Т5, группой неидентифицированных соединений “неизвестные *N. bellum*” и “уникальное *N. parile*”.

**Определение и границы изменчивости.** Одной из основных отличительных черт лишайников *N. parile* является практически обязательное образование соредиев. Однако именно это свойство является причиной основной вариабельности в пределах вида, дающее основание для выделения двух морфотипов. Образцы, характеризующиеся доминированием серой окраски талломов и истинными соредиями, следует отнести к типичной форме – морфотипу “*parile*”, а широколопастные темно-коричневые слоевища с большим числом изидиевидных соредиев, часто вызывающих морщинистость и ребристость верхней поверхности, принадлежат к морфотипу “*pseudoisidiosum*”. Однако большое число образцов, включая типовой материал, характеризуются наличием обоих типов соралиев.

У ряда образцов из разных частей ареала обнаружены депигментированные пятна на нижнем коровом слое, окруженные более темной “каймой”, окрашивающейся в малиновый или розовый цвет под действием КОН. Каких-либо связанных морфологических или химических особенностей у такого материала обнаружено не было. Возможно, образование этих пятен происходит при отмирании органов прикрепления – гаптер. Не имея возможности выявить природу этих образований, мы не считаем обоснованным введение в этом случае таксономического ранга, но для обозначения наличия таких талломов следует выделить морфотип “*reagens*”.

Существенная вариабельность в размерах таллома (в ряде случаев в зависимости от типа субстрата) и окраске (с преобладанием коричневого оттенка у образцов из открытых местообитаний, но серого у собранных в затененных условиях) характерна и для ряда других видов семейства. Опушение нижней поверхности может достаточно существенно варьировать от почти полного его отсутствия до плотного, почти губчатого ворса. Ультраструктурные исследования показывают, что во всех случаях опушение представлено в виде коротких одиноч-

ных выростов.

Наиболее близким к *N. parile* является вид *N. bellum* (см. выше). Морфотип “*pseudoisidiosum*” может быть спутан с образцами *N. isidiosum*, однако характер опущения нижней поверхности и состав метаболитов являются четкими разграничительными признаками.

**Экология.** Лишайник встречается в различных типах местообитаний по всей бореальной зоне, заходя в тундру и альпийский пояс гор. На Алтае преимущественно встречается на замшелых скалах и на мхах в основаниях стволов деревьев в затененных условиях, но иногда – как эпифит на лиственных, реже хвойных деревьях.

**Статус.** Вид является наиболее широко распространенным и часто встречающимся на Алтае, а, следовательно, его положение можно рассматривать как стабильное.

**Образцы и распространение в регионе.** Алтайский кр., Алтайский р-он, лев. бер. р. Катунь, 6 км ниже с. Манжерок, 51°51' с.ш., 85°48' в.д., юго-вост. склон, осинник, на коре осины. 25.06.1998; Алтайский кр., Змеиногорский р-он, 3 км юго-восточнее с. Саввушка, окрестности оз. Кольванское, 51°19' с.ш., 82°11' в.д., Н=400 м, на почве, 25.07.1993. Сухарев Д.А.; Алтайский кр., Змеиногорский р-н, ср. течение р. Белая, лев. бер. от устья р. Глухариха до бывш. с. Белорецкое. 51°02' с.ш., 82°47' в.д., Н=500–600 м, черневая тайга, валуны на почве. 11.06.1999. (*N. parile* морфотипы *parile* и *pseudoisidiosum*); Алтайский кр., Краснощековский р-он, западная часть Тигирекского хр., основной исток р. Большой Тигирек, Н=500–700 м, кора ивы в пихтово-березовом лесу, 14.06.1994; Алтайский кр., Курьинский р-он, гора Синюха, склон южной экспозиции, 51°15' с.ш., 82°35' в.д., Н=800 м, на почве, 29.07.1993, Сухарев Д.А.; Алтайский кр., Курьинский р-он, левый берег р. Белая, 51°12' с.ш., 82°45' в.д., Н=400 м, пихтач на склоне, скала, 05.07.1997 (*N. parile* морфотип *pseudoisidiosum*); Алтайский кр., Солонешенский р-он, верховья р. Шинок, 51°21' с.ш., 84°34' в.д., Н=700 м, на коре ивы в смешанном лесу, 22.07.1996; Алтайский кр., Солонешенский р-он, правый берег р. Черновой Ануй, 2–3 км вверх по реке от с. Тележиха, 51°31' с.ш., 84°16' в.д., Н=400–600 м, южный склон, смешанный лес, поваленный ствол березы, мох, 02.09.1994; кора крупной березы в основании ствола (*N. parile* морфотипы *parile* и *reagens*); Алтайский кр., подножье хр. Тигирекский, долина р. Большой Тигирек, остров, 51°07' с.ш., 82°56' в.д., Н=600 м, пихтово-березовый лес, замшелая кора березы у основания ствола; Алтайский кр., хр. Тигирекский, верховья р. Большой Тигирек, основной исток, 51°03' с.ш., 82°57' в.д., долина реки, пихтово-березовый лес, ивы у реки, замшелая кора ивы; Алтайский кр., хр. Тигирекский, долина р. Малый Тигирек, среднее течение, 51°09' с.ш., 83°04' в.д., Н=700–1000 м, черневая тайга, поваленное дерево; замшелые валуны. 12.07.1996; Алтайский кр., Чарышский р-он, нижнее течение р. Кумир, правый берег, 50°59' с.ш., 84°18' в.д., Н=800 м, на замшелой коре старой березы в смешанном лесу, 01.08.1995; Алтайский кр., Чарышский р-он, нижнее течение р. Кумир, хвойный лес (пихта, ель, береза, рябина) на правом берегу, кора рябины; мертвая древесина, мох, 02.08.1995;

Алтайский кр., Чарышский р-он, верховья р. Сентелек, 51°02' с.ш., 83°38' в.д., правый берег, кедрово-березовый лес, кора кедра; Алтайский кр., Чарышский р-он, слияние р.р. Горелый Коргон и Прямой Коргон, лев. бер. р. Коргон, 50°00' с.ш., 83°49' в.д., Н=1100 м, березово-пихтовый лес, кора ивы; пойменный ивняк, кора ивы. 03.07.1998; Алтайский кр., Чарышский р-он, хр. Тигирекский, верх. р.Иня, правый берег, от 51°02' с.ш., 83°32' в.д. до 51°01' с.ш., 83°37' в.д., Н=1300–1500 м, курумник на склоне, мох; заросший кустарниками курумник, 02.08.97; Алтайский кр., Чарышский р-он, верховья р. Сентелек, хр. Горький белок, выходы скал (останец), Н=1780 м, замшелая вертикальная пов-сть скалы, 30.07.97; Алтайский кр., Тигирекский хр., правый берег р. Загорная Амелиха, к сев.-зап. от горы Луговая, 51°04' с.ш., 82°52' в.д., Н=770, черневая тайга, кора березы, 07.1997; Респ. Алтай, окрестности оз. Ая, по берегу р. Катунь, на почве, 19.06.1993; Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, Катунский хр., восточный макросклон массива Шекелю, среднее течение р. Дирентай, 49°45' с.ш., 87°10' в.д., Н=1400–2000 м, хвойный лес (лиственница, кедр, ель), вертикальная замшелая скала, 12.06.1995; Респ. Алтай, Кош-Агачский р-он, междуречье Коксу и Ак-Алаха, верхнее течение р. Кашабасы, 49°39' с.ш., 87°18' в.д., хвойный лес (кедр, ель, лиственница), замшелые скалы, 14.07.1995; Респ. Алтай, Кош-Агачский р-он, хр. Северо-Чуйский, верхнее течение р. Тюте, 50°05' с.ш., 87°56' в.д. Вертикальные скалы в хвойном лесу (кедр, лиственница, ель), 28.08.1995; кора кедра, основание ствола, мох; Респ. Алтай, Курайский хр., прав. берег р. Чуя, в устье р. Боки, южный склон, 50°11' с.ш., 88°16' в.д., Н=1900 м, лиственничник по берегам р. Боки, на упавшем стволе кедра, 17.07.1998; Респ. Алтай, Онгудайский р-он, Белый Бом, лев. бер. р. Чуя, 50°22' с.ш., 87°03' в.д., кора березы и кедра в хвойном лесу, 24.07.1995; Респ. Алтай, Турочакский р-он, 2–3 км вверх по р. Иогач от устья, 51°45' с.ш., 78°20' в.д., Н=600–900 м, черневая тайга, на коре березы, 25.08.1997; Респ. Алтай, Улаганский район, северная часть хр. Курайский, Улаганские озера, 4 км западнее оз. Балыктуель, вершина Н=2200 м, 50°32' с.ш., 87°39' в.д., кедрач, на скале, 14.08.1997; Респ. Алтай, Турочакский район, 2–3 км вверх по р. Иогач от устья, черневая тайга, 51°45' с.ш., 78°20' в.д., Н=600–900 м, черневая тайга, кора рябины, 24.08.1997; Респ. Алтай, Улаганский район, сев. часть хр. Курайский, верховья р. Чибитка (вершина Н=2750 м), 50°24' с.ш., 87°39' в.д., курумник на склоне, валун, 13.08.1997.

**Общее распространение.** *N. parile* – второй после *N. helveticum* по распространенности на Земном шаре вид семейства *Nephromataceae*. Циркум-полярно произрастает в Северном полушарии, встречается в умеренных широтах Южной Америки. Вид повсеместно распространен в Европе, встречается в Азии, где, кроме России, известен из Японии, Монголии, Китая, Индии и Турции. В Северной Америке обычен на юге Гренландии, на территории Канады, США и большей части Аляски.

7. *Nephroma resupinatum* (L.) Ach. Lich. Univ. 522. 1810. (≡ *Lichen resupinatus* L. Spec. Plant. 1148. 1753; *Nephromium resupinatum* (L.) Arn.; *Nephroma resupinatum* f. *helvum* Mass.; *Nephroma resupinatum* f. *papillosum* Zahlbr.;

*Nephroma resupinatum* var. *rameum* Schaer.; *Nephroma rameum* (Schaer.) Mass.).

**Характеристика таксона.** Таллом среднелопастной, обычно 5–9 см в диам., но иногда достигающий 14 см (на замшелых скалах и у основания стволов деревьев) или не превышающий 1.5–2 см (на тонких веточках деревьев и кустарников), с преобладанием серого оттенка. Верхняя поверхность ровная до слабоморщинистой в старых частях талломов, матовая, преимущественно тонко опушенная, над развитыми апотециями чаще всего ареолированная и ребристая, всегда покрытая довольно густым опушением, заметным и невооруженным глазом. Филлидии или лопасти встречаются редко по краям лопастей, а по трещинам и в старых участках таллома могут развиваться раневые чешуйки. Соредии и изидии отсутствуют. Нижняя поверхность всегда густовойлочная, довольно ровная. Войлок сероватого оттенка, представлен длинными, многоклеточными, чаще всего не пигментированными гифами, собранными в пучки от 5 до 10. Среди войлока образуются папиллы (покрытые коровым слоем и заполненные гифами сердцевинного образования) в виде выдающихся светлых бугорков, которые наиболее явно проявляются на фертильных лопастях под апотециями. Прикрепление от слабого до плотного, чаще всего с помощью войлока или светлых косицевидных до разветвленных ризин. Сердцевина белая, под действием КОН не меняющая окраску. Фотобионт представлен цианобактериями *Nostoc* sp. в виде отдельных клеток или групп в альгальной зоне. Апотеции встречаются очень часто, средних размеров (0.7–1 см в диам.), но на крупных талломах могут достигать 1.6 см, округлые или овальные, с красно-коричневым или ярко-коричневым диском и хорошо заметным, более менее ровным слоевищным краем. Гимений плотный, 50–100  $\mu\text{m}$  толщиной, сумки удлинено-булавовидные, содержащие по 8 спор, расположенных в два ряда. Гипогимений и эпигимений под действием раствора Люголя не меняют цвет, тогда как собственно гимений приобретает ярко-синюю окраску. Споры четырехклеточные, 19–26 $\times$ 4–6  $\mu\text{m}$ , сравнительно узкие и длинные, коричневатые. Пикниды встречаются очень редко, краевые, округлые, реже овальные, темно-коричневые, до 0.3 мм в диаметре. Пикноконидии цилиндрические, бесцветные, 2–4 $\times$ 1–2  $\mu\text{m}$ .

**Хемотаксономические параметры.** *N. resupinatum* относится к группе хемотаксономически бедных видов, в талломах которых с помощью тонкослойной хроматографии не выявляются какие-либо лишайниковые соединения.

**Определение и границы изменчивости.** Лишайники вида обладают рядом уникальных черт, включая опушение верхней поверхности, образование ризин и, главное, обязательное наличие папилл на нижней поверхности. Эти особенности дают возможность легко отличать представителей таксона от других видов рода.

Внутри группы делались попытки выделения внутривидовых таксонов на основании различий в размерах или преобладающей окраске верхней поверхности таллома. Однако наличие переходных форм и отсутствие географической приуроченности не дают основания для принятия таких таксонов. Наиболее спорным является таксон *N. resupinatum* f. *helvum*, характеризующийся наличием четкой

желтой окраски над апотецием. Причины, вызывающие появление такой окраски, не были выявлены ни с помощью ТСХ, ни анализом экологических приуроченностей талломов. С другой стороны, обнаружено большое число форм с промежуточным проявлением признака.

**Экология.** Вид предпочитает преимущественно затененные и влажные местообитания, и встречается на замшелых валунах, в основаниях стволов деревьев и реже на коре лиственных деревьев. Довольно редко встречаются мелкие талломы, растущие на тонких веточках хвойных пород.

**Статус.** В сборах с территории Алтая вид встречается нечасто, однако в целом положение таксона можно рассматривать как стабильное.

**Образцы и распространение в регионе.** Алтайский кр., Змеиногорский р-он, западная часть хр. Тигирекский, 51°03' с.ш., 82°53' в.д., Н=650 м, северный склон, черневая тайга, на поваленной березе, 23.07.1996; Алтайский кр., Солонешенский р-он, верховья р. Шинок, 51°21' с.ш., 84°34' в.д., Н=800–1200 м, на коре ивы в смешанном лесу, 22.07.1996; Алтайский кр., Чарышский р-он, верховья р. Сентелек, 51°02' с.ш., 83°38' в.д., Н=1200–1500 м, черневая тайга, березово-пихтовая с кедром, кора ивы, мох, 30.07.1997; Респ. Алтай, Турочакский р-он, 18–20 км вверх по р. Иогач от устья, 51°38' с.ш., 78°18' в.д., Н=700 м, долина р. Иогач, ивняк, на коре ивы, 25.08.1997.

**Общее распространение.** Вид известен только из Северного полушария, где распространен преимущественно в бореальной зоне и в лесном поясе гор, заходя в субарктику и субальпийский пояс. В Европе вид широко распространен по всей территории Скандинавии, а в Центральной и Южной Европе приурочен исключительно к горным массивам. Вид также широко распространен на юге п-ова Аляска, юге Канады и в северных штатах США. Сборы вида в Азии более редки, однако и они свидетельствуют о широком распространении таксона в этой части ареала. Имеются довольно редкие сборы *N. resupinatum* из Исландии и южной Гренландии.

## ЛИТЕРАТУРА

**Давыдов Е.А.** Конспект листоватых и кустистых лишайников северной части Коргонского хребта (Западный Алтай) // Флора и растительность Алтая / Тр. Южно-Сибирского бот. сада. – Барнаул, 1995. – С. 30–34.

**Еленкин А.А.** Краткий предварительный отчет о результатах лишайниковой экскурсии в Среднюю Россию в 1903 г. // Изв. импер. С-Пб. бот. сада. 1904. – Т. 4. – С. 118.

**Еленкин А.А.** О лишайнике *Physcia muscigena* (Ach.) Nyl. // Изв. Главн. бот. сада. 1921. – Т. 20. – Вып. 1. – С. 20–22.

**Заварзин А.А.** К истории изучения рода *Nephroma* Ach. в России // Новости сист. низш. раст. 1996. – Т. 31. – С. 113–121.

**Заварзин А.А.** Семейство *Nephromataceae* (*Peltigerales*, *Ascomycotina*) во флоре России / Автореф. дисс... канд. биол. наук. С-Пб., 1998а. – 20 с.

**Заварзин А.А.** Предварительная схема семейства *Nephromataceae* на территории Российской Федерации и ключ для определения видов // Вестник СПбГУ. Сер. 3. 1998б,

вып. 1, № 3. – С. 29–33.

**Заварзин А.А.** О статусе лишайника *Nephroma laevigatum* Ach. // Новости сист. низш. раст. 1998в. – Т. 32. – С. 41–45.

**Келлер Б.А.** По долинам и горам Алтая // Тр. почв.-бот. экспед. 1910 г. 1914. – Вып. 6. – 446 с.

**Королева Е.Ф.** Лишайники Алтайского заповедника (семейства *Peltigeraceae*, *Nephromataceae*, *Lobariaceae*, *Hypogymniaceae*, *Parmeliaceae*, *Umbilicariaceae*) // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР: Сб. научн. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1989. – С. 73–82.

**Кузнецов Н.И.** Растительность средней части Томской губернии // Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и Туркестане в 1912 г. / Под. ред. Б.А. Федченко. – С-Пб.: Переселенч. упр., 1913. – С. 85–99.

**Кузнецов Н.И.** Очерк растительности Барнаульского уезда. Томская губ. // Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и Туркестане в 1913 г. / Под. ред. Б.А. Федченко. – С-Пб.: Переселенч. упр., 1914. – С. 1–33.

**Куминова А.В.** Растительный покров Алтая. – Новосибирск: РИО СО АН СССР, 1960. – 450 с.

**Леман Э.Э.** Материалы для флоры Бийского уезда Томской губернии // Тр. общ-ва естествоиспытат. при Казанском ун-те. – Казань, 1903. – Т. 38, вып. 2. – 52 с.

**Макрый Т.В.** Материалы к флоре лишайников Горного Алтая // Новое в флоре Сибири. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 52–76.

**Малолетко А.М.** Структура Алтайской горной системы и номинация ее частей // География и природопользование Сибири. – Барнаул, 1999. – Вып. 3. – С. 23–45.

**Окснер А.М.** Маловідомі й нові для СРСР лишайники // Бот. журн. АН УРСР. 1948. – Т. 5, № 2. – С. 92–99.

Определитель лишайников СССР. – Л.: Наука, 1975. – Вып. 3. – 275 с.

**Рассадина К.А.** Материалы к флоре лишайников Алтая // Тр. Бот ин-та АН СССР. Сер. 2. 1940 (1938). – Вып. 4. – С. 295–321.

**Ревердатто В.В.** Основные фармации высокогорно-тундровой зоны Северо-Восточного Алтая // Изв. Томск. отд-ния РБО, 1921. – Т. 1. – С. 25–29.

**Седельникова Н.В.** Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. – Новосибирск: Наука, 1990. – 175 с.

**Седельникова Н.В.** Лишайники в структуре темнохвойных лесов Алтая и Кузнецкого нагорья // Бот. журн. 1993. – Т. 78, № 10. – С. 23–31.

**Томин М.П.** Несколько новых лишайников из Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария Томского университетата, 1933. – С. 8–9.

**Томин М.П.** Новый вид лишайника на Алтае // Систематические заметки по материалам Гербария Томского университетата, 1931. – Вып. 2.

Флора споровых растений Казахстана. – Алма-Ата, 1978. – Т. XI. – 263 с.

**Хомутова М.С., Золотовский М.В., Гончарова А.Н.** Список растений Алтайского Государственного Заповедника // Тр. Алтайского гос. заповедника. – М., 1938. Вып. 2. – С. 139–247.

**Хребтов А.А.** Из природы Алтая. – Бийск: Бийское об-во народных ун-тов. 1919. – 38 с.

**Feige G.V., Niemann L., Jahnke S.** Lichens and mosses – silent chronists of the Chernobyl accident // Biblio. Lichenol. 1990. Vol. 38. – P. 36–77.

**Galloway D.J.** Flora of New Zealand lichens – Wellington: New Zealand Government Printer, 1985. – 136 p.

**Galloway D.J.** Studies in Pseudocyphellaria (lichens) I. The New Zealand species // Bull. Brit. Mus. (Natural History). Bot. ser. 1988. Vol. 17. – P. 1–267.

**Galloway D.J.** Phytogeography of southern hemisphere lichens // Quantitative approaches to phytogeography. Eds.: P. L. Nimmis, Crovello T. J. Dordrecht: Kluwer. 1991a. – P. 233–262.

**Galloway D.J.** Tropical lichens: their systematics, conservation and ecology. – Oxford, Calderon Press. 1991b. – 59 p.

**Galloway D.J.** Chemical evolution in order Peltigerales: triterpenoids // Symbiosis. 1991b. Vol. 11. – P. 327–344.

**Galloway D. J.** Biodiversity: a lichenological perspective // Biodiversity and conservation. 1992, № 1. – P. 312–323.

**Green T.G.A., Lange O.L.** Ecophysiological adaptations of the lichen genera Pseudocyphellaria and Sticta to south temperate rainforests // Lichenologist. 1991. Vol. 23. – P. 325–331.

**James P.W., White J.F.** Studies on the genus Nephroma I. The european and macaronesian species // Lichenologist. 1987. V. 19, № 3. – P. 215–268.

**Knops J.M.H., Nash III T.H., Boucher V.L., Schlesinger W.L.** Mineral cycling and epiphytic lichens: implications at the ecosystem level // Lichenologist. 1991. Vol. 23. – P. 309–321.

**Ott S., Treiber K., Jahns H.M.** The development of regenerative thallus structures in lichens // Botanical Journal of the Linnean Society. 1993. Vol. 113. – P. 61–76.

**Renner B., Henssen A., Gerstner E.** Zur Phytochemie sudamerikanischer Nephroma-Arten // Zeitschrift für Naturforschung, Sect. C. 1982. Bd. 37. – S. 739–747.

**Vainio E.** Monographia Cladoniarum universalis. Pars 1, 2 et 3 // Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica, 1887. – V. 4. – 509 p.; 1894. – V. 10. – 499 p.; 1897–1898. – V. 14. – 268 p.

**White J.F., James P.W.** Studies on the genus Nephroma II. The Southern temperate species // Lichenologist. 1988. – T. 20, № 2. – P. 103–166.

## SUMMARY

The present work is concentrated on the revision of *Nephromataceae* family content and distribution in Altai mountains. Total of 7 species from two sections of the *Nephroma* genus are identified with one of the sections – *Septentrionalia* Zavarzin sect. nov. firstly published. Identification key and exhaustive diagnoses discussing morphological and chemical variations, environmental requirements, world distribution and status in the region of concern are given for all species of the Altai flora. Not taxonomic grouping (morphotypes) within the species *N. arcticum* and *N. parile* is described.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

г. Санкт-Петербург

Алтайский государственный университет,

г. Барнаул

Получено 23.12.1999 г.