

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЛИХЕНОГЕОГРАФИЯ ЗАПАДНОГО И ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА. I. ВЫСОКОГОРНЫЕ ИЗВЕСТНЯКОВЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ

¹Г.П. Урбанавичюс, ²А.Б. Исмаилов, ³И.Н. Урбанавичене

¹Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, РФ, г. Апатиты
g.urban@mail.ru

²Горный ботанический сад ДНЦ РАН, РФ, г. Махачкала
i.aziz@mail.ru

³Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, РФ, г. Санкт-Петербург
urbanavichene@gmail.com

Проведен анализ биоразнообразия, сходства и различия лишенофлор высокогорных известняковых местообитаний Западного (плато Лагонаки, Республика Адыгея, Краснодарский край) и Восточного (плато Гуниб, Республика Дагестан) Кавказа. Лишенофлора двух плато насчитывает 452 вида, 164 рода, 50 семейств, из которых общими для обоих плато являются 141 вид, 87 родов и 27 семейств. На плато Лагонаки в диапазоне высот 1800–2760 м выявлено 377 видов (236 являются специфичными), на Гунибском плато на высотах 1800–2354 м выявлено 216 видов (75 из них – специфичные). Уровень сходства видового состава лишенофлор двух плато составляет 31%. Представители трех семейств *Verrucariaceae*, *Teloschistaceae* и *Physciaceae* составляют ядро лишенофлор обоих плато с общей долей в видовом составе более 1/3.

Выявленные виды лишайников по характеру высотного распределения образуют две основные группы: а) встречающиеся только в высокогорьях (собственно высокогорные) – 190 видов на двух плато; б) имеющие широкое распространение по высотному профилю и встречающиеся также в низележащих поясах (общегорные) – 262 вида. С увеличением высоты над уровнем моря увеличивается специфичность лишенофлоры. На плато Лагонаки собственно высокогорных видов выявлено 157 (в их числе 129 специфичных), а широко распространенных – 220 (108 специфичных). Для Гунибского плато – 61 вид собственно высокогорных (33 специфичных) и 115 видов широко распространенных (42 специфичных). Напочвенные виды лишайников более широко распространены по высотному градиенту, тогда как эпилитные виды имеют ограниченное распространение в высокогорных поясах. Первые в значительной степени обеспечивают сходство лишенофлор двух плато; вторые – их специфике и различие. Высокая доля узко распространенных и специфичных высокогорных видов эпилитных лишайников указывает на более самостоятельный характер формирования исключительно высокогорного компонента лишенофлоры.

Высокое сходство в лишенофлорах двух плато обусловлено общим характером подстилающих горных пород – известняков. Но разность в климатических условиях, в частности, среднегодовое количество осадков (Лагонаки – около 2000 мм осадков в год; Гуниб – 620 мм), обуславливает наличие дифференциальных таксонов в лишенофлорах. Аридные и теплолюбивые лишайники из группы сибирско-азиатских, ирано-туранских, а также, отчасти, субсредиземноморских видов, встречаются только на плато Гуниб (представители *Aspicilia*, *Flavoplaca*, *Glypholecia*, *Gyalolechia*, *Neocatapyrenium*, *Peltula*, *Thallinocarpon*, *Thyrea*, *Xanthoparmelia*). С другой стороны, гумидные и холоднолюбивые лишайники (атлантические, центрально- и североевропейские, но также субсредиземноморские), свойственны только для плато Лагонаки (представители семейств *Arthrorhaphidaceae*, *Hymeneliaceae*, *Lecideaceae*, *Pannariaceae*, *Protothelenellaceae*, *Thelenellaceae*, *Thelocarpaceae*, *Verrucariaceae* и др., родов *Bacidia*, *Lecanora*, *Ochrolechia*, *Polysporina*, *Porpidia*, *Scytinium*, *Tetramelas* и др.).

Ключевые слова: лишайники, высокогорья, известняки, лишеногеография, биоразнообразие, специфика, Кавказ, Россия.

COMPARATIVE LICHENO GEOGRAPHY OF THE WESTERN AND THE EASTERN CAUCASUS. I. HIGH-MOUNTAIN CALCAREOUS HABITATS

¹G.P. Urbanavichus, ²A.B. Ismailov, ³I.N. Urbanavichene

¹Institute of the North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre of RAS, Apatity

²Mountain Botanical Garden, Dagestan Science Centre of RAS, Makhachkala

³Komarov Botanical Institute, RAS, Saint-Petersburg

Species diversities and similarities of lichen flora of high-mountain (alpine and subalpine) calcareous habitats from the Western Caucasus (Lagonaki Plateau, Adygeya Republic, Krasnodar Territory) and the Eastern Caucasus (Gunib Plateau, Inner-mountain Dagestan) are compared. Up to date, 452 species in 164 genera and 50 families are known from the two high-mountain plateaus. There are 141 species, 87 genera and 27 families common for two plateaus. The Lagonaki Plateau at the height 1800–2760 m has 377 species where 236 are specific. The Gunib Plateau at the height 1800–2354 m has 216 species where 75 are specific. The similarities degree of lichen flora between the two plateaus is 31 %. Species of three families *Verrucariaceae*, *Teloschistaceae* and *Physciaceae* compose the lichen flora bullet of two plateaus with gross share above 1/3 of species composition.

There are two main groups among revealed lichen species by the pattern of distribution: a) distributed only in highlands (specific highlands) – 190 species in two plateaus; b) prevailing by the height gradient and distributed at the low height (common highlands) – 262 species. The lichen flora specificity increases with the increasing of the height above sea level. The Lagonaki Plateau has 157 mountain species in which 129 are specific. There are also 220 widely used species (108 specific). The Gunib Plateau has 61 mountain species (33 specific) and 115 prevailing species (42 specific). Ground lichen flora species has widely distributed by the height gradient and epilithic lichens are limit distributed in high-mountain. The first effect the lichen flora similarity of two plateau largely, the second – there specificity and difference. High proportion of limit distributed and specific mountain epilithic lichens shows more self-contained formation of high-mountain lichen component.

The high similarity in lichen flora of the plateaus is caused by similarities in calcareous habitats of interlay material – calcareous rock. However the difference of climatic parameters especially in average annual precipitation (the Lagonaki Plateau has about 2000 mm elements in a year; Gunib – 620 mm) caused the presence of differential taxons in the lichen flora. Arid and thermophilic lichens from Siberian-Asian, Irano-Turanian and sub-Mediterranean species occur in the Gunib Plateau only. Those are namely in genera *Aspicilia*, *Flavoplaca*, *Glypholecia*, *Gyalolechia*, *Neocatapyrenium*, *Peltula*, *Thallinocarpon*, *Thyrea*, *Xanthoparmelia*. On the other hand, humid and cryophilous lichens (atlantic, central and northern Europe are only known from the Lagonaki Plateau; most of *Arthrorhaphidaceae*, *Hymeneliaceae*, *Lecideaceae*, *Pannariaceae*, *Protothelenellaceae*, *Thelenellaceae*, *Thelocarpaceae*, *Verrucariaceae*, etc., and genera *Bacidia*, *Lecanora*, *Ochrolechia*, *Polysporina*, *Porpidia*, *Scytinium*, *Tetramelas*, etc.

Keywords: lichens, high-mountains, calcareous rocks, lichengeography, biodiversity, specifics, Caucasus, Russia.

Изучение биоразнообразия, несомненно, является приоритетным направлением современной биологической науки. Следующим этапом после проведения инвентаризации биоразнообразия и получения знаний о таксономическом составе той или иной группы организмов, является поиск факторов и закономерностей, обуславливающих пространственную дифференциацию биологического разнообразия, и выяснение причин сходства и различия биот. Данные исследования относятся к основным задачам биогеографии. В нашем конкретном случае, при изучении пространственного распределения и сравнении лихенофлор (в дальнейшем ЛФ), этот раздел биогеографии можно трактовать в узком смысле, как лихеногеографию.

Подобные исследования в сравнительной флористике нашли широкое применение при изучении флоры сосудистых растений [1–8 и др.], мохообразных [9–15], но редки в микологии [16–18]. При изучении лишайников данное направление практически не развито. Единственное, на чем останавливаются в некоторых монографических исследованиях лишенофлор, – это сравнение таксономических спектров (рангов ведущих семейств и родов) без детализации и сравнения структурных компонентов лишенофлоры. Например, в ставшей уже классической работе Н.С. Голубковой [19], посвященной анализу флоры лишайников Монголии, автор приводит сравнение региональных флор арктических и лесных районов Бореального подцарства Голарктики. Таким же приемом воспользовались исследователи во многих регионах России [20–24 и др.]. Для азербайджанской части Большого Кавказа подобные сравнения систематической структуры с рядом региональных лишенофлор СССР проведены В.С. Новрузовым [25]. Но, к сожалению, четверть века назад уровень знания о разнообразии региональных лишенофлор, взятых им для сравнения, был настолько низок, что в настоящее время говорить о корректном анализе не приходится. Так, например, для сравниваемой лишенофлоры Урала Новрузов указывает всего 395 видов, тогда как в современной лишенофлоре этой горной страны известно уже более 1380 видов [26]. К тому же, систематическая классификация за это время претерпела столь значительные изменения, что объемы большинства семейств и родов, рассматриваемых Новрузовым в то время, зачастую имеют мало общего с современными. Более того, предложенные Новрузовым рассуждения о флорогенезе ЛФ Кавказа и флорогенетических связях, основанные только лишь на видимой географической связи, систематических спектрах и общности видов, выглядят мало обоснованными. Современная филогеография уже полностью опирается на результаты филогенетических исследований [27–31 и др.].

В зарубежной лишенологии также практикуются исследования по сравнительной лишенофлористике. И они часто качественно отличаются от традиционных отечественных. Наиболее популярны работы по сравнению разнообразия лишайников в лесах разной степени нарушенности [32, 33 и др.]. Имеются работы по сравнению отдельных компонентов лишенофлор, например, эпигейных или эпифитных лишайников разных регионов [34, 35], эпигейных лишайников на разном удалении от края ледников [36], либо эпифилльных лишайников разных высотных поясов [37]. Т.е. эти работы несут экологическую направленность. Редко встречаются исследования с географическим сравнением лишенофлор по высотному градиенту [38, 39], отдельных островов [40, 41] или даже стран по градиенту от Арктики до Средиземноморья [42]. При этом плюс в работе Н. Bültmann [42] в том, что она проводит сравнение с дифференцированной оценкой разнообразия и сходства лишенофлор на уровне отдельных субстратных групп. Хотя и в этом случае сравнивается вся лишенофлора, включающая все высотные пояса, без выделения лишенофлористических комплексов высокогорий, лесов или безлесных пространств и пр. Лишеногеографические исследования, основанные на сравнении отдельных высокогорных районов нам не известны. Вероятно, подобного рода работа выполняется впервые в настоящем исследовании.

Известны немногочисленные работы по сравнительной флористике сосудистых растений разных районов Кавказа, в частности, Западного и Восточного. Очень краткий и поверхностный анализ, основанный на неполных данных, в виду этого и содержащий малозначимые или необоснованные выводы, сделан в работе молодого специалиста М.Е. Фесун [43]. Более подробный, основанный на существенно дополненных данных, анализ флористического разнообразия, сходства и различия таксономического состава флор ряда регионов Северного Кавказа, в том числе Западного и Восточного, приведен в работе С.А. Литвинской [44]. Также имеются работы по сравнению некоторых компонентов флоры отдельных районов Кавказа, например, кавказского элемента или показателям эндемизма [45, 46]. Несмотря на важность представляемых результатов, в данных работах сравнивается вся флора, без выделения и сравнения отдельных ее комплексов – высокогорных, горно-лесных, горно-степных и пр., каждый из которых может представлять в той или иной мере специфичный флористический состав, разный уровень эндемизма и степень сходства и отличия. Например, как показывает отдельный случай изучения особенностей распространения эндемичных видов Во-

сточного Кавказа, наибольшее их число приходится на среднегорный высотный пояс [47]. Более детально проведенный сравнительный анализ известняковых поднятий Внутригорного Дагестана показал, что эти территории являются местом локализации большого количества кавказских эндемиков [48]. Как полагает С.В. Бондаренко [49], на Западном Кавказе наиболее интенсивно процесс видообразования происходит в субальпийском поясе; здесь же сосредоточено большинство редких и исчезающих видов Западного Кавказа.

Сравнение ЛФ Западного и Восточного Кавказа может дать материал для некоторых флорогенетических размышлений, но существующий уровень изученности ЛФ этих частей Кавказа, как и других (например, Центрального Кавказа) или сопредельных, остается далеко недостаточным, чтобы осуществлять подобного рода построения. Поэтому, на данном этапе цель настоящей работы – сравнить высокогорную ЛФ двух известняковых плато: Лагонкского (в дальнейшем ЛП) на Западном и Гуниб (ГП) – на Восточном Кавказе, выделить собственно высокогорную компоненту ЛФ, а также выделить специфические и общие черты, определить возможные причины выявленного сходства и различия. Для этого будет необходимо: определить состав высокогорной лишенофлоры; выявить ее структуру – таксономическую, субстратную и определить высотное распределение; выделить специфический видовой состав и определить значимые дифференциальные таксоны надвидового ранга; оценить насыщенность ведущих и специфических семейств и родов; провести сравнение по выделенным структурным и специфическим компонентам. Не входит в цели и задачи данной работы выявление связей рассматриваемых лишенофлор с лишенофлорами других регионов, определение возраста и путей заселения, хотя отдельные факты могут служить свидетелями относительно недавнего проникновения ряда таксонов на исследуемую территорию. Для неоголового решения подобного рода задач необходимы специальные филогеографические исследования с привлечением филогенетических методов.

Материал и методика

В контексте нашего изучения флоры лишайников, под высокогорьями мы понимаем безлесные ландшафты, расположенные выше лесного пояса в пределах субальпийского, альпийского и нивального поясов. Материалом для данной работы послужили списки видов двух высокогорных известняковых плато – Лагонакского и Гуниб, опубликованные авторами ранее [50, 51]. Всего было обследовано 40 точек на ЛП и 20 точек на ГП. Для ГП дополнительно учтены неопубликованные сведения по находкам 12 новых для высокогорной части плато видов лишайников [52]. Из списков выбраны виды, отмеченные нами во всех местобитаниях высокогорных ландшафтов обоих плато. Поскольку в высокогорьях встречаются единичные деревья и нередко заросли кустарников и кустарничков, то в наш список вошло незначительное число видов, являющихся облигатными эпифитами, на самом деле несвойственные для высокогорий.

Для характеристики разнообразия лишенофлор двух плато использованы традиционные показатели: спектры ведущих семейств и родов, видовая насыщенность родов и семейств (родовые и семейственные коэффициенты), соотношение числа микро- и макролишайников – биоморфологический показатель полноты изученности лишенофлоры [53], а также эти же параметры для двух основных эколого-субстратных групп лишайников – эпилитов (обитающих на каменистом субстрате) и эпигейдов (в широком смысле – обитающих на почве, мхах, растительных остатках), и по двум основным высотным группам видов – имеющих исключительно высокогорное распространение и распространенных также за пределами высокогорных ландшафтов в нижележащих поясах.

Идея написания данной статьи, формулировка целей и задач принадлежат Г.П. Урбанавичюсу. Написание статьи на 95% осуществлено Г.П. Урбанавичюсом. Вклад А.Б. Исмаилова и И.Н. Урбанавичене состоит в обсуждении, редактировании и оформлении рукописи. Английский абстракт написан Г.П. Урбанавичюсом и отредактирован Я. Вондраком из Института ботаники Чешской академии наук (Чешская Республика, Прухонице).

Природные условия района исследования

ЛП расположено в Бело-Лабинском флористическом районе Западного Кавказа. Общая площадь высокогорий составляет около 190 кв. км. Диапазон охватываемых высот – от 1800 до 2867 м над ур. м. на горе Фишт (в наших исследованиях максимальная высота составила 2760 м лишь в одной точке на горе Оштен). В цирках горы Фишт сохраняются небольшие ледники – самые западные и низкие на Кавказе. Южные, западные и восточные стороны ЛП представлены крутыми и местами отвесными многосотметровыми обрывами. Благодаря известняковому основанию на плато широко распространены всевозможные ледниковые и карстовые элементы рельефа с многочисленными цирками, трогами, карами, а также утесами и обрывами. В связи с этим, для плато характерно многообразие каменистых мест обитания.

На ЛП субальпийские луга широко распространены от 1800 до 2300 м над ур. м. Выше простираются альпийские луга и пустоши, и незначительные по площади субнивальные ландшафты на вершинах выше 2700 м. На плато зафиксировано свыше 800 видов сосудистых растений, треть из которых являются эндемиками Кавказа. Среди почв альпийского и субальпийского поясов преобладают горнолуговые дерново-остаточно-корбанатные почвы, в альпийском поясе дернистые, в субальпийском встречаются также глеевые и торфянисто-глеевые. На больших площадях в указанных поясах развитые почвы отсутствуют, также распространены маломощные примитивные почвы. Климат ЛП находится под сильным влиянием западного переноса влажных воздушных масс со стороны Черного моря. Поэтому в окрестностях вершин Фишт и Пшеха-Су и у Белореченского перевала выпадает до 2500–2700 мм осадков в год. На северо-восточной части плато в районе Азишского перевала выпадает до 1600–2000 мм в год.

ГП расположено в Верхнесулакском флористическом районе Восточного Кавказа, у северной оконечности хребта Нукатль. Площадь высокогорий составляет здесь около 10 кв. км в диапазоне высот 1800–2354 м над ур. м. Северный, южный и западный края плато обрываются крутыми и отвесными склонами. Материнская порода представлена известняками нижнего мела, мощностью от 200 до 500 м, на которых залегают горно-луговые черноземовидные, а также каменисто-щебнистые, маломощные почвы.

Большая часть площади плато занята субальпийскими (частично послелесными) лугами с доминированием дерновинных злаков, главным образом овсяницы, осоки, манжетки и др., которые используются как пастбища и испытывают сильную нагрузку от перевыпаса. Флора ГП насчитывает 657 видов высших растений, среди которых много эндемичных элементов дагестанского и кавказского корней, а также редких и исчезающих видов. Климатические показатели ГП характеризуют его как континентальное (со степенью 42–47 %). При среднегодовой сумме осадков 620 мм они имеют четкий одновершинный характер с июньско-июльским максимумом, причем на долю летних осадков приходится 80-90 % годового количества. Среднегодовая влажность воздуха составляет 65 %, с максимумом (72%) в мае-июне и сентябре. Среднегодовая температура воздуха +6,7 °С, с максимумом в июле-августе, со средней максимальной +12,3 °С и средней минимальной +2,8 °С.

Результаты и их обсуждение

Лихенофлора высокогорий (далее везде мы будем подразумевать именно высокогорную ЛФ) ЛП и ГП насчитывает 377 и 216 видов, соответственно. Если оценивать видовую насыщенность на единицу площади, то для ЛП она будет равна примерно 2 вида на 1 кв. км, тогда как для ГП этот показатель составит примерно 21 вид на 1 кв. км. В данном аспекте проявляется одна из наиболее существенных особенностей ЛФ ГП, а именно, значительная видовая насыщенность, в 10 раз превышающая видовую насыщенность ЛФ ЛП. Основные показатели разнообразия ЛФ представлены в таблице 1. Вся совокупная ЛФ обоих плато включает 452 вида, и при этом она представлена на 83% видами ЛФ ЛП и на 48% – видами ЛФ ГП. Более богатая ЛФ ЛП на 65% поглощает видовой состав ЛФ ГП, что отражает, в какой-то мере, общность этих двух ЛФ, как представителей известняковых высокогорий еди-

ной горной экосистемы Большого Кавказа. Следует отметить, что при преобладании числа таксонов (видов, родов, семейств) в ЛФ ЛП всего лишь в 1,4–1,7 раза по сравнению с ЛФ ГП, число специфичных видов и родов в ЛФ ЛП в 3–4 раза больше, а специфичных семейств почти в 7 раз больше.

Очевидно, что почти 20-кратное превышение размеров площади и двукратное превышение числа обследованных точек в высокогорьях на ЛП по сравнению с ГП, проявляется как в большем богатстве и более значительном таксономическом разнообразии, так и в основных показателях разнообразия (табл. 1). Для ЛФ ЛП заметно выше коэффициент видовой насыщенности родов – примерно на 20%, хотя коэффициент видовой насыщенности семейства отличается незначительно – примерно на 10%. При сравнении таких показателей, как доля видов в первых 3-х, 5-ти и 10-ти семействах и родах, наблюдается одна интересная особенность. В ЛФ ГП все три показателя в семействах превышают таковые ЛФ ЛП. Тогда как среди родов наблюдается обратная картина – показатели ЛФ ЛП преобладают над ЛФ ГП. Что, вероятно, закономерно, поскольку в ЛФ ЛП больше доля одновидовых семейств, а в ЛФ ГП больше доля одновидовых родов (хотя в абсолютном выражении, число одновидовых родов и семейств, несомненно, больше в ЛФ ЛП).

Таблица 1

**Показатели разнообразия лишенофлор известняковых высокогорий
Западного и Восточного Кавказа**

Показатели разнообразия	Район		Вся ЛФ
	ЛП	ГП	
Число видов	377 / 235*(63%)	216 / 75*(35%)	452 / 141**(31%)
родов	147 / 60*(41%)	104 / 17*(16%)	164 / 87**(53%)
семейств	47 / 20*(43%)	30 / 3*(10%)	50 / 27**(54%)
Коэффициент видовой насыщенности рода (в/р)	2,56	2,08	2,76
- // - семейства (в/с)	8,02	7,2	9,04
Доля видов в ведущих семействах (%)			
первых 3-х	34	42	36
- // - 5-ти	48	56	50
- // - 10-ти	72	80	72
Число / доля семейств, охватывающих 50% видо-вого состава ЛФ	6 / 13%	4 / 13%	5 / 10%
Число / доля одновидовых семейств	19 / 40%	10 / 32%	19 / 38%
Доля видов в ведущих родах (%)			
первых 3-х	15	12	14
- // - 5-ти	20	19	19
- // - 10-ти	33	30	31
Число / доля родов, охватывающих 50% видового состава ЛФ	24 / 16%	23 / 22%	29 / 18%
Число / доля одновидовых родов	76 / 52%	56 / 54%	77 / 47%
<i>F</i>	1,58	1,1	1,58

Примечания: * – число специфичных таксонов, ** – число общих таксонов, в скобках показана доля таксонов относительно всей ЛФ, *F* – биоморфологический показатель полноты изученности ЛФ (= число микролишайников / число макролишайников).

При оценке полноты изученности ЛФ по биоморфологическому показателю, видно, что уровень изученности ЛФ ЛП в целом в 1,5 раза выше уровня изученности ЛФ ГП. Можно предположить, что столь существенные различия в прочих показателях разнообразия ЛФ могут быть в большей степени связаны с недоизученностью ЛФ ГП, чем с площадью изученных плато. Поскольку, на многих примерах ранее было показано, что величина таксономического богатства ЛФ не зависит напрямую от площади исследования [53]. В тоже время, для флоры высших сосудистых растений было установлено, что более обширным и богатым территориям свойственны и более высокие показатели видовой насыщенности родов [3]. В нашем случае, более важными для формирования высокого разнообразия и богатства ЛФ является многообразие доступных для поселения лишайников субстратов, ниш, экотопов, ландшафтов, а также широты амплитуды климатических показателей мест обитания в районе исследования.

Во всей совокупной ЛФ около трети видов (31%) является общей для двух плато, а общих родов и семейств – более 50% (табл. 1). Коэффициент сходства по Сёренсену равен всего 0,47. Такая малая доля общих видов для очень схожих по набору мест обитания сравниваемых плато, могла бы свидетельствовать о том, что формирование состава их ЛФ шло относительно независимыми путями, если бы мы имели более равномерно изученные ЛФ. В тоже время, нельзя не допустить, что более полная изученность ЛФ ГП может привести к выявлению большего числа специфичных видов лишайников. Об этом, в частности, могут свидетельствовать находки 14 видов (сделанные в 2015 г. привлеченным узким специалистом по роду *Caloplaca* s.l. Я. Вондраком), из которых лишь треть видов оказалась общей с ранее известными на ЛП. В настоящее время мы имеем крайне высокую специфичность ЛФ ЛП на видовом уровне с почти 63% специфичных видов относительно состава ЛФ ЛП и более 52% от состава всей совокупной ЛФ обоих плато. И это, естественно, в первую очередь, обусловлено значительно большим богатством ЛФ ЛП. Представленные в таблице 2 и 3 спектры крупнейших семейств и родов ЛФ высокогорий свидетельствуют об их значительном сходстве в систематическом отношении. Что подчеркивает наличие общих закономерностей формирования ЛФ, обусловленных известняковым характером высокогорий Западного и Восточного Кавказа.

Таблица 2

Спектр крупнейших семейств ЛФ высокогорий

Вся ЛФ		ЛП		ГП	
Семейство	Число видов/родов	Семейство	Число видов/родов	Семейство	Число видов/родов
<i>Teloschistaceae</i>	61(23)**/19	<i>Verrucariaceae</i>	51(35)/17(3)*	<i>Teloschistaceae</i>	43(20)/17(2)*
<i>Verrucariaceae</i>	61(16)/20	<i>Teloschistaceae</i>	41(18)/17(2)	<i>Verrucariaceae</i>	26(10)/17(3)
<i>Physciaceae</i>	41(15)/11	<i>Physciaceae</i>	35(20)/11(3)	<i>Physciaceae</i>	21(6)/8(0)
<i>Parmeliaceae</i>	33(13)/16	<i>Lecanoraceae</i>	29(20)/3(1)	<i>Parmeliaceae</i>	20(7)/12(3)
<i>Lecanoraceae</i>	31(9)/3	<i>Parmeliaceae</i>	26(13)/13(4)	<i>Collemataceae</i>	12(1)/5(0)
<i>Ramalinaceae</i>	27(6)/5	<i>Collemataceae</i>	22(11)/8(3)	<i>Ramalinaceae</i>	12(6)/3(0)
<i>Collemataceae</i>	23(11)/8	<i>Ramalinaceae</i>	21(15)/5(2)	<i>Lecanoraceae</i>	11(2)/2(0)
<i>Cladoniaceae</i>	22(9)/1	<i>Cladoniaceae</i>	21(12)/1(0)	<i>Peltigeraceae</i>	11(3)/2(0)
<i>Peltigeraceae</i>	15(8)/2	<i>Lecideaceae</i>	14(10)/8(4)	<i>Cladoniaceae</i>	10(1)/1(0)
<i>Lecideaceae</i>	14(4)/8	<i>Peltigeraceae</i>	12(4)/2(0)	<i>Megasporaceae</i>	7(3)4(1)

Примечание: в скобках показано ** – число общих видов, * – число специфичных видов и родов.

Спектр крупнейших родов ЛФ высокогорий

Вся ЛФ		ЛП		ГП	
Род	Число видов	Род	Число видов	Род	Число видов
<i>Lecanora</i>	23(5)**	<i>Lecanora</i>	21(16)*	<i>Cladonia</i>	10(1)*
<i>Cladonia</i>	22(9)	<i>Cladonia</i>	21(12)	<i>Caloplaca</i>	8(2)
<i>Verrucaria</i>	16(5)	<i>Verrucaria</i>	14(9)	<i>Peltigera</i>	8(2)
<i>Caloplaca</i>	13(6)	<i>Caloplaca</i>	11(5)	<i>Toninia</i>	8(2)
<i>Toninia</i>	13(4)	<i>Physcia</i>	11(6)	<i>Lecanora</i>	7(2)
<i>Peltigera</i>	12(6)	<i>Toninia</i>	11(5)	<i>Verrucaria</i>	7(2)
<i>Physcia</i>	11(5)	<i>Peltigera</i>	10(4)	<i>Calogaya</i>	6(1)
<i>Rinodina</i>	11(2)	<i>Scytinium</i>	10(6)	<i>Physcia</i>	5(0)
<i>Scytinium</i>	10(4)	<i>Rinodina</i>	9(7)	<i>Rinodina</i>	4(2)
<i>Candelariella</i>	8(1)	<i>Candelariella</i>	8(7)	<i>Scytinium</i>	4(0)

Примечание: в скобках показано ** – число общих видов, * – число специфических видов.

Так, из 10 крупнейших семейств в общей ЛФ все 10 являются крупнейшими в ЛФ ЛП, с небольшими изменениями в их рангах. В ЛФ ГП также 9 таких семейств вошли в 10-ку крупнейших с незначительным варьированием по рангам. Лишь одно семейство *Lecideaceae* в ЛФ ГП не входит в 10 ведущих (занимает при этом 11 позицию), а на 10 месте располагается семейство *Megasporaceae* с 7 видами. В родовом спектре наблюдается аналогичная ситуация. Все 10 крупнейших родов ЛФ ЛП входят в 10-ку крупнейших родов общей ЛФ двух плато, различаясь только своими рангами. В ЛФ ГП 9 из 10 родов также входят в число крупнейших. Лишь один род *Candelariella* выпадает из спектра ведущих родов ЛФ ГП. Появляется в этом спектре род *Calogaya* с 6 видами (в ЛФ ЛП он содержит 4 вида и входит лишь в 20 ведущих). Относительно рода *Candelariella* с выявленным всего 1 видом в ЛФ ГП, можно заметить, что, по крайней мере, еще 3 вида этого рода должны быть найдены в высокогорьях ГП (по тем или иным причинам пропущенные в ходе обследования). Этим примером наглядно подтверждается наша изначальная версия о недоизученности высокогорий ЛФ ГП.

Видовая насыщенность ведущих семейств и родов ЛФ почти по всем таксонам показывает в среднем 1,5–2-х кратное превышение в ЛФ ЛП над ЛФ ГП. Что в целом совпадает с таким же уровнем превышения таксономического разнообразия и богатства ЛФ ЛП над ЛФ ГП. Кроме двух семейств – *Teloschistaceae* и *Peltigeraceae*, и двух родов *Peltigera* и *Caloplaca*, разнообразие и богатство которых находится примерно на одном уровне для ЛФ обоих плато. Здесь можно отметить, что семейство *Teloschistaceae* и входящий в него род *Caloplaca* (как и часть родов, ранее входивших в состав *Caloplaca* s.l.) – являются одними из ключевых таксономических групп, составляющих ядро всей ЛФ сравниваемых высокогорных известняковых плато. Именно известняковые места обитания предпочитают большинство кальцефильных по своей природе видов лишайников телосхистовых и калоплак в широком смысле.

В таблицах 2 и 3, кроме данных по ведущим семействам и родам, показано также число специфических родов и видов в составе этих семейств и родов. В целом, число специфических таксонов в более богатой ЛФ ЛП закономерно больше, чем в ЛФ ГП (табл. 1). В ЛФ ЛП имеется 20 семейств (43% от числа семейств ЛФ ЛП), включающие 32 вида, которые отсутствуют в ЛФ ГП. И только 3 таких специфических семейства (10%), включающие всего 3 вида, есть в ЛФ ГП. Видовая насыщенность специфических семейств ЛФ ЛП равна 1,6, тогда как в ЛФ ГП равна 1. Из специфических таксонов в ЛФ ЛП следует выделить семейство *Hymeneliaceae* с 2 родами и 5 видами и семейство *Pannariaceae* с 4 родами и 4 видами, не обнаруженные в высокогорьях ГП. При этом представители семейства *Hymeneliaceae* вообще не известны в ЛФ всего ГП. Виды этого семейства представлены очень мелкими накипными

лишайниками, часто со слабо развитым талломом и полупогруженными в каменистый субстрат апотециями; они предпочитают достаточно влажные и холодные места обитания, характерные для гумидных и психрофитных альпийских или горно-тундровых сообществ, практически отсутствующих в высокогорьях ГП. Из семейства *Pannariaceae* лишь 1 вид – *Parmeliella triptophylla* – единично отмечен в лесном поясе на ГП. Этот вид на Кавказе обычно встречается широко по высотному профилю, преимущественно в лесном поясе, изредка заходя в высокогорья. Остальные 3 рода и вида являются типичными представителями горно-тундровых мест обитания. Подобные лишайники высокогорий и тундр, отмеченные только в ЛФ ЛП, также представлены среди семейств из нижней части спектра – *Arthrorhaphidaceae*, *Protothelenellaceae*, *Thelenellaceae*, *Thelocarpaceae* и др. Из специфичных семейств ЛФ ГП заслуживают внимания два – *Peltulaceae* и *Sagiolechiaceae*. И если второе представлено типичным для высокогорий видом *Sagiolechia protuberans*, то первое является характерным представителем горно-аридной ЛФ с видом *Peltula euploca*.

На родовом уровне доля специфичных таксонов примерно такая же, как и среди семейств – 41% родов являются специфичными в ЛФ ЛП и всего 16% – в ЛФ ГП (табл. 1). Но здесь уровень видовой насыщенности родов оказывается примерно на одном уровне в ЛФ ЛП и ГП – 1,3 и 1,2, соответственно. Из 60 специфичных родов ЛФ ЛП два рода представлены 4 видами – *Hymenelia* и *Muellerella*. Если первый полностью отсутствует во всей ЛФ ГП (не только высокогорной), то второй род представлен лихенофильными грибами, которые встречаются в ЛФ ГП в лесном поясе и вполне ожидаемы в высокогорьях, т. к. виды-хозяева лишайников, на которых они обычно поселяются, широко распространены в высокогорных ландшафтах ГП. При этом, такие представители, как, например, виды рода *Hymenelia*, являющиеся показателями влажных и прохладных мест обитания, могут служить ярким отражением именно специфичного горно-гумидного склада ЛФ высокогорий ЛП. Еще 5 родов, насчитывающих по 3 вида, специфичны для ЛФ высокогорий ЛП – *Bacidia*, *Ochrolechia*, *Polysporina*, *Porpidia* и *Tetramelas*. Следует отметить, что некоторые виды из перечисленных родов, вероятно, могут быть обнаружены и в ЛФ высокогорий ГП. Из остальных специфичных родов в ЛФ ЛП заслуживают внимания *Heteroplacidium* с 2 видами, а также одновидовые рода *Anema*, *Bryobilimbia*, *Lepraria*, *Lempholemma*, *Mycobilimbia*, *Petractis*, *Psorotichia*, *Synalissa*, *Verrucula* и др., находки которых вполне возможны в высокогорьях ГП (тем более что частично уже найденные в нижележащих ландшафтах).

Из специфичных родов ЛФ ГП особое внимание заслуживают роды *Aspicilia*, *Gyalolechia* и особенно *Xanthoparmelia*, насчитывающие по 2 вида, а также одновидовые роды *Glypholecia*, *Neocatapyrenium*, ранее отмеченный род *Peltula*, *Thallinocarpon* и *Thyrea*. Эти роды представлены яркими видами, обладающими характерными эколого-географическими чертами. Они являются типичными представителями горно-аридных и континентальных или древне-средиземноморских флор. При этом вид *Gyalolechia lenae*, описанный из Якутии, находится здесь, на Восточном Кавказе, на самом крайнем западном пределе распространения своего мирового ареала. А оба вида рода *Xanthoparmelia* – *X. camtschadalis* и *X. pulvinaris*, являясь типичными представителями аридной флоры, очень широко распространены в горно-степных и высокогорных местообитаниях на ГП. Пожалуй, именно такие представители наиболее ярко могут характеризовать особенности и специфику именно горно-аридного характера ЛФ ГП, совершенно несвойственного для ЛФ ЛП.

В высокогорьях имеются два основных типа субстрата, доступные для заселения лишайников – каменистые субстраты и почва (в широком смысле, включая напочвенный покров, состоящий из мхов и растительных остатков). Конечно, часть видов могут выступать одновременно и в качестве эпилитов, и в качестве эпигейдов, заселяя каменистый субстрат и почвенный. В целом для изучаемых высокогорий было выявлено 232 эпилитных вида, относящихся к 93 родам и 33 семействам, и 186 эпигейных видов, относящихся к 87 родам и 35 семействам (табл. 4).

Таблица 4

Основные показатели таксономического разнообразия ЛФ по субстратным группам

Показатели разнообразия	Эпилиты			Эпигейды		
	Вся ЛФ	ЛП	ГП	Вся ЛФ	ЛП	ГП
Число видов	232	185	123	186	161	105
- // - родов	93	77	66	87	80	57
- // - семейств	33	29	23	35	34	23
Коэффициент видовой насыщенности рода (в/р)	2,49	2,4	1,86	2,14	2,01	1,84
- // - семейства (в/с)	7,03	6,38	5,35	5,31	4,74	4,57

Очевидно, что более богатая ЛФ ЛП отличается и большим таксономическим разнообразием, имеет больше специфичных видов, поэтому и вносит больший вклад в общее разнообразие ЛФ и включает в себя большую долю видов ЛФ ГП. Но при этом наблюдаются заметные различия по уровню сходства ЛФ по видовому составу этих двух субстратных групп. Коэффициент сходства по Сёрсену среди эпилитов равен примерно 0,5 (т. е. почти на аналогичном уровне сходства для всей ЛФ), тогда как среди эпигейдов коэффициент Сёрсена заметно выше и достигает почти 0,6. И это ожидаемо, т. к. среди 232 эпилитов число общих видов составляет 76 (33%), а среди 186 эпигейдов число общих видов достигает 80 (43%). Таким образом, сходство ЛФ ЛП и ГП достигается в большей мере за счет напочвенных видов лишайников, чем эпилитных, хотя последних заметно больше (и в каждой из отдельно взятых ЛФ, и во всей ЛФ). И даже по такому показателю таксономического разнообразия, как коэффициент видовой насыщенности родов и семейств, ЛФ обоих плато практически сопоставимы в субстратной группе эпигейдов, но существенно различаются в группе эпилитов (табл. 4).

Таблица 5

Основные показатели разнообразия собственно высокогорной (в/г) ЛФ

Показатели разнообразия	Район		Вся в/г ЛФ
	ЛП	ГП	
Число видов	157 / 129*(82%)	61 / 33*(54%)	190 / 28**(15%)
родов	91 / 57*(63%)	47 / 13*(28%)	104 / 34**(33%)
семейств	39 / 22*(56%)	19 / 2*(11%)	41 / 17**(41%)
Доля видов в ведущих семействах (%)			
первых 3-х	40	61	44
- // - 5-ти	53	70	54
- // - 10-ти	71	84	71
Число / доля семейств, охватывающих 50% видового состава	5 / 13%	2 / 11%	4 / 10%
Число / доля одновидовых семейств	20 / 51%	12 / 63%	20 / 51%
Доля видов в ведущих родах (%)			
первых 3-х	17	20	14
- // - 5-ти	22	26	20
- // - 10-ти	33	39	31
Число / доля родов, охватывающих 50% видового состава	22 / 24%	17 / 36%	25 / 24%
Число / доля одновидовых родов	61 / 67%	39 / 83%	65 / 63%
<i>F</i>	3,8	4,5	4

Примечания: условные обозначения как в табл. 1.

Еще более выражены различия ЛФ ЛП и ГП по многим показателям, если привести сравнение, исходя из характера высотного распределения видов лишайников. В этом отношении мы выделим две группы лишайников: а) виды, встречающиеся исключительно в высокогорных поясах (как на ЛП, так и на ГП), образующие собственно высокогорную компоненту ЛФ; и б) виды, имеющие широкое распространение, встречающиеся как в высокогорных поясах, так и в низележащих (на ЛП или на ГП), образующие общегорную компоненту ЛФ. Наибольший интерес для нас представляют виды, исключительно высокогорные, которые не отмечены в низележащих поясах ни на ЛП, ни на ГП. Таких видов (42% от видового состава всей ЛФ) выявлено 190 (в составе 104 родов и 41 семейства). При этом в ЛФ ЛП исключительно высокогорные виды составляют значительно больший вес – их доля достигает почти 42% (157 видов), а в ЛФ ГП – всего 28% (61 вид). Основные показатели разнообразия собственно высокогорной компоненты ЛФ показаны в таблице 5.

В отличие от всей ЛФ, в высокогорной компоненте мы наблюдаем значительно возросшую дифференциацию двух ЛФ. Специфичных видов в каждой из ЛФ значительно больше, чем общих – в сумме они составляют 162 вида (или 85%). Общих видов здесь всего 28 (15%), родов – 34 (33%) и семейств – 17 (41%). Коэффициент сходства видового состава по Сёренсену собственно высокогорной ЛФ двух плато равен всего 0,25. Т. е. по собственно высокогорным видам ЛФ ЛП и ГП обладают значительно большим различием, чем по всей ЛФ – практически двукратным, как по доле общих видов, так и по величине коэффициента Сёренсена. Каким образом происходит изменение в характере различия можно понять, если обратить внимание на субстратные группы лишайников. Сходство видового состава двух ЛФ по эпилитам и эпигеидам среди собственно высокогорных видов находится на разном уровне. Доля общих видов среди эпилитов менее 13% и коэффициент Сёренсена находится на минимуме – 0,23. Среди эпигеидов доля общих видов более 19% и коэффициент Сёренсена составляет 0,32. Таким образом, в собственно высокогорной компоненте ЛФ ЛП и ГП различие обуславливается, главным образом, за счет большого числа специфичных видов эпилитов, а сходство в большей мере связано с эпигеидами.

В ЛФ ГП по сравнению с ЛФ ЛП заметно увеличивается доля видов, сконцентрированная в первых 3-х, 5-ти и 10-ти семействах и родах. Тогда как в ЛФ ЛП доля видов в родах осталась практически на том же уровне. То же характерно и для собственно высокогорной компоненты совокупной ЛФ – доля видов в первых 3-х, 5-ти и 10-ти семействах и родах остается почти на том же уровне, что и во всей ЛФ. К специфической черте ЛФ высокогорий ГП относится чрезвычайно высокая концентрация видового состава в ограниченном числе семейств. Виды всего лишь двух семейств – *Teloschistaceae* и *Verrucariaceae* – охватывают 50% видового состава собственно высокогорных видов в ЛФ ГП! В той же ЛФ ЛП почти 50% видового состава ЛФ высокогорий охватывают виды 5 семейств (табл. 6). По сравнению со всей ЛФ в высокогорной компоненте ЛФ ГП также существенно увеличивается доля одновидовых семейств – с 32% до 63% и родов – с 54% до 83%. Тогда как в ЛФ ЛП увеличение если и происходит, то на незначительном уровне. Это может говорить о том, что, во-первых, ЛФ высокогорий ГП крайне узко специализированная и отличается низким систематическим разнообразием, а во вторых, что она находится в заметно более сильном взаимодействии с ЛФ низележащих лесных и степных ландшафтов, по сравнению с высокогорной ЛФ ЛП.

Спектры ведущих семейств и родов собственно высокогорной ЛФ (табл. 6 и 7) показывают, что по сравнению с совокупной ЛФ высокогорий, в ЛФ ГП происходят более кардинальные перестройки структуры ведущих семейств и родов, чем в ЛФ ЛП. В спектре ведущих семейств ЛП сохраняются все те же семейства, что и во всей совокупной собственно высокогорной ЛФ двух плато, тогда как в ЛФ ГП на ведущие позиции выходят три семейства – *Arthoniaceae*, *Peltigeraceae* и *Imadophilaceae*, не входящие в спектры ведущих в ЛФ ЛП и во всей ЛФ. Такие же крупные семейства, как *Cladoniaceae* и *Collemataceae* (не говоря уж о *Hymeneliaceae*) – полностью выпадают из состава собственно высокогорной ЛФ ГП.

Спектр крупнейших семейств исключительно высокогорного распространения

Вся в/г ЛФ		ЛП		ГП	
Семейство	Число видов	Семейство	Число видов	Семейство	Число видов
<i>Verrucariaceae</i>	39	<i>Verrucariaceae</i>	31(14)*	<i>Teloschistaceae</i>	20(10)*
<i>Teloschistaceae</i>	31	<i>Teloschistaceae</i>	21(11)	<i>Verrucariaceae</i>	11(9)
<i>Physciaceae</i>	14	<i>Physciaceae</i>	11(5)	<i>Physciaceae</i>	6(5)
<i>Lecideaceae</i>	11	<i>Lecideaceae</i>	11(7)	<i>Acarosporaceae</i>	3(3)
<i>Cladoniaceae</i>	9	<i>Cladoniaceae</i>	9(9)	<i>Arthoniaceae</i>	3(3)
<i>Lecanoraceae</i>	8	<i>Lecanoraceae</i>	8(3)	<i>Lecanoraceae</i>	2(1)
<i>Acarosporaceae</i>	8	<i>Acarosporaceae</i>	6(3)	<i>Peltigeraceae</i>	2(2)
<i>Ramalinaceae</i>	6	<i>Collemataceae</i>	5(3)	<i>Ramalinaceae</i>	2(2)
<i>Collemataceae</i>	5	<i>Hymeneliaceae</i>	5(2)	<i>Imadophilaceae</i>	1(0)
<i>Hymeneliaceae</i>	5	<i>Ramalinaceae</i>	4(2)	<i>Lecideaceae</i>	1(1)

Примечание: * – в скобках показано число специфичных видов.

Спектр крупнейших родов исключительно высокогорного распространения

Вся ЛФ		ЛП		ГП	
Род	Число видов	Род	Число видов	Род	Число видов
<i>Verrucaria</i>	10	<i>Verrucaria</i>	9(8)*	<i>Calogaya</i>	5(1)*
<i>Caloplaca</i>	9	<i>Cladonia</i>	9(9)	<i>Caloplaca</i>	4(1)
<i>Cladonia</i>	9	<i>Caloplaca</i>	8(5)	<i>Arthonia</i>	3(3)
<i>Arthonia</i>	5	<i>Lecanora</i>	5(5)	<i>Flavoplaca</i>	2(2)
<i>Calogaya</i>	5	<i>Calogaya</i>	4(0)	<i>Lecidella</i>	2(0)
<i>Lecanora</i>	5	<i>Hymenelia</i>	4(4)	<i>Phaeorrhiza</i>	2(1)
<i>Rinodina</i>	5	<i>Rinodina</i>	4(4)	<i>Staurothele</i>	2(2)
<i>Hymenelia</i>	4	<i>Farnoldia</i>	3(2)	<i>Verrucaria</i>	2(1)
<i>Staurothele</i>	4	<i>Placidium</i>	3(3)	<i>Acarospora</i>	1(1)
<i>Acarospora</i>	3	<i>Scytinium</i>	3(3)	<i>Rinodina</i>	1(1)

Примечание: * – в скобках показано число специфичных видов.

В родовом спектре также более значительные изменения происходят именно в ЛФ ГП. Здесь на позиции ведущих выходят три рода – *Flavoplaca*, *Lecidella* и *Phaeorrhiza*. Ради справедливости, следует отметить и то, что в спектре ведущих родов собственно высокогорной ЛФ ЛП также имеются отличия в сравнении со спектром ведущих родов всей совокупной собственно высокогорной ЛФ обоих плато. Здесь из ведущих выпадают роды *Arthonia*, *Staurothele* и *Acarospora*, но входят в число ведущих роды *Farnoldia*, *Placidium* и *Scytinium*. Из последних два рода – *Placidium* и *Scytinium* – отсутствуют в собственно высокогорной ЛФ ГП (но они присутствуют в группе видов, имеющих широкое высотное распределение).

И в заключении, кратко рассмотрим вторую группу высотного распределения лишайников с видами, встречающимися также и в нижележащих поясах (общегорную). Таких видов в совокупной ЛФ значительно больше, чем в первой группе (собственно высокогорных) – 262 вида (58%). В ЛФ ЛП видов этой высотной группы 220 (более 58%), в ЛФ ГП – 155 (почти 72%). Уже исходя из этих данных, видно, что в сложении ЛФ высокогорий больший вклад общегорных видов присущ ЛФ ГП. Сходство видового состава ЛФ ЛП и ГП по этой высотной группе гораздо выше (число общих видов 113 (43%) и коэффициент Сёренсена 0,6), чем мы видели в случае с группой видов, распространенных исключительно в высоко-

горьях (коэффициент Сёренсена 0,25) и даже выше, чем во всей ЛФ (коэффициент Сёренсена 0,47). Здесь также как и среди собственно высокогорных видов, сходство видового состава двух ЛФ по эпилитам и эпигеидам находится на разном уровне, но еще на гораздо более высоком. Доля общих видов среди эпилитов почти 52% и коэффициент Сёренсена 0,68. Среди эпигеидов доля общих видов более 60% и коэффициент Сёренсена достигает максимальной величины – 0,75. Таким образом, среди общегорных видов в ЛФ ЛП и ГП доля специфических видов наименьшая и мы можем наблюдать большее сходство, чем различия в сравнении с группой видов собственно высокогорных и, собственно говоря, со всей ЛФ. Наибольшее сходство обуславливается, в первую очередь, за счет широко распространенных эпигеидов.

Таким образом, анализ уровня специфичности и доли общих видов в общей ЛФ и двух высотных групп показывает, что минимум специфических видов и максимальное сходство наблюдается в общегорной группе, максимум специфических видов и минимальное сходство – среди собственно высокогорных видов (рис. 1).

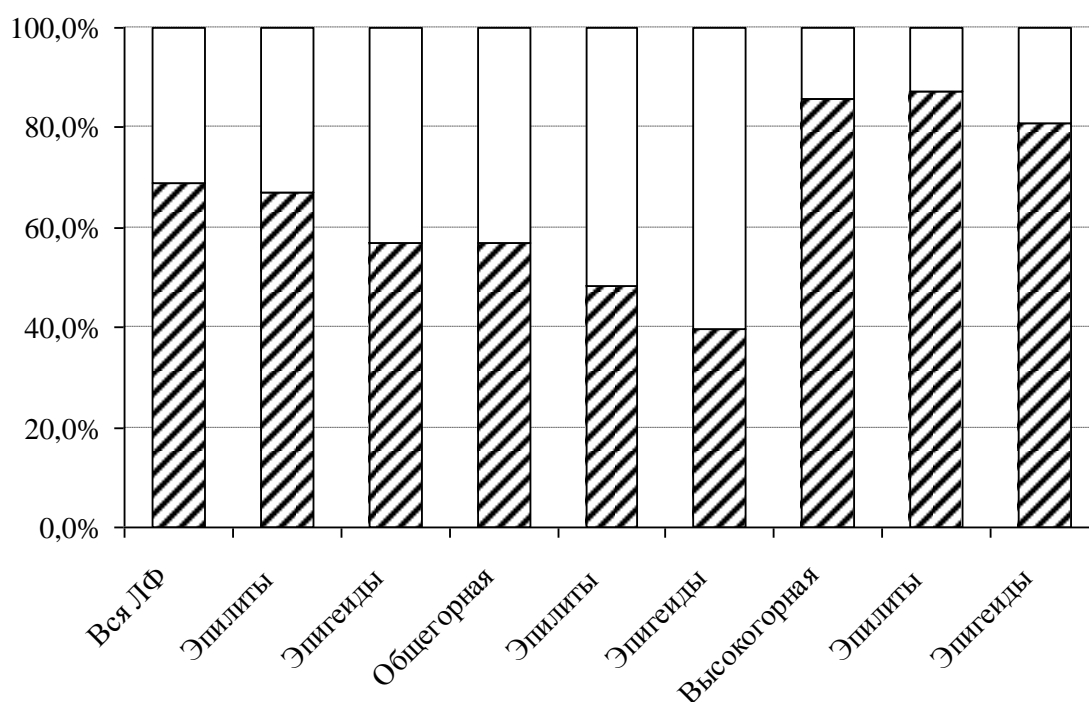


Рис. 1. Изменение долевого участия специфических таксонов (заштрихованная часть) во всей ЛФ и для двух высотных групп

Выводы

Высокогорная ЛФ двух плато насчитывает 452 вида, 164 рода, 50 семейств, из них общими для обоих плато являются 141 вид, 87 родов и 27 семейств. Основу ядра ЛФ (как общей, так и собственно высокогорной) составляют представители трех семейств: *Verrucariaceae*, *Teloschistaceae* и *Physciaceae*, которые выступают ядром также в ЛФ каждого плато. Уровень сходства видового состава ЛФ двух плато составляет 31%. ЛФ высокогорий ЛП отличается большим богатством и разнообразием и включает 377 видов (из которых 236 являются специфическими), 147 родов (60 специфических) и 47 семейств (20 специфических); ЛФ ГП – 216 видов (75 специфических), 104 рода (17 специфических), 30 семейств (3 специфических).

По характеру высотного распространения выявленные таксоны образуют две основные группы: а) встречающиеся исключительно в высокогорных поясах (собственно высокогорные) – 190 видов; б) имеющие широкое распространение по высотному профилю и встре-

чающихся также в нижележащих поясах (общегорные виды) – 262 вида. В ЛФ ЛП собственно высокогорных видов – 157 (из них 129 специфичных) и 220 видов общегорных (108 специфичных); в ЛФ ГП собственно высокогорных – 61 вид (33 специфичных) и 155 видов общегорных (42 специфичных). Общих видов в группе «а» – 28 (уровень сходства 14%), в группе «б» – 113 (уровень сходства 51%). В субстратном отношении выделены две основные группы: а) обитающие на камнях (эпилиты) – 232 вида, из которых 33% являются общими для ЛФ ЛП и ГП; б) обитающие на почве (эпигейды) – 186 видов, из которых 43% – общие.

Сравнение систематической структуры ведущих семейств и родов ЛФ двух плато демонстрирует очень большое сходство, в основе которого, как мы считаем, лежат три главных фактора: а) известняковая основа слагающих горных пород; б) собственно высокогорная локализация; в) единое положение в системе Большого Кавказа. Анализ характера высотного распределения и субстратной приуроченности видов позволил установить, что сходство ЛФ ЛП и ГП обеспечивается за счет таксонов: а) имеющих широкое распространение по всему высотному профилю (включая нижележащие пояса); б) обитающих, главным образом, на почве и, отчасти, на каменистом субстрате. Максимальная доля общих видов (более 60%) достигается среди эпигейных лишайников общегорного распространения.

Специфика ЛФ двух плато обусловлена, в первую очередь, эпилитными видами лишайников, встречающимися исключительно в высокогорных поясах. Доля общих видов среди этих лишайников в ЛФ двух плато составляет менее 13%. Т. е. можно сказать, что с увеличением высоты над уровнем моря увеличивается специфичность ЛФ. При этом более специфичными становятся эпилиты. Среди дифференциальных таксонов в ЛФ каждого из плато выделяются своими яркими чертами две группы. 1) Аридные и теплолюбивые (ксероконтинентальные – сибирско-азиатские и ирано-туранские, а также отчасти субсредиземноморские) в ЛФ ГП – роды *Aspicilia*, *Flavoplaca*, *Glypholecia*, *Gyalolechia*, *Neocatapyrenium*, *Peltula*, *Thallinocarpon*, *Thyrea*, *Xanthoparmelia* и др. Гумидные и холоднолюбивые (атлантические, центрально- и североевропейские, но также субсредиземноморские) в ЛФ ЛП – представители семейств *Arthrographidaceae*, *Hymeneliaceae*, *Lecideaceae*, *Pannariaceae*, *Protothelenellaceae*, *Thelenellaceae*, *Thelocarpaceae*, *Verrucariaceae* и др., родов *Bacidia*, *Lecanora*, *Ochrolechia*, *Polysporina*, *Porpidia*, *Scytinium*, *Tetramelas* и др.

Таким образом, можно предположить, что собственно высокогорный компонент двух сравниваемых ЛФ имеет более выраженное независимое формирование. Наибольшее сходство по видам, имеющим широкое высотное распределение, может свидетельствовать в пользу более сильных связей ЛФ ЛП и ГП за счет широкоамплитудных видов, способных свободно расселяться не только по высотному градиенту, но и на значительные расстояния на соседние территории.

Различия в богатстве и разнообразии сравниваемых ЛФ связаны, помимо лучшей изученности, главным образом с большим разнообразием мест обитания в высокогорьях ЛП, обладающем большей площадью. При этом дифференциация, на наш взгляд, зависит от краевых положений изученных плато в системе Большого Кавказа и обусловлена особенностями атмосферного увлажнения регионов. Высокая влажность в районе ЛП обусловлена близостью Черного моря (40–55 км от береговой линии) с господствующим западным переносом влажных воздушных масс. Значительно более континентальный в целом климат ГП обусловлен большим удалением от Каспийского моря (более 70 км от береговой линии), при невыраженном восточном переносе менее влажных воздушных масс. Более того, ЛП значительно выступает на фоне окружающих сопредельных территорий и служит барьером для атмосферных фронтов (вследствие чего тут выпадает около 2000 мм осадков в год и более), тогда как ГП расположено внутри гор (Внутригорный Дагестан) и окружено примерно равными по высоте горными поднятиями, т. е. изолировано от окружающих пространств (соответственно, и осадков тут выпадает лишь 620 мм в год). Таким образом, формирование ЛФ ЛП находится под влиянием влажного горно-океанического климата, а ЛФ ГП – ксероконтинентального горно-аридного климата.

Исходя из того, что две сравниваемые ЛФ показывают высокий уровень специфичности, особенно в части собственно высокогорной компоненты, и, оценивая масштабы еще не обследованных высокогорий Кавказа, следует ожидать, что при достаточно высоком уровне изученности высокогорий на всем протяжении от Западного до Восточного Кавказа, ЛФ высокогорий Кавказа может достигать более 1000 видов лишайников.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность директору Горного ботанического сада ДНЦ РАН З.М. Асадулаеву и заместителю директора Кавказского государственного природного биосферного заповедника Н. Б. Ескину за помощь в организации полевых исследований. Выражаем признательность Я. Вондраку (Институт ботаники Чешской академии наук, Прухонице) за помощь при сборе и определении сложных видов рода *Caloplaca* s.l. и редактировании английского абстракта. Работа выполнена в рамках проекта «Лихенофлора Северного Кавказа: таксономическая структура, разнообразие, специфика, систематика отдельных таксонов и вклад в разнообразие лишайнофлоры России», поддержанного грантом РФФИ № 15-29-02396.

Литература (References)

1. *Malyshev L.I.* Floristic Spectra of the Soviet Union. In: History of Eurasian Flora and Vegetation. Leningrad: Nauka, 1972. P. 17–40 (in Russian). *Мальшев Л.И.* Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 17–40.
2. *Malyshev L.I.* Quantitative flora analysis: spatial diversity, level of species richness and representativeness of studies lots. Bot. zhurn. 1975. Vol. 60. № 11. P. 1537–1550 (in Russian). *Мальшев Л.И.* Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового состава и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 11. С. 1537–1550.
3. *Tolmachev A.I.* Introduction to the Geography of Plants. Leningrad: Leningrad State University Publ., 1974. 244 p. (in Russian). *Толмачёв А.И.* Введение в географию растений. Л.: ЛГУ, 1974. 244 с.
4. *Tolmachev A.I.* Methods of comparative floristics and problem of the florogenesis. Novosibirsk: Nauka, 1986. 196 p. (in Russian). *Толмачёв А.И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.
5. *Khokhryakov A.P.* Taxonomic spectra and their role in comparative floristics. Bot. Zhur. 2000. Vol. 85. № 5. P. 1–11 (in Russian). *Хохряков А.П.* Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 1–11.
6. *Kozhevnikov A.E.* Biological diversity of vascular plants of the Russian Far East: the main floristic and systematic parameters. Bulletin of the Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 2003. № 3. P. 39–53 (in Russian). *Кожевников А.Е.* Биологическое разнообразие сосудистых растений российского Дальнего Востока: основные флористико-систематические параметры // Вестник ДВО РАН, 2003. № 3. С. 39–53.
7. *Koroleva T.M., Zverev A.A., Katenin A.E., Petrovsky V.V., Pospelova E.B., Rebristaya O.V., Sekretareva N.A., Khitun O.V., Khodachek E.A., Chinenko S.V., Yurtsev B.A.* Longitudinal geographical structure of local and regional floras of the Asian Arctic. Bot. zhurn. 2008. Vol. 93. № 2. P. 193–220 (in Russian). *Королева Т.М., Зверев А.А., Катенин А.Е., Петровский В.В., Поспелова Е.Б., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Ходачек Е.А., Хитун О.В., Чиненко С.В., Юрцев Б.А.* Долготная географическая структура локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 2. С. 193–220.
8. *Morozova O.V.* Spatial trends in the taxonomic richness of the vascular plant flora. Biosphere, 2011. Vol. 3. № 2. P. 190–207 (in Russian). *Морозова О.В.* Пространственные тренды так-

сономического богатства флоры сосудистых растений // Биосфера, 2011. Т. 3. № 2. С. 190–207.

9. *Ignatov M.S.* Moss diversity patterns on the territory of the former USSR. *Arctoa*, 1993. Vol. 2. P. 13–47. *Игнатов М.С.* Особенности разнообразия флор мхов на территории бывшего СССР // *Arctoa*, 1993. Т. 2. С. 13–47.
10. *Konstantinova N.A.* The main features of the hepatic floras of the Holarctic North. Authoref. diss. ... doct. biol. sci. Moscow, 1998. 35 p. (in Russian). *Константинова Н.А.* Основные черты флор печеночников Севера Голарктики. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М., 1998. 35 с.
11. *Afonina O.M.* The bryoflora of the Chukotka region. Authoref. diss. ... doct. biol. sci. Saint Petersburg, 2000. 46 p. (in Russian). *Афонина О.М.* Бриофлора Чукотки. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 2000. 46 с.
12. *Bakalin V.A.* Flora and phytogeography of the hepatics (Marchantiophyta, Anthocerotophyta) of Kamchatka and adjacent islands. Authoref. diss. ... doct. biol. sci. Vladivostok, 2008. 41 p. (in Russian). *Бакалин В.А.* Флора и фитогеография печеночников (Marchantiophyta, Anthocerotophyta) Камчатки и прилегающих островов. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Владивосток, 2008. 41 с.
13. *Bakalin V.A.* Hepatic Diversity Patterns in the Russian Far East. *Botanica Pacifica*, 2013. Vol. 2. № 1. P. 35–42.
14. *Ah-Peng C., Wilding N., Kluge J., Descamps-Julien B., Bardat J., Chuah-Petiot M., Strasberg D., Hedderson T.A.J.* Bryophyte diversity and range size distribution along two altitudinal gradients: Continent vs. island. *Acta Oecologica*, 2012. Vol. 42. P. 58–65.
15. *Fedosov V.E.* The basic regularities of differentiation of the bryoflora of Holarctic on example of south-eastern Taimyr. Authoref. diss. ... doct. biol. sci. Moscow, 2014. 51 p. (in Russian). *Федосов В.Э.* Основные закономерности дифференциации бриофлоры гопоарктики на примере юго-восточного Таймыра. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М., 2014. 51 с.
16. *Novozhilov Y.K.* Muxomycetes (class *Muxomycetes*) of Russia: taxonomical composition, ecology and geography. Authoref. diss. ... doct. biol. sci. Saint Petersburg, 2005. 48 p. (in Russian). *Новожилов Ю.К.* Миксомицеты (класс *Muxomycetes*) России: таксономический состав, экология и география. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 2005. 48 с.
17. *Shiryayev A.G.* Spatial heterogeneity of the species composition of a clavarioid fungi's complex in the Eurasian Arctic. *Contemporary problems of ecology*, 2013. Vol. 6. № 4. P. 381–389.
18. *Shiryayev A.G., Mukhin V.A.* Clavarioid-type fungi of Svalbard: their spatial distribution in the European High Arctic. *North American Fungi*, 2010. Vol. 5. № 5. P. 67–84.
19. *Golubkova N.S.* Analysis of the Lichen Flora of Mongolia. Leningrad: Nauka, 1983. 248 p. (in Russian). *Голубкова Н.С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
20. *Makarova I.I.* The lichen flora of the west of Chukotka peninsula. Authoref. diss. ... cand. biol. sci. Leningrad, 1979. 21 p. (in Russian). *Макарова И.И.* Флора лишайников запада Чукотского полуострова. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 21 с.
21. *Andreev M.P.* The lichen flora and lichen synusia of Anyui Highlands. Authoref. diss. ... cand. biol. sci. Leningrad, 1980. 23 p. (in Russian). *Андреев М.П.* Флора лишайников и лишайниковые синузии Анюйского нагорья. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 23 с.
22. *Makryi T.V.* The Lichens of the Baikal Range. Novosibirsk: Nauka. Sib. branch, 1990. 200 p. (in Russian). *Макрый Т.В.* Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1990. 200 с.
23. *Vedeneev A.M.* The lichen flora of the Volgograd region. Authoref. diss. ... cand. biol. sci. Saint Petersburg, 2001. 27 p. (in Russian). *Веденеев А.М.* Флора лишайников Волгоградской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 27 с.
24. *Merkulova O.S.* Lichens of the steppe zone of Southern Ural Mountains and adjacent areas. Authoref. diss. ... cand. biol. sci. Saint Petersburg, 2006. 23 p. (in Russian). *Меркулова О.С.* Ли-

шайники степной зоны Южного Урала и прилегающих территорий. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 23 с.

25. *Novruzov V.S.* Florogenetical analysis of lichens of the Great Caucasus and questions of their protection. Baku: Elm, 1990. 324 p. (in Russian). *Новрузов В.С.* Флорогенетический анализ лишайников Большого Кавказа и вопросы их охраны. Баку: Элм, 1990. 324 с.
26. *Urbanavichus G.P.* Ural Mountains and its significance in the diversity of lichenflora of Russia. Plant World Biodiversity of the Urals and adjacent territories. Proc. All-Russian Confer. Ekaterinburg, 2012. P. 305–306 (in Russian). *Урбанавичюс Г.П.* Урал и его значение в разнообразии лишайнофлоры России // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: Матер. Всеросс. конфер. Екатеринбург, 2012. С. 305–306.
27. *Grube M.* From phytogeography to Phylogeography. International Lichenological Newsletter, 2002. Vol. 35. № 2. P. 58–60.
28. *Lumbsch T.H., Buchanan P.K., Way T.W., Mueller G.M.* Phylogeography and biogeography of fungi. Mycological Research, 2008. Vol. 112. P. 423–424.
29. *Printzen C.* Uncharted terrain: the Phylogeography of Arctic and boreal lichens. Plant Ecology & Diversity, 2008. Vol. 1. № 2. P. 265–271.
30. *Otálora M.A.G., Martínez I., Aragón G., Molina M.C.* Phylogeography and divergence date estimates of a lichen species complex with a disjunct distribution pattern. American Journal of Botany, 2010. Vol. 97. № 2. P. 216–223.
31. *Leavitt S.D., Divakar P.K., Ohmura Y., Wang L.S., Esslinger T.L., Lumbsch T.H.* Who's getting around? Assessing species diversity and Phylogeography in the widely distributed lichen-forming fungal genus *Montanelia* (Parmeliaceae, Ascomycota). Molecular Phylogenetics and Evolution, 2015. Vol. 90. P. 85–96.
32. *Dettki H., Esseen P.A.* Epiphytic macrolichens in managed and natural forest landscapes: a comparison at two spatial scales. Ecography, 1998. Vol. 21. P. 613–624.
33. *Friedel A., Oheimb G., Dengler J., Härdtle W.* Species diversity and species composition of epiphytic bryophytes and lichens – a comparison of managed and unmanaged beech forests in NE Germany. Feddes Repertorium, 2006. Vol. 117. № 1-2. P. 172–185.
34. *Nimis P.L.* Epiphytic lichen vegetation in the Lumiei-Valley (Carnian Alps). Gortania, 1981. Vol. 3. P. 123–142.
35. *Nimis P.L.* Phytogeography and ecology of epiphytic lichens at the southern rim of the clay belt (N-Ontario, Canada). The Bryologist, 1985. Vol. 88. P. 315–324.
36. *Bilovitz P.O., Wallner A., Tutzer V., Nascimbene J., Mayrhofer H.* Terricolous lichens in the glacier forefield of the Gaisbergferner (Eastern Alps, Tyrol, Austria). Phytion, 2014. Vol. 54. № 2. P. 235–243.
37. *Lücking R.* Foliicolous lichens and their lichenicolous fungi from Ecuador, with a comparison of lowland and montane rain forest. Willdenowia, 1999. Vol. 29. P. 299–335.
38. *Grytnes J.A., Heegaard E., Ihlen P.G.* Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. Acta Oecologica, 2006. Vol. 29. P. 241–246.
39. *Nascimbene J., Thor G., Nimis P.L.* Habitat types and lichen conservation in the Alps: Perspectives from a case study in the Stelvio National Park (Italy). Plant Biosystems, 2012. Vol. 146. № 2. P. 428–442.
40. *Sipman H., Raus T.* A lichenological comparison of the Paros and Santorini island groups (Aegean, Greece), with annotated checklist. Willdenowia, 1999. Vol. 29. P. 239–297.
41. *Seaward MRD., Aptroot A.* The lichen flora of the Chagos Archipelago, including a comparison with other island and coastal tropical floras. Tropical Bryology, 2000. Vol. 18. P. 185–198.
42. *Bültmann H.* Diversity and similarity of lichen floras of countries along a south-north gradient from Italy to Greenland. Annali di Botanica (Roma), 2010. Vol. 10. P. 1–9.
43. *Fesun M.E.* Comparative taxonomic analysis of the biological diversity of the Western and Eastern Caucasus. Young scientist, 2012. Vol. 4. P. 128–131. (in Russian). *Фесун М.Е.* Срав-

- нительный таксономический анализ биологического разнообразия Западного и Восточного Кавказа // Молодой ученый, 2012. № 5. С. 128–131.
44. *Litvinskaya S.A.* Flora of the Western Ciscaucasia and the north-western part of the Greater Caucasus and its specificity. Botanical Herald of the North Caucasus, 2015. № 1. P. 56–67 (in Russian). *Литвинская С.А.* Флора Западного Предкавказья и северо-западной части Большого Кавказа и ее специфика. Ботанический Вестник Северного Кавказа, 2015. № 1. С. 56–67.
45. *Litvinskaya S.A., Murtazaliev R.A.* The Caucasus element within the flora of the Russian Caucasus: geography, zoology, ecology. Krasnodar: Prosveshenie-Yug, 2009. 439 p. (in Russian). *Литвинская С.А., Муртазалиев Р.А.* Кавказский элемент во флоре Российского Кавказа: география, зоология, экология. Краснодар, 2009. 439 с.
46. *Murtazaliev R.A., Litvinskaya S.A.* Analysis of endemism of flora of the Russian part of the Caucasus. Abstracts of the International Conference: Biological and humanities resources development of mountain regions. Makhachkala, 2009. P. 143-145. (in Russian). *Муртазалиев Р.А., Литвинская С.А.* Анализ эндемизма флоры Российской части Кавказа // Мат-лы Межд. научн. конф. «Биологические и гуманитарные ресурсы развития горных регионов». Махачкала, 2009. С. 143–145.
47. *Murtazaliev R.A.* Analysis of endemics of flora of the Eastern Caucasus and especially their distribution // Herald of Dagestan scientific center RAS, 2012. № 47. P. 81–85. (in Russian). *Муртазалиев Р.А.* Анализ эндемиков флоры Восточного Кавказа и особенности их распространения // Вестник Дагестанского научного центра РАН, 2012. № 47. С. 81–85.
48. *Omarova S.O., Abachev K.Yu., Magomedova M.A.* Comparative analysis of limestone plateau floras of the Inner Dagestan // Bot. zhur., 2007. Vol. 92. № 11. P. 1681–1691 (in Russian). *Омарова С.О., Абачев К.Ю., Магомедова М.А.* Сравнительный анализ флор известняковых плато внутреннего Дагестана // Бот. журн., 2007. Т. 92. № 11. С. 1681–1691.
49. *Bondarenko S.V.* Geographical analysis of flora of high-altitude belts of river Belaya basin (the Western Caucasus). Vestnik of St. Petersburg State University. Series 3. Biology, 2009. № 2. P. 34–38 (in Russian). *Бондаренко С.В.* Географический анализ флоры высотных поясов бассейна реки Белой (Западный Кавказ) // Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология, 2009. № 2. С. 34–38.
50. *Ismailov A.B., Urbanavichus G.P.* The lichen flora of the Gunib plateau. Makhachkala, 2014. 270 p. (in Russian). *Исмаилов А.Б., Урбанавичюс Г.П.* Лихенофлора Гунибского плато. Махачкала, 2014. 270 с.
51. *Urbanavichus G., Urbanavichene I.* An inventory of the lichen flora of Lagonaki Highland (NW Caucasus, Russia). Herzogia, 2014. Bd 27. Hf 2. P. 285–319.
52. *Vondrák J., Ismailov A., Urbanavichus G.* Teloschistaceae lichens in Dagestan, an eastern part of the Caucasian biodiversity hot-spot. Nova Hedwigia, 2016. (in press).
53. *Urbanavichus G.P.* Specific features of lichen diversity of Russia. Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya, 2011. № 1. P. 66–78 (in Russian). *Урбанавичюс Г.П.* Особенности разнообразия лихенофлоры России // Известия РАН. Сер. геогр., 2011. № 1. С. 66–78.