МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
ФГБОУ ВО «Тувинский государственный университет»
Естественно-географический факультет
Кафедра биологии и экологии

Выпускная квалификационная работа

(бакалаврская работа)

Лишайники смешанного леса на окрестности с. Усть-Бурен

Работа допущена к защите	Студентки 5 курса 4 группы направления подготовки 06.03.01 «Биология» Очной формы обучения
Зав. кафедрой биологии и экологии	
Доржу Ч.М. _____ (подпись)	
Работа защищена «__» _____ 20__ г. С оценкой _____	<u>Лодай-оол Ванессы Владиславовны</u> ФИО _____ (подпись)
Председатель ГЭК _____ (подпись)	«__» _____ 20__ г.
Члены комиссии _____ _____ _____ (подписи)	Научный руководитель: Назын Ч.Д., доцент, к.б.н. _____ (подпись)

Кызыл – 2020 г.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА I. Теоретическая часть. Строение лишайников.....	5
1.1. Строение лишайников. Внешнее строение таллома.....	5
1.2. Анатомическое строение таллома.....	10
1.3. Размножение лишайников.....	12
1.4. Распространение и экологические группы лишайников.....	23
1.5. Хозяйственное значение лишайников.....	25
ГЛАВА II. Материалы и методы исследований.....	27
2.1. Методы исследования лишайников.....	27
2.2. Сбор лишайников и создание коллекции лишайников.....	27
ГЛАВА III. Таксономический состав лишайников смешанного леса окрестности с. Усть-Бурен.....	30
3.1. Физико-географическая характеристика смешанного леса окрестности с. Усть-Бурен.....	30
3.2. Анализ систематической структуры лишайников.....	36
3.3. Экологический анализ.....	39
ВЫВОДЫ.....	43
Литература.....	44
Приложение	47

Введение

Одной из важнейших проблем, которая существует в настоящее время, является изучение и сохранение биологического разнообразия в планетарном масштабе. Проведение исследования биологического разнообразия любой территории земного шара – вершина для реализации всей совокупности ботанических и экологических исследований. Изучением видового разнообразия высших сосудистых растений занимаются многие ученые, а вот лишенобиоте уделяется недостаточный интерес. Они представляют собой крайне своеобразную группу споровых растений, состоящую из двух компонентов гриба и водоросли, живущих совместно и образующих один целостный организм, обладающий иными, чем гриб и водоросль отдельно, морфологическими, анатомическими, физиологическими и экологическими свойствами.

Изучение лишайников Тувы является актуальным, их видовое разнообразие мало изучено, особенно лишайники смешенного леса, они интересны, как биоиндикаторы окружающей среды. Согласно, изученных нами данных исследования, касающиеся лишайников в Туве проведены учеными ЦСБС СО РАН Седельниковой Н.В. по высокогорьям и тундрам Тоджи, Сангилен [20, с. 89], в Убсунурской котловине [21, с. 274], на хребтах Западный и Восточный Танну-Ола [5, с. 183], Акад. Обручева [19, с. 176], Монгун-Тайга [23, с. 183]. Следует подчеркнуть, что для всей Тувы до исследований Седельниковой Н.В. приводился 21 вид лишайников. С.В. Кравчук [8, с. 27], а позднее М.П. Журбенко в соавторстве с Т.Н. Отнюковой опубликовал список лишенофильных грибов из 16 видов, 13 из которых в Туве прежде не были знакомы [15, с. 21], настоящее время по научным данным насчитывают 1325 вид лишайников в Туве.

Целью работы является изучение видового разнообразия лишайников смешанного леса окрестности с. Усть-Бурен .

Для достижения поставленной цели нами были поставлены следующие **задачи:**

1. Собрать лишайники с различных субстратов в разных фитоценозах;
2. Выявить видовой состав лишайнофлоры смешанного леса на окрестности с. Усть-Бурен;
3. Определить систематическую и биоморфологическую структуру лишайников.
4. Составить коллекцию гербариев лишайников.

Структура и объем работы. Выпускная квалификационная работа состоит из введения, трех глав, заключения, списка литератур, приложения.

ГЛАВА I. Теоретическая часть. Строение лишайников.

1.1. Строение лишайников. Внешнее строение таллома

Лишайники представляют своеобразную группу комплексных организмов, тело которых всегда состоит из двух компонентов – гриба и водоросли. В настоящее время лихенология (лат. Lichen – лишайник) – наука о лишайниках – изучает сложный комплекс проблем, связанных с возникновением, филогенией, строением, систематикой, биохимией, физиологией, распространением и экологией лишайников [2, с. 495].

Характерный признак лишайников – симбиотическое сожительство двух разных организмов – гетеротрофного гриба (микобионт) и автотрофной водоросли (фикобионт).

Лишайниковое сожительство, характеризуется, постоянным и исторически выработавшимся, а не случайным, кратковременным. В природе бывают такие случаи, когда гриб и водоросль образуют временное смешанное скопление, но это еще не лишайник. На сегодняшний день в лишайнике гриб и водоросль вступают в тесные взаимоотношения, грибной компонент окружают водоросли и возможно даже проникать в их клетки [9, с. 245].

Лишайники образуют особые морфологические типы, жизненные формы, не встречающиеся отдельно у слагающих лишайниковое слоевище грибов водорослей, то есть лишайники прошли исторический длительный формообразующий процесс на основе симбиоза, приведший к формированию специфических морфологических форм внешнего и внутреннего строения.

Для лишайников в целом и каждого из их компонентов в отдельности характерен особый тип метаболизма. Физиология гриба и водоросли в слоевище лишайника во многом отличается от физиологии свободно живущих грибов и водорослей.

По внешнему виду различают три типа талломов лишайников: накипные, листоватые, кустистые; эти типы связаны между собой переходными формами [2, с. 495- 529].

Таллом **накипных лишайников** имеет вид корочки, плотно сросшийся с субстратом – корой деревьев, обнаженной древесиной, поверхностью скал и камней. Толщина корочки очень различна. Она может быть весьма тонкой и иметь вид еле заметной накипи или порошкообразного налета. Накипные талломы небольших размеров, их диаметр составляет всего несколько миллиметров или сантиметров, но иногда может достигать и 20-30 см. Накипные талломы плотно срастаются с субстратом сердцевинными гифами. Но у некоторых лишайников прикрепление к субстрату происходит с помощью подслоевища.

Наиболее примитивный вид накипного таллома – таллом в виде тонкого порошкообразного налета. Оно носит название лепрозного. Такие талломы состоят из скоплений отдельных комочков – клубочков водорослей, окруженных грибными гифами [10, с. 128].

Примитивно устроены так же накипной таллом в виде отдельных разбросанных бородавочек или зернышек. Водоросли в такой бородавочке не разбросаны по всей толще и обычно отсутствуют в ее нижней части, а в верхней части бородавочки можно заметить скопление гиф, напоминающее коровой слой. Высоко организованный накипной таллом имеет вид сплошной плотной корочки. Такие талломы имеют дифференцированную структуру: на поперечном срезе здесь можно различить коровой слой, слой водоросли и сердцевину. Нередко таллом бывает поделено мелкими трещинками на отдельные площадочки носят название – ареол, а сами талломы называют ареолированными. Лишайники с ареолированной структурой таллома произрастают только на субстрате – камне. Такая структура таллома накипных

лишайников является приспособлением к перенесению резких колебаний температуры [16, с. 256].

Все перечисленные типы накипных лишайников являются однообразно-накипными. Дальнейшее усложнение в структуре накипных лишайников происходит путем образования переходов к листоватым формам. Переходной формой между накипными и листоватыми лишайниками является чешуйчатый таллом. Чешуйки менее плотно срастаются с субстратом и их можно легко отделить от субстрата. Чаще они прикрепляются отдельными тонкими гифами [16, с. 256].

В зависимости от субстрата среди накипных лишайников различают несколько экологических групп: эпипитные, развивающиеся на поверхности горных пород; эпифлеодные – на корках деревьев и кустарников; эпичейные – на поверхности почвы; эпиксильные – на обнаженной гниющей древесине [3, с. 187].

Листоватые лишайники

Таллом листоватых лишайников имеет вид листовидной пластинки, горизонтально распростертой на субстрате. Наиболее характерна для него округлая форма, которая обусловлена горизонтально-радиальным ростом гиф.

Наиболее простой таллом листоватых лишайников имеет вид одной крупной округлой листовидной пластинки, достигающей в диаметре 10-20 см. Такая пластинка нередко бывает плотной, кожистой. Таллом, состоящий из одной пластинки, носит название монофильного. Монофильный пластинчатый обычно прикрепляется к субстрату только в своей центральной части, с помощью толстой короткой ножки – гомфы. Иногда такие талломы состоят не из одной, а из нескольких листовидных пластинок, и тогда их называют полифильными [9, с. 245].

Характерной особенностью листоватого слоевища лишайников является его дорсовентральное строение, при котором верхняя поверхность отличается по строению и окраске нижней. Верхняя поверхность таллома листоватых лишайников бывает ровной, волнистой, ямчатой, голой, глянцевитой или матовой, нередко шероховатой. Нижняя поверхность также разнообразна по своему строению, но ее характерной особенностью является то, что она почти всегда образует органы, с помощью которых листоватый лишайник прикрепляется к субстрату [3, с. 187].

У огромного большинства листоватых лишайников на нижней стороне таллома образуются особые органы прикрепления – ризоиды, резины или гомф. В отличие от накипных лишайников у листоватых форм талломах существует четкая дифференциация анатомических слоев. Под микроскопом на поперечных таких талломах можно различить 4 хорошо дифференцированных слоя: верхний коровой слой, слой водорослей, сердцевину и нижний коровой слой [7, с. 268].

Кустистые лишайники

Таллом кустистых лишайников имеет вид прямостоячего или повисающего кустика, реже неразветвленных прямостоячих выростов. По организационному уровню кустистые лишайники представляют высший этап развития таллома. У кустистых лишайников наблюдается вертикально направленный рост гиф и верхушечный рост таллома. Это лишайники обычно прикрепляются к субстрату только небольшим участком нижней части таллома. Прямостоячие напочвенные лишайники чаще всего прикрепляются к почве тонкими нитевидными ризонтами. Прикрепление повисающих талломов кустистых лишайников к коре дерева или поверхности скал происходит с помощью псевдогомфа [11, с. 221].

Среди кустистых лишайников различают талломы с плоскими и округлыми лопастями. Более примитивным типом строения является таллом с

плоскими лопастями. Эти талломы ближе всего стоят к листоватым лишайникам, среди них имеются многочисленные переходные формы между листоватыми и кустистыми лишайниками. У кустистых талломов с плосколинейными лопастями нередко наблюдается дорсовентральное строение. Такое строение имеет вид рыхлой дернинки высотой до 10 см и образовано плоскими, местами желобчато свернутыми лопастями. На поперечном срезе этих лопастей можно различить не 4, а 5 анатомических слоев. Помимо верхнего и нижнего коревых слоев, слоя водорослей и сердцевины, у этого лишайника имеется еще один слой водорослей, расположенный над нижней корой таллома [3, с. 187].

Далее в эволюционном развитии кустистых лишайников намечается переход к радиальной структуре таллома. Это происходит прежде всего через свертывание плоских лопастей в трубочку [18, с. 155].

Своеобразной переходной формой между листоватыми и кустистыми лишайниками являются талломы видов рода Кладония (*Cladonia*) – широко распространенных на почвенных кустистых лишайниках. По своему строению эти талломы считаются уже радиально-кустистыми. У большинства представителей рода кладония тело образовано двумя типами талломов: горизонтальным – чешуйчатым, реже бородавчатым и вертикальным – различной формы выростами или кустиками, растущими вверх от чешуек [28, с. 116].

У крупных кустистых лишайников иногда развиваются в условиях тундр и высокогорий добавочные прикрепительные органы, с помощью которых они прирастают к листьям осок, злаков к веточкам карликовых берез и другим кустарничкам. Эти дополнительные органы называют гаптерами, которые могут появиться из любой части таллома. В результате, лишайники в суровых условиях высокогорных и северных тундр защищают себя от отрыва сильными ветрами и бурями.

1.2. Анатомическое строение таллома (грибы и водоросли, входящие в состав таллома лишайников)

В зависимости от анатомического строения таллома различают два основных структурных типа: *гомеомерный* таллом, в котором водоросли размещены более или менее равномерно, и *гетеромерные*, когда водоросли образуют обособленный слой. Гомеомерную структуру имеют более примитивные лишайники. К ним относятся в основном слизистые лишайники, фикобионтом которых служат преимущественно сине-зеленые водоросли. На поперечном срезе такого таллома под микроскопом видно, что оно образовано беспорядочными переплетениями гиф гриба, между которыми распределены клетки или цепочки водорослей. Типичными представителями слизистых лишайников являются виды коллема (*collema*), лептогиум (*leptogium*), имеющие в сухом состоянии вид черноватых пленок. При увлажнении они сильно разбухают, становясь зеленоватыми или грязно-зеленоватыми [30, с. 687].

подавляющее большинство лишайников имеют гетеромерную структуру с четкой дифференциацией на слои. В этом случае усложнение морфологического типа анатомической структуры происходило параллельно. Так, у более примитивных накипных лишайников таллом дифференцирован на три слоя: коровой, водорослевой и сердцевинной. У листоватых: верхний коровой, водорослевый, сердцевинный и нижний коровой. Кустистые лишайники с наиболее высоко организованным морфологическим типом имеют радиальную структуру [17, с. 77].

Коровой слой выполняет в жизни лишайников две основные функции: защитную и укрепляющую. Он защищает внутренние слои таллома от внешних воздействий, прежде всего водоросли от чрезмерного солнечного освещения.

Коровой слой выполняет и механическую функцию, и поэтому гифы, образующие кору, довольно плотно скреплены выделяемой ими желатиной.

У некоторых представителей из более высокоорганизованных лишайников появляется кроющая плектенхима – коровой слой. Существует разные типы плектенхим. К ним относятся параплектенхима, в которой гифы разделены на довольно короткие, прижатые друг к другу клетки, с длиной, в 2-3 раза превышающей их ширину.

В прозоплектенхиме гифы разделены на значительно более вытянутые клетки, длина которых более чем в три раза превышающей их ширину. Коровой слой может быть образован палисадной плектенхимой, гифы которой располагаются параллельно и выходят под прямым углом к поверхности таллома.

У некоторых кустистых лишайников, особенно представителей рода алектория (*alectoria*), уснеа (*usnea*) коровой слой представлен волокнистой плектенхимой, гифы которой тянутся параллельно к поверхности таллома [14, с. 132].

Все указанные формы плектенхим выработались в процессе эволюции для выполнения укрепляющей функции и дают возможность лишайникам противостоять ветрам, ударам дождя, снега и другим механическим воздействиям.

Слой водорослей у подавляющего большинства лишайников располагается под корой. Он довольно тонкий, а отдельные клетки размещены в этом слое так, что они находятся почти в одинаковых условиях освещения для выполнения ассимилирующей функции. Гифы гриба, примыкающие к водорослевой зоне, - тонкостенные и лежат обычно рыхло, чтобы не затруднить газообмен.

Сердцевинный слой значительно толще корового и водорослевого, но толщина его изменчива и зависит от различных факторов. Как правило, он состоит из бесцветных гиф, но от кристаллов и зернышек, отлагающихся на их поверхности, сердцевина может быть окрашена в сероватый или желтоватые цвета.

Различают рыхлую, компактную и параплектенхимную сердцевину. Основной функцией сердцевинного слоя является проведение воздуха к клеткам водорослей, содержащим хлорофилл.

На нижней поверхности таллома могут наблюдаться небольшие углубления – цифеллы, в образовании которых участвуют и коровой и сердцевинный слои. Край цифелл резко ограничен. Полость цифеллы, выстланная рыхлой плектенхимой, также помогает осуществлению газообмена.

В процессе эволюции в сердцевинном слое кустистого таллома возникли отдельные плотные тяжи, состоящие из плотно срастающихся друг с другом толстостенных гиф. У некоторых видов эти хрящеватые тяжи сливаются в один эластичный центральный тяж, который не всегда бывает равномерно плотным. Особого развития центральный тяж достигает у усней, у которых он называется центральным цилиндром. Тяж этот очень прочен и может выдерживать значительную нагрузку [26, с. 66].

1.3. Размножение лишайников (органы спороношения лишайников)

Для лишайников характерны три типа размножения: половое, бесполое и вегетативное. В результате полового и бесполого размножения, в котором участвует лишь микобионт, образуются споры; вегетативное размножение осуществляется с помощью фрагментов таллома, а также особых образований – соредий и изидий [24, с. 506].

Половое размножение

При половом размножении на талломах лишайников в результате полового процесса формируются половые спороношения в виде плодовых тел. При изучении развития плодовых тел было обращено внимание на то, что у большинства видов лишайников обычно в зоне водорослей, реже в

сердцевинном слое закладывается архикарп – женский половой орган. Архикарп – многоклеточный орган, состоящий из двух частей: нижний – аскогоны, спирально закрученной 10-12 – клеточной гифы, от которого вверх отходит тоненькая гифа трихогина. Трихогина растет, проходит водорослевый слой, затем коровой и выходит на поверхность таллома небольшой клейкой верхушкой [25, с. 859].

Некоторым ученым удалось наблюдать, как в трихогине прилипают приносимые ветром пикноконидии. Содержимое пикноконидиев вскоре переходило в трихогину. Через некоторое время после этого начинал разрастаться аскогон, из клеток которого вырастали аскогенные гифы. Все это позволило считать пикноконидии мужскими половыми клетками.

Пикноконидии - небольшие бесцветные клетки палочковидной, овальной, игловидной формы, прямые и изогнутые. Они образуются в замкнутых вместилищах овальной или шаровидной формы, с небольшим отверстием наверху. Эти вместилища – пикнидии – закладываются на верхней поверхности таллома, на кончиках лопастей, веточек, по краю кубков и заметны в виде черных или красноватых точек. Наиболее вероятно предположение, что у некоторых лишайников пикноконидии выполняют функцию мужских половых клеток, но у большинства видов они потеряли ее, являясь спорами бесполого размножения.

В результате оплодотворения развивается плодовое тело лишайника. Это длительный процесс, протекающий от 4 до 10 лет. Сформировавшееся плодовое тело является многолетним, способным продуцировать споры ряд лей.

Большинство лишайников образуют открытые плодовые тела – апотеции, напоминающие по форме маленькие диски или блюдца. Апотеции формируются на верхней поверхности таллома. У некоторых лишайников апотецию имеют вид пятен, иногда разветвленных в виде звезд. В апотециях

можно различить центральную часть – плоский диск и периферическую – округлый выпуклый валик, окружающий диск [29, с. 77].

Плодущей частью апотеция является диск. На его поверхности развивается плодущий слой, который носит название гимениального. Он образован вертикально стоящими сумками со спорами и расположенными между ними бесплодным гифами – парафизами. Парафизы – тонкие, нитевидные гифы, простые или разветвлённые, со свободными верхними концами. Они служат для защиты сумок со спорами. По высоте они обычно несколько постигают сумки, а их свободный верхний конец бывает булавовидно утолщен. Эти утолщенные вершинки образуют защитный слой, который называют эпителием. Под гимениальным слоем расположен гипотеций – слой, состоящий из плотно переплетённых гиф.

Лецидеевые апотеции образуют только собственный край, который представляется как бы краевым загибом самого диска и не отличается от последнего цветом. Собственный край никогда не содержит водорослей, состоит из плотно прилегающих друг к другу, обычно темно окрашенных гиф.

Биаторовые апотеции очень похоже на лецидеевые, но под основным эксципулом часто содержит водоросли, а гипотецит и эксципул у них обычно светлая [17, с. 77].

Незначительное количество лишайников, в основном графидовые, образуют открытые плодовые тела, отличающиеся от апотециев очень вытянутой, линейной формой. Они называются гастеротециями, а их узкие диски, имеющие вид штрихов или разветвленных линий, могут быть окружены собственным, а то и слоевищным сильно выступающим краем.

Для многих лишайников характерны закрытые плодовые тела – перитеции, имеющий вид небольшого кувшина с выводным отверстием наверху. Через выводное отверстие зрелые споры выбрасываются наружу.

Перитеции бывают погруженными в слоевище, а если слоевище гирофлеодное или эндолитное, то субстрат, выдаваясь только верхушкой, или поверхностными, полностью выступающими плодоношениями над поверхности таллома. Иногда перитеции могут иметь шаровидную, коническую, а также уплощенную форму, а окрашены они чаще в черный цвет. На срезе перитеции имеют три слоя, которые чаще не различают, обозначая одним термином – эксцикул. Эксцикул или пирении, - внутренний слой перитеции никогда не содержит водорослей. Он обычно темно окрашенный, изредка светлый; этот слой непосредственно окружает центр перитеции, то есть его ядро. Имеется еще внешний слой – инволюкр, состоящий из бесцветных плотно соединенных гиф, но он образуется не у всех видов. У тонкого до толстого; оно, как правило, окрашено в темный цвет. Есть половинчатые перитеции, развитые лишь по бокам и вверху, и цельные, развитые со всех сторон. Бывает, что несколько перитециев сливаются, сохраняя при этом каждый свое выводное отверстие, образуя сложный перитеции [4, с. 332].

По строению споры имеют двойную оболочку, но некоторые виды имеют слизистую оболочку. Очень разнообразна форма спор: эллипсоидное, шаровидное, яйцевидное, палочковидное, игловидное. Среди них есть одноклеточные, двухклеточные и многоклеточные споры.

По мере созревания споры выбрасываются из сумок. Этот процесс выхода спор называют спороляцией. Освобождение спор из сумок происходит неравномерно и связано обычно с погодными условиями. Немало спор, выброшенных из сумок, погибает. Но попав в благоприятные условия, спора прорастает.

Немало спор, выброшенных из сумок, погибает. Но оказавшись в благоприятные условия, спора прорастает.

Бесполое размножение

Для бесполого размножения лишайников характерно образование пикноконидий, стилоспор и конидий, являющихся спорами экзогенного происхождения. Как уже отмечалось, пикноконидии развиваются в особых образованиях – пикнидиях, которые полностью погружены в слоевище. Пикнидии встречаются довольно часто, особенно на слоевищах листоватых и кустистых лишайников, где они могут размещаться по всему таллону либо на лучше освещенных участках, по краю слоевища и на верхушках кустиков.

Иногда в пикнидиях развиваются крупные, многоклеточные бесцветные или буроватые споры, называемые стилоспорами. По своим размерам они значительно превышают мелкие одноклеточные пикноконидии [6, с. 28].

Очень редко у лишайников образуются конидии. Если у грибов образование конидий связано с необходимостью быстрого размножения в вегетативный период, у долголетних лишайников необходимость в этом отпало. Существует предположение, что в связи с особенностями жизни лишайниками вообще утрачено способность к размножению спорами, возникшими бесполом путем.

Вегетативное размножение

Очень часто размножение лишайников осуществляется кусочками, или фрагментами, слоевища. Особенно широко распространен этот способ у высокоорганизованных листоватых и кустистых лишайников. В сухую погоду ветер, человек и животное способствуют распространению кусочков талломов, которые, попав в благоприятные условия, разрастаются, образуя новые талломы. Фрагментами размножаются накипные лишайники, среди которых особенно легко отрываются участки таллома у липрозных форм с рыхлой структурой [1, с. 504].

У ареолированных лишайников в результате постоянных напряжений таллома, вызванных резкими колебаниями, температуры, в конце концов происходит отрыв ареол от камня. Эти ареолы, попав в благоприятные условия, разрастаются, образуя новые талломы.

Кроме фрагментации, вегетативное размножение может осуществляться соредиями и иридиями, образование которых свойственно, в основном, высокоорганизованным формам

Соредии – это очень маленькие шаровидные тельца, состоящие из одной или нескольких клеток, водорослей, окруженных сплетением гиф гриба. В отличие от спор, соредии представляют собой более совершенный способ размножения. Попав в благоприятные условия, соредия быстро растет, развивая новый таллом [10, с. 128].

Соредии образуются под верхней корой в зоне водорослей. Сформировавшись, они разрывают кору и выходят на поверхность. Они могут рассеиваться почти по всей поверхности таллома в виде беловатой, желтоватой или зеленовато-сероватой, мучнистой или зернистой массы, а иногда образуют скопление определенной формы. Рассеянные по всему слоевищу не имеющие определенной формы соредиозные образования называют диффузными соралиями. Определенной формы скопления соредиев различают по типам, среди которых наиболее распространены губовидные, головчатые, шлемовидные сорали [13, с. 277].

Изидии – небольшие радио образной формы выросты слоевища, состоящие, как и соредии, из клеток водорослей, окруженных сплетениями гиф гриба, но в отличие от соредий покрытые коровым слоем. Возникают изидии в следствие выпячивания верхней коры таллома, в основном у высокоорганизованных форм. Типы изидии разнообразны, и наиболее распространены зернистые, бородавковидные, коралловидные, цилиндрические и чешуйковидные изидии. Иногда в изидии могут прорасти

соредии. Такие изидии в связи с их происхождением называют соредиальными. Существуют переходные формы между изидиями и соредиями, и, в некоторых случаях, когда обертка гиф гриба вокруг водорослей у соредий уплотняется несколько сильнее, да еще приобретает более темную окраску, чем таллома. Обломанные или оторванные от таллома изидии попадая в благоприятные условия, разрастаются в новые слоевища, хотя роль этих вегетативных органов размножения лишайников значительно меньше, чем соредии, ведь изидии обламываются значительно труднее чем отрываются от слоевища соредий [5, с. 401].

Кроме функций размножения, изидии могут способствовать аэрации таллома, так как, например, у пармелии шероховатой на верхушках этих бородавковидных выростов развиваются воздушные поры.

Немаловажное значение изидий осуществление ассимиляционной функции, так как они значительно увеличивают ассимиляционную поверхность слоевища.

Таким образом, формообразовательный процесс у лишайников обеспечил им высокую приспособляемость к окружающим слоям среды.

Лишайники считаются медленно растущими организмами. У различных видов средний годовой прирост не одинаков, и один и тот же вид в различных географических районах и экологических условиях может расти с существенно различной скоростью. Скорость роста слоевища зависит от общих экологических условий. На крупных территориях со сравнительно одинаковым климатом она может оставаться более и менее одинаковой [9, с. 245].

В процессе роста накипные и листоватые лишайники равномерно увеличиваются по краям, образуя округлые слоевища. Кустистые виды этих

растений постоянно растут верхушками в длину, в то время как нижние части подцетиев постепенно отмирают.

Продолжительность жизни многих видов лишайников велика, а просто их в пределах определенной климатической области более ли менее постоянна, привело к их для определения возраста населяемых или субстратов. Соответствующий метод был назван лихенометрией [2, с. 560].

Первым этапом лихенометрических исследований является выяснение распределения талломов по размерам, выделении участков, в пределах которых измеряется такое количество талломов, чтобы средняя величина была достоверной. В качестве индикаторов возраста могут быть использованы различные лишайники. При определении возраста объектов в пределах нескольких десятилетий и столетий хорошие результаты дают листоватые и кустистые формы. При более старых объектах, возраст которых может измеряться тысячелетиями, более пригодны накипные формы лишайников. Часто в качестве индикаторов возраста пользуются видами лишайников, дающими правильные круглые розетки таллома [12, с. 21].

Временной диапазон индикации возраста при помощи лишайников ограничивается периодом в 1500-2000 лет.

Так как непосредственное определение прироста лишайников – индикаторов требует продолжительного времени, при лихенометрических исследованиях целесообразно пользоваться косвенными методами, то есть сравнивать максимальный диаметр талломов вида - индикатора на исследуемых участках с максимальным диаметром при сходных экологических условиях на объектах с известным возрастом.

Питание лишайников

Лишайники представляют для физиологических исследований сложный объект, так как состоят из двух физиологически противоположных компонентов – гетеротрофного гриба и автотрофного водоросли.

Углеводный обмен. Источников углеводов для лишайников служит процесс фотосинтеза в зеленых и синезелёных фитобионтах. Интенсивность фотосинтеза в большей мере зависит от экологических условий. Одно из них – влажность. Оптимальная влажность таллома лишайника, при которой фотосинтез достигает наивысшей скорости, колеблется у разных видов от 30 до 90% на массу сухого вещества, в зависимости от того обитает растение во влажном или в сухом месте. Если влажность ниже или выше оптимальной, скорость фотосинтеза быстро падает.

Многие лишайники более активно фотосинтезируют в утренние и вечерние часы и что фотосинтез продолжается у них и зимой, а у напочвенных форм даже под нетолстым снеговым покровом.

С фотосинтетической деятельностью непосредственно связано дыхание. Интенсивность дыхания, при оптимальных условиях колеблется у лишайников в широком диапазоне 0,2 – 2,0 в мг углекислого газа на 1 г сухого вещества за 1 час. Больше всего дыхание зависит от влажности лишайникового таллома. Оно усиливается прямо пропорционально увеличению пропорционально увеличению влажности воздуха и быстро ослабевает при подсушивании, но полностью не прекращается [6, с. 28].

Азотный обмен. Важным компонентом в питании лишайников является азот. Скорость азотфиксации у лишайников, так же как фотосинтез и дыхание, сильно зависит от влияния внешних условий. Лишайник начинает поглощать азот только тогда, когда влажность таллома достигает почти 100% массы сухого вещества. Самая интенсивная азотфиксация у лишайников происходит при достижении 500-600% влажности таллома.

Подобно фотосинтезу и дыханию, азотфиксация может идти при низких положительных температурах (1-10°C), но активнее всего происходит в диапазоне 20-30 °С. При температурах выше 40°C азотфиксация прекращается. Для поглощения растением азота требуется световая энергия, но в природе оно часто м при наступлении темноты. При выходе из неблагоприятных стрессовых условий лишайники восстанавливают наряду с другими физиологическими функциями и способность поглощать атмосферный азот. Чем дольше продолжается воздействие неблагоприятных факторов, тем больше времени требуется на восстановление азотфиксации.

Поглощение молекулярного азота из атмосферы и превращение его в аммоний в клетках синезеленых фитобионтов осуществляет сложный ферментный комплекс под названием «нитрогеназа». Нитрогеназа находится только в бесхлорофильных клетках синезеленых водорослей, в так называемых гетероцистах. Если лишайник трехкомпонентный, как пельтигерапупыпчатая, и зеленая водоросль находится в таллом, а синезеленая концентрируется в цефалодиях, то процентное содержание гетероцист возрастает в 10 раз [22, с. 189].

Минеральное питание. Известна способность лишайника поглощать и накапливать минеральные соли. Уровень накопления серы в лишайниковом талломе зависит от количества сернистого газа в окружающей среде. Концентрация серы может быть связана и с другими факторами; содержанием этого вещества в почве и древесине деревьев, возрастом самого таллома, видовыми особенностями самого растения, и длительностью его пребывания в загрязненной зоне.

Лишайники накапливают и микроэлементы. Марганца в лишайниках содержится меньше, чем в сосудистых растениях; кобальт, никель, молибден и золото присутствуют в одинаковых количествах, а содержание цинка, кадмия, олова и свинца намного выше.

Поглощение минеральных элементов, например, в лишайниках рода кладина содержится одинаковое количество железа независимо от того, на каких почвах они обитают: богатых или бедных этим элементом; лишайники, растущие на известняках, поглощают обычно мало кальция, хотя в почве он имеется в избытке. На накопление элементов в таллом лишайника, влияют морфологические и физиологические особенности каждого вида растения [27, с. 190].

1.4. Распространение и экологические группы лишайников

По приуроченности к субстрату лишайники подразделяют на несколько экологических групп.

Напочвенные, или эпигейные лишайники. Виды этой группы должны выдерживать сильную конкуренцию со стороны быстрорастущих высших растений, особенно травянистых. Поэтому они редко встречаются на плодородных почвах и достигают большего развития в местах, мало пригодных для высших растений из-за незначительной питательности субстрата или неблагоприятных климатических условий. Напочвенные лишайники могут расти как на открытых местах, так и в лесах. Они произрастают вдоль дороги, на старых пожарищах, на бедных сухих и болотистых лугах, на опушках. Это пельтигера собачья, пельтигера бородавчатая, стерекаулон войлочный, различные виды рода Кладония. Широко распространена в тундре и лесотундре «олений мох»: кладония оленья, кладония лесная и так далее, а также охролехия виннокаменная, охролехия холодная.

Напочвенные лишайники открытых пространств встречаются также в сухих и полупустынных, на скалах и каменных россыпях в высокогорных районах. Они образуют две четкие подгруппы видов: 1. «кочующие» - не срастающиеся с почвой и переносимые ветром с места на место; аспицилия съедобная, пармелия блуждающая и другие. 2. Прикрепленные к почве: в

основном это накипные виды, образующие в сухую погоду на почве мало заметные налеты или корочки; рамолена скрученная, каллема и другие.

К представителям напочвенных лишайников лесов близко примыкают по своей экологии лишайники, развивающиеся на гниющих пнях и на основаниях стволов деревьев. В большинстве своем они теневыносливы и влаголюбивы. Эта цетрария сосновая, кладония пальчатая и т.д. Эти виды являются переходными и к следующей экологической группе.

Эпифидные лишайники. Они поселяются на деревьях и кустарниках. Среди них можно выделить несколько подгрупп: эпифильные лишайники, растущие на листьях деревьев и кустарников; настоящие эпифитные лишайники, растущие на коре; эпиксильные лишайники, растущие на обнаженной и обработанной древесине.

Эпифильные лишайники распространены в тропиках и отчасти в субтропиках на старых листьях вечнозеленых растений: фисция, пармелия.

Эпифитные лишайники на коре деревьев. Распространено на старых, ослабленных деревьях: уснея длиннейшая, пармелия бороздчатая и др.

Флора эпиксильных лишайников, поселяющихся на обнаженной или обработанной древесине, обычно близка по видимому составу к флоре лишайников, обитающих на коре деревьев, почве и на скалах.

Эпилитные лишайники. Они поселяются на камнях на скалах и представлены в основном накипными видами. Среди эпилитных лишайников встречается кальцефильные виды, живущие на известковых породах, и кальцефобные, живущие на кремнеземных породах.

Особую экологическую группу составляют очень своеобразные водные лишайники, постоянно и большую часть года проводимые под водой. Эти лишайники биологически мало изучены. Среди них есть виды пресноводные

и обитающие в соленой воде, они могут быть обитателями стоячих водоемов и быстро текущих реки ручьев. У водных лишайников есть некоторые приспособления к обитанию в воде, сводящиеся к защите плодового тела лишайникового гриба. Настоящие подводные лишайники обычно селятся в прозрачной, чистой воде и заходят на несколько метров вглубь: гидротирия жилковатая, дерматокарпон речной.

Основные четыре группы, то есть напочвенные, эпифитные, эпилитные и водные не исчерпывают экологического разнообразия лишайников. Лишайники могут встречаться в различных местах и на всевозможных субстратах, казалось бы, совсем неподходящих для обитания. Их находили на железе, на смоле, древесном угле, костях, оконных стеклах, фаянсе, фарфоре, коже, различных материях и так далее. Это разнообразие субстратов показывает, что лишайники часто используют субстрат лишь как опору [6, с. 28].

1.5. Хозяйственное значение лишайников

Лишайники широко распространены на земном шаре, они встречаются почти на всех наземных и даже некоторых водных экосистемах. Особенно их велика роль в тундровых, лесотундровых и лесных биогеоценозах, где они составляют заметную часть растительного покрова [1, с. 504].

Развиваясь на почве, стволах деревьев, валунах и скалах лишайники образуют в биогеоценозах определенные растительные группировки – синузии, которые являются компонентами биогеоценозов и играют определенную роль в их жизни и круговороте веществ. Лишайниковые синузии находятся в определенных отношениях с другими компонентами биогеоценозов, лишайниками связана большая группа животных. В основном это беспозвоночные животные, обитает огромное количество клещей, ногохвосток, сеноедов, гусениц, пауков, клопов, тараканов, жуужелиц и другие. Некоторые из них всего лишь пришельцы из других биотопов – верхних

горизонтов почвы, подстилки, стволов и крон деревьев – используют слоевища лишайников как временное убежище.

В биогеоценозах лишайники вместе с некоторыми насекомыми и другими беспозвоночным животными, а также со своей микросредой образуют особые биогеосинузии. Занимая такие экологические ниши, как стволы деревьев, поверхность валунов и другие, эти биогеосинузии усложняют структуру биогеоценозов, влияют на круговорот веществ в них, повышают эффективность использования солнечной радиации. Используя энергию солнечных лучей, поглощая воду и минеральные соли для построения своего тела, лишайники образуют определенную фитомассу, в биогеоценозах идет и обратный процесс – отмирание лишайников. Вследствие старения и механического повреждения некоторые слоевища лишайников опадают на поверхность почвы.

Лишайникам в лесных биогеоценозах принадлежит и роль «защитников» деревьев. Например, дерево покрытое лишайниками, менее подвержено разрушительной деятельности грибов, повреждающих древесину, чем дерево без лишайников.

А также лишайники принимают участие и в химическом выветривании пород. Им нередко принадлежит роль пионеров растительности при заселении свежее обнаженных субстратов, в горах и других районах земного шара. Обычно первыми обнаженные субстраты заселяют бактерии, аэрофильные водоросли, актиномицеты и грибы, подготавливающие субстрат для расселения лишайников.

Велико значение лишайников как основного корма для северных оленей. Кроме северного оленя лишайниками питаются и другие копытные. Многие лишайники содержат специфические вещества – лишайниковые кислоты. Некоторые из этих кислот обладают антибиотическим действием, а некоторые – действуют как стимуляторы. А также содержат ароматические вещества,

поэтому широко используются как сырье для парфюмерной промышленности. Лишайники еще в глубокой древности служили сырьем для получения красителей.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор исследуемого материала проводился маршрутным методом в летние месяцы 2019 -2020 годов в смешанном лесу на окрестности с. Усть-Бурен. Кроме того, нами использовано материалы фонда лаборатории «Гербарий».

2.1. Сбор и создание коллекции лишайников

Сбори создание коллекции накипных лишайников

Лишайники можно собирать в течение почти всего года. Зимой легко собирать на стволах деревьев. При сборах следует осматривать специфические местообитания, где можно ждать обилия и разнообразия накипных лишайников. Это почва, камни, скалы. Накипные лишайники следует брать вместе с кусочками субстрата, на котором они растут. Труднее собирать и сохранить мелкие накипные напочвенные лишайники. Их следует брать вместе со слоем почвы. Но почва подсыхая, легко рассыпается при сдавливании, при трении. Поэтому такие образцы лучше заворачивать в мягкую бумагу и плотно укладывать в пустые маленькие коробки. Если субстрат влажен, его следует просушить на воздухе, иначе лишайник покроется мицелием гриба и испортится. Накипные лишайники на камнях лучше хранить в низких коробках, наклеенные на толстые листы гербарной бумаги. Крупные камни с накипными лишайниками хранить следует в отдельных коробках. Каждый гербарный образец обязательно снабжается этикеткой. Полевая этикетка составляется на месте сбора и помещается в пакет вместе с собранным образцом. Записи на ней делаются простым карандашом или ручкой, в этикетке должны быть указаны географический пункт, где найдено растение растительное сообщество субстрат, на котором собран

лишайник. Наконец, указывается номер образца, дата сбора и фамилия сборщика [4, с. 332].

Сбор и создание коллекции листоватых лишайников

В ходе сбора лишайников хорошо заметны розетки листоватых талломов на стволах во время оттепелей, когда талломы впитывают влагу, набухают и распрямляются. В этот период они даже начинают расти. Лишайники, как уже говорилось выше, растут медленно и, чтобы не нанести вред окружающей природе, собирать надо небольшие образцы. Не следует собирать лишайники в сухом виде. Листоватые лишайники берут вместе с субстратом (куском горной породы, коры), на котором они растут. Наличие у лишайников апотециев облегчает точность определения, поэтому при сборе образцов нужно тщательно просмотреть все растущие в данном месте лишайники и отобрать, если найдутся, экземпляры несущие апотеции. Листоватые лишайники сушатся как цветковые растения под прессом или на воздухе. Лишайники сохнут хорошо и не меняют окраску. Лучше всего листоватые лишайники собирать в пасмурную погоду, когда их слоевища эластичные и мягкие. Лишайники, собранные в сухую погоду, перед сушкой следует слегка смочить водой для придания или эластичности. Эпифитные лишайники следует собирать вместе с перидермой, делая срезы как можно тоньше; в этикетке кроме обычных сведений, надо указать название древесной породы и на какой высоте образец лишайников. Если название дерева или кустарника неизвестно, следует также взять побег растения с листьями для определения. Высушенные и определенные лишайники перекладываются в чистовые гербарные пакеты [4, с. 332].

Сбор и создание коллекции кустистых лишайников

Кустистые лишайники – высший в эволюционном развитии данной группы низших растений. При сборе кустистых лишайников необходимо обратить внимание на наличие первичного таллома и собирать подтеки

вместе. При сборе лишайников желательно пользоваться лупой. Это облегчит обнаружение мелких апотециев, изидий и соредий, и поможет при сборе и дальнейшем определении. Кустистые лишайники сушатся как цветковые растения под прессом или на воздухе. В последнем случае хранение лишайников затруднено, так как они легко ломаются и крошатся. Кустистые лишайники собирать значительно легче и проще. В зимний период можно собирать эпифитные лишайники. Лишайники сушатся хорошо и, как правило, не изменяют окраски. Кустистые лишайники лучше собирать в пасмурную погоду, когда их слоевища эластичные и мягкие. Лишайники, собранные в сухую погоду, следует слегка смочить водой для придания им эластичности. Эпифитные лишайники следует собирать вместе с перидермой; в этикетке, кроме обычных сведений, надо указать название дерева, кустарника. Если название неизвестно, то взять нужно побег данного кустарника. Высушенные лишайники перекладываются в чистовые гербарные пакеты. Гербарные пакеты должны быть соответствующего размера – 20-25 см на 14-15 см. Каждый гербарный образец обязательно снабжается этикеткой [4, с. 332].

ГЛАВА 3. Таксономический состав лишайников смешанного леса окрестности с. Усть-Бурен

3.1. Физико-географическая характеристика смешанного леса окрестности с. Усть-Бурен

Каа-Хемский кожуун– второй по величине республики Тыва, площадь которой равна 25625,06 га. Расположен на северо-восточной части Республики Тыва в Улуг-Хемском котловине на Каа-Хемском плоскогорье.

Рисунок 1. Карта Республики Тыва. Масштаб 1:200000

Географическое положение Усть-Бурена. Село Усть-Бурен относится к Улуг-Хемской котловине. Она занимает центральное положение на территории Тувы (рис.1.). Северный ее край ограничивается южными

склонами хр. Буура, на правом берегу Каа-Хема граница котловины проходит по крутому краю Ондумского массива, относящегося к хр. академика Обручева. Восточная ее граница проходит по рекам Бурен и Шуурмак. Южный край котловины приурочен к северному сбросовому уступу хребта Танну-Ола. Западный ее край прослеживается по восточным окраинам возвышенности Берт-Даг. Абсолютные высоты дна котловины колеблется от 550 до 700 м, длина котловины по ее оси около 100 км при средней ширине 25-30 км.

Территория района по геоботаническому районированию относится к Восточно-Саянско-Прихубсугульской котловинно-горной провинции таежно-лесной зоны к Восточно-Тувинскому горному тундрово-лугово-таежному округу (Носин, 1963). По ботанико-географическому районированию Тывы Каа-Хемский район относится к Каа-Хемскому левобережному горно-таежному району (Куминова, 1985).

Рельеф

Каа-Хемская зона включает хребет Академика Обручева – восточная наиболее широкая часть республики, между реками Бий-Хем и Каа-Хем, и левобережье бассейна реки Каа-Хем. характеризуется широким развитием нижнепалеозойских гранитоидов (граниты, кварцевые диориты и др.), а также среднепалеозойских отложений. Меньше распространены девонские и силурийские осадки. Здесь присутствуют кристаллические сланцы, мраморы, карбонатно-терригенные и вулканогенные породы раннекембрийского возраста [18, с. 351].

Рельеф окрестности с. Усть-Бурен довольно сложен – горные хребты, долины реки и ручьев. Район почти полностью принадлежит к таежному поясу: лишь в отдельных местах вершины гор выступают над тайгой, да в нижних частях крупнейших долин встречаются безлесные лугово-степные и луговые площади. На пространстве от р.Бурен до р. Каргы, на южной границе

района разреженная кедрово-лиственничная тайга с лишайниково-мохово-ерниковым наземным покровом подходит к скалистым крутым уступам высокогорий Сангилен. Рельеф здесь представляет собой крупно-волнистое плато, почвенный покров образован сочетанием бурых лесных кислых почв. Местами встречаются и мерзлотные глеево-подзолистые почвы [19, с. 413].

Долина реки Бурен имеет выраженный микрорельеф, сильно залесена, а также заболочена и засолена. С западной стороны к долине реки Бурен спускаются неширокие межгорные склоны – Кара-Суг, Мергенчик, Ак-Хем, прорезанные узкими глубокими балками.

Климат

Территория пояса низкогорья является наиболее богатой пахотоспособными землями; на ней же сосредоточена и большая часть населения области. Пояс здесь отличается наибольшей континентальностью, наименьшим количеством осадков, наибольшим количеством тепла и, следовательно, наибольшей сухостью, вызывающей в большинстве его районов необходимость искусственного орошения. Температурный режим в теплую половину года является здесь наиболее благоприятным и позволяет культивировать довольно широкий ассортимент зерновых и огородных культур [17, с. 101].

Близость крупных нагорий, покрытых лесными массивами, в некоторой степени смягчает континентальность климата. Среди других районов центральной Тувинской котловины Каа-Хемский район отличается повышенным количеством осадков (как летних, так и зимних). В рельефе этого пояса преобладают котловины и низкие останцовые горы. Абсолютные высоты климатического пояса низкогорья колеблются в пределах от 520 до 1000-1250 м.

В районе протекает одна крупная река – р. Каа-Хем, протяженность которой 680 километров. Каа-Хем – левая составляющая реки Улуг-Хем. Она

образована слиянием двух рек: Кызыл-Хем и Балыктыг-Хем. Первая начинается на территории Монголии и называется Шишгид-Гол. Вторая берет начало с северных склонов нагорья Сенгилен. В верхнем течении Каа-Хем – типичная горная река, ее русло изобилует скалистыми уступами, которые образуют многочисленные пороги и шивера. После выхода в Улуг-Хемскую котловину она течет в низких степных берегах. По сравнению с Бий-Хемом у Каа-Хема притоков меньше. Правые притоки реки – Унжей, Хонга, Ужеп, Дерзиг; левые – Шивей, Сизим, Бурен [23, с. 183].

Бурен является самым крупным притоком Каа-Хема и протекает на территории района исследования. Река достаточно полноводная, быстрая, скорость 1,8-2,3 м/сек, ширина от 20 до 80 м. Расход воды в реках непостоянен и зависит от количества атмосферных осадков. В мае - начале июня наступает весеннее половодье, а в июле-августе, в результате выпадения ливневых дождей иногда наблюдается летний паводок; скорость течения в такие периоды достигает 20-30 м/сек. В июне, в результате установления высоких температур, уровень воды в реках сильно понижается. Грунтовые воды круглый год принимают участие в питании рек. Глубина залегания грунтовых вод около 8-10 м, в поймах реки и ручьев они подходят близко к поверхности, а иногда выходят на поверхность.

Почвенный покров

Почвенно-растительный покров Каа-Хемского района отличается разнообразием, который обусловлен сложным строением рельефа, территориальными различиями почвообразующих пород. Наиболее распространенными являются черноземные и каштановые почвы [14, с. 132].

На районе исследования встречаются почвы каштанового типа, из которых наиболее распространены темно-каштановые. Темно-каштановые почвы развиваются на пролювиально-делювиальных грубообломочных, мало отсортированных слоистых отложениях. Темно-каштановые почвы у предгорных шлейфов склонов, в «аридно-теневогой» части южного склона

обладает лучшей увлажненностью за счет стока с гор, при равном теплообеспечении, выше, чем в других котловин. Вместе со стоком сюда приносятся и оседают органоминеральные вещества. Здесь выше травостой и сомкнутость. Наряду с каштановыми почвами встречаются также черноземы горные, южные и обыкновенные [13, с. 266]. На второй террасе реки Бурен почвы лугового типа: лугово-черноземные, лугово-черноземные солонцеватые и солончаковатые и лугово-каштановые незасоленные и солонцеватые. Горный чернозем среднегумусный маломощный супесчаный на плитном песчанике.

Каа-Хемский район, возвышенности Сыргалык-Тайга. Водораздел между долинами Улуг-Ажик и Биче-Ажик. Разрез заложен в верхней части северного покатого склона горы Салаан-Хая, в верховьях долины Биче-Ажик. По ложбинам, расчленяющим склон, растут мелкие лиственничные лески. На ровных местах склона разнотравно-злаковая целинная степь с преобладанием в злаковой основе тонконога, типчака, мятлика, ковыля-волосатика. В разнотравье много морковника, вероники, мытника, прострела, осочки, рассеянно кусты спиреи и др.

Растительность. Растительный покров данного района представлен тремя ярусами: нижний ярус представлен луговым разнотравьем, средний – кустарниками, верхний ярус представлен древесными породами. На территории района растительность представлена сухими, настоящими и луговыми степями, а также пойменными, послелесными лугами и лесами. В связи с достаточным увлажнением, наличием плодородных темно-каштановых и черноземных почв на территории района исследования сформировались довольно высокоурожайные группировки растительности.

По растительности территорию района исследования можно разделить на несколько зон:

1. Южная подтаежная зона простирается от ручья Шивилиг до ручья Улуг-Ажик. Здесь северные склоны гряд и увалов заняты лиственничными,

березовыми и смешанными лесами с вейниково-разнотравным, осоковым и ирисовым травостоем. Главными лесобразующими породами являются лиственница сибирская, береза бородавчатая. Кустарниковый ярус часто разрежен.

2. Северная степная зона простирается севернее ручья Улуг-Ажик. Лесов здесь немного, луговые степи переходят на северные склоны. Среди злаков господствует овсец, мятлик, тимофеевка, почти всюду встречается ковыль - тырса. В разнотравье обычно встречаются полынь сизая, зопник клубненосный и др. Южные склоны в этой зоне заняты настоящими степями, осочково-тырсовыми и осочково-мятликовыми. В травостое присутствуют: мятлик степной, типчак, осочка стоповидная, астра сибирская и др. По южному краю этой зоны вдоль ручья Улуг-Ажик луговые степи исчезают и появляются пятна сухих степей, мелкозлаковых с тырсой или с чиём. В травостое встречаются осочка твердоватая и лапчатка бесстебельная.
3. Северо-западная сухостепная зона располагается на севере от ручья Улуг-Ажик. Луговые степи отсутствуют. На северных и западных склонах в этой зоне преобладают осочково-тырсовые настоящие степи, а южные и восточные склоны заняты мелкозлаково-холоднополынными сухими степями, где эдификаторами в травостое являются полынь холодная, типчак, тонконог.
4. Долина реки Бурен занята луговой растительностью. Здесь преобладают мезофильные и болотистые пойменные луга – разнотравно-белополевичные слабо солончаковатые, волоснецовые солончаковатые.
5. А также в долине реки Бурен развивается растительность остепненных бобово-мятликовых лугов. Пойма реки Бурен узкая, частично заболочена и представлена злаково-осоковыми и тростниковыми болотистыми лугами.

Растительный покров также оказывает большое влияние на развитие эрозионных процессов. Чем лучше развитие растительного покрова, тем слабее проявляется эрозия.

3.2. Анализ систематической структуры лишайников

Исследования лишайнофлоры на окрестности села Усть-Бурен были начаты с 2018 г. маршрутным методом, данные по лишайникам отсутствовали.

В результате было собрано 50 гербарных образцов с различных местообитаний: камней, почвы, деревьев и кустарников.

На основе собранного материала был составлен список лишайников, включающий 22 вида из 9 семейств и 14 родов. Видовой состав лишайнобиоты представлен в таблице 1.

Таблица 1 - Видовой состав лишайнобиоты на окрестности с. Усть-Бурен

№	Таксон	Местообитание
<i>Семейство Пармелиевые – Parmeliaceae</i>		
1	Гипогимния вздутая – <i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	Встречается на коре берез, на земле, на скалах.
2	Пармелия бороздчатая – <i>Parmelia sulcata</i> Tayl.	Встречается на скалах, на стволах, ветвях осины.
3	Пармелия козлиная – <i>Parmeliacaperrata</i>	Встречается на коре березы.
4	Эверния сливовая – <i>Evernia prunastri</i>	Встречается на стволе березы.
5	Уснея жесткая – <i>Usnea hitra</i>	Встречается на стволах березы, на ветвях осины.
6	Уснея хохлатая – <i>Usnea comosa</i>	Встречается на деревьях: лиственница, береза, осина смешанного леса.
<i>Семейство Кладониевые – Cladoniaceae</i>		
7	Кладония лесная – <i>Cladonia sylvatica</i> (L.) Hoffm.	Встречается на нижней части стволах деревьев, на почве.
8	Кладония листоватая – <i>Cladonia foliacea</i>	Встречается на нижней части стволах лиственниц, на пнях.
9	Кладония приальпийская – <i>Cladonia alpestris</i> (L.)	Растение встречается на скалах
10	Кладония мягкая – <i>Cladonia mitis</i> (L.)	Встречается на ветвях осины, на стволах березы, на валуне.
<i>Семейство Леканоровые – Lecanoraceae</i>		

11	Lecanoraglabrata	Встречается на коре лиственных деревьев: береза, осина, тополь
12	Lecanorafrustulosa	Встречается на скалах.
13	Lecanorasubtuscata	Встречается на коре березы.
14	OchrolechiaandrogunaОхролегия	Встречается на камнях, коре деревьев.
<i>Семейство Пельтигеровые – Peltigeraceae</i>		
15	Пельтигера собачья – <i>Peltigera canina</i>	Встречается на валежнике.
16	Солорина шафранная – <i>Solorinacrosea</i>	Встречается на коре деревьев, на осине
<i>Семейство Фисциевые - Physciaceae</i>		
17	<i>Physciastellaris</i> Фисция звездчатая	Встречается на камнях, на коре
18	<i>Physcia dubia</i> Фисция сомнительная	Встречается на камнях, на коре
<i>Семейство Коллемовые – Collemataceae</i>		
19	Лептогиум свинцовый – <i>Leptogium saturninum</i>	Встречается на коре березы
<i>Семейство Лецидеевые – Lecideaceae</i>		
20	Ризокарпон географический - <i>Rhizocarpon geographitum</i>	Встречается на валуне и на скалах.
<i>Семейство Рамалиновые – Ramalinaeae</i>		
21	Рамалина ясенева – <i>Ramalina fraxinea</i>	Встречается на коре березы, редко лиственницы.
<i>Семейство Сферофорусовые – Schaerophoraceae</i>		
22	Сферофорус ломкий – <i>S. fragilis</i>	Встречается на скалах, камнях

Общее число семейств, обнаруженных в изучаемой территории равно 9. Наиболее крупные по числу видов три семейства, которые включают 14 вида, что составляет 63,8 % от общего числа. На другие 6 семейств приходится 8 видов, то есть 36,2 % от общего числа. Три семейства: *Parmeliaceae*, *Cladoniaceae*, *Lecanoraceae* включают от 4 до 6 видов, 2 семейства представлены 2 видами каждое, 4 семейств представлены 1 видом каждое. Результаты систематического анализа представлены в таблице 1 и на рисунке 2.

Таблица 2 - Ведущие семейства лишенобиоты на окрестности с. Усть-Бурен

Ранг по числу видов	Семейство	Число видов	% от общего числа видов
1	<i>Parmeliaceae</i>	6	27,4
2-3	<i>Cladoniaceae</i>	4	18,2
2-3	<i>Lecanoraceae</i>	4	18,2
4-5	<i>Peltigeraceae</i>	2	9,1
4-5	<i>Physciaceae</i>	2	9,1
6-9	<i>Collemataceae</i>	1	4,5
6-9	<i>Lecideaceae</i>	1	4,5
6-9	<i>Ramalinaecea</i>	1	4,5
6-9	<i>Schaerophoraceae</i>	1	4,5
		22	100

Рисунок 2. Ведущие семейства лишенобиоты на окрестности с. Усть-Бурен

На первом месте по числу видов располагается семейство - *Parmeliaceae* (6 видов - 27,3 %). Представители этого семейства на территории исследования поселяются на различных субстратах и представлены кустистым, листоватым и накипным слоевищем. Второе и третье ранговые места по числу видов занимают семейства *Cladoniaceae* и *Lecanoraceae* (по 4 вида - 18,2%). Представители семейства *Lecanoraceae* располагающихся на каменном субстрате, представлены накипным слоевищем, другое

семейство *Cladoniaceae* произрастают на различных субстратах и представлены кустистым и листоватым слоевищем.

Семейства *Collemataceae*, *Lecideaceae*, *Ramalinaecea*, *Schaerophoraceae* занимают последние места по числу видов. Ведущие рода *Cladonia*, *Lecanora*, *Usnea*, *Parmelia*, *Physcia*, объединяющие 13 видов, что составляет 59,1 % от общего числа видов. Остальные 9 родов представлены одним видом, что составляет 40,9%.

3.3. Экологический анализ

Наибольшее видовое разнообразие в окрестностях села Усть-Бурен смешанном лесу дают кустистые лишайники (41,0%), которые предпочитают поселяться на древесном и каменистом субстратах. К таким, например, относятся *Evernia prunastri*, *Usneahitra*, *Cladoniamitis* и др. Менее представлены группы лишайников с накипным (7 видов, 31,8%) и листоватым (6 видов, 27,2%) слоевищем. К накипным лишайникам территории исследования можно отнести *Lecanora glabrata*, *Lecanora frustulosa*, *Ochrolechia androgyna* как листоватым - *Peltigera canina*, *Hypogymnia physodes*, *Solorina crocea*. Результаты биоморфологического анализа представлены в таблице 3 и на рисунках 3 и 4.

Таблица 3 - Эколого-субстратные группы лишайников

№	Вид	Жизненная форма	Экологическая группа
1	Кладония мягкая - <i>Cladoniamitis</i> (L.)	Кустистый	Эпигейный (напочвенный)
2	Кладония лесная – <i>Cladonia sylvatica</i> (L.) Hoffm.	Кустистый	Эпифитный
3	Кладония листоватая – <i>Cladonia foliacea</i>	Кустистый	Эпифитный
4	Кладония приальпийская – <i>Cladonia alpestris</i> (L.)	Кустистый	Эпифитный

5	Эверниясливовая – <i>Evernia prunastri</i>	Кустистый	Эпиксильный
6	Уснея жесткая – <i>Usneahitra</i>	Кустистый	Эпифитный
7	Уснея хохлатая – <i>Usneacomosa</i>	Кустистый	Эпифитный
8	Рамалина ясеневая – <i>Ramalina fraxinea</i> (L.)	Кустистый	Эпифитный
9	Пельтигера собачья – <i>Peltigera canina</i>	Листоватый	Эпигейный (напочвенный)
10	Солорина шафранная – <i>Solorinacrosea</i>	Листоватый	Эпигейный (напочвенный)
11	Гипогимния вздутая – <i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl	Листоватый	Эпигейный (напочвенный)
12	Пармелия бороздчатая – <i>Parmelia sulcata</i> Tayl.	Листоватый	Эпифитный
13	Пармелия козлиная – <i>Parmelia caperata</i>	Листоватый	Эпифитный
14	Лептогиум свинцовый – <i>Leptogium saturninum</i>	Листоватый	Эпифитный
15	<i>Lecanora glabrata</i>	Накипный	Эпигейный (напочвенный)
16	<i>Lecanorafrustulosa</i>	Накипный	Эпилитный
17	<i>Lecanorasubtuscata</i>	Накипный	Эпифитный
18	Ризокарпон географический - <i>Rhisokarpon geographitum</i>	Накипный	Эпилитный
19	Сферофорус ломкий – <i>S. fragilis</i>	Кустистый	Эпигейный
20	<i>Ochrolechiaandroguna</i>	Накипный	Эпифитный
21	<u>Physciastellaris</u> Фисция звездчатая	Листоватый	Эпилитный
22	<u>Physcia dubia</u> Фисция сомнительная	Накипный	Эпилитный

Рисунок 3. Анализ жизненных форм

Рисунок 4. Эколого-субстратные группы лишайников

Заключение

В результате проведенной работы, в смешанном лесу Усть-Бурена было собрано и определено 22 вида лишайников, которые входят в состав 9 семейств: Пельтигеровые, Кладониевые, Пармелиевые, Усниевые, Коллемовые, Сферофорусовые, Лецидеевые, Рамалиновые

Наиболее часто встречаемыми оказались представители семейства Кладониевые – 4 вида: кладония лесная, к. листоватая, к. приальпийская, мягкая. Представители этого семейства развиваются на почвах смешанного леса, а также на бесплодных скалах на хорошо освещаемых местах, на опушках леса, у основания стволов деревьев. Большинство представителей из рода кладония встречались на коре деревьев, на пнях, валежниках и на почве, этот род широко распространен по всему земному шару.

Мы убедились в том, что лишайники обладают способностью, расти на самых различных субстратах, в самых неблагоприятных условиях, что даёт им возможность конкурировать с быстрорастущими растениями и мхами. На изучаемой территории мы обнаружили 4 экологические группы лишайников: эпигейных – 27,3% (6 видов) относятся, *Cladonia mitis*, *Solorina crocea*; эпифитных 50% (11 видов) *Cladonia foliacea*, *Cladonia sylvatica*, *Ramalina fraxinea*;; эпилитных 18% (4 вида) к относится *Rhisokarpon geographitum*; эпиксильных 4,5% (1 вид) относится *Evernia prunastri*.

Собранные лишайники представлены следующими жизненными формами: кустистые – 41% (9 видов), листоватые – 27,2% (6 видов), накипные – 31,8% (7 видов).

Разнообразие жизненных форм и преобладание среди них кустистых лишайников говорит о том, что на исследуемой территории чистый атмосферный воздух.

Выводы

В результате проведенной работы, в смешанном лесу Усть-Бурена было собрано 50 гербарных листов лишайников, определено 22 вида лишайников, из 10 семейств, 14 родов.

В список наиболее крупных семейств вошли 3 семейства: *Parmeliaceae*, *Cladoniaceae*, *Lecanoraceae* они объединяют 14 видов, 63,6 % от всего видового состава. Три ведущих рода в сумме дают 13 видов (59,1 %) от общего числа видов.

Биоморфологический анализ показал доминирование кустистых лишайников (41,0%), накипные - 31,8%, на последнем месте листоватые лишайники - 27,2%.

Разнообразие жизненных форм и преобладание среди них кустистых лишайников говорит о том, что на исследуемой территории чистый атмосферный воздух.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Великанов, Л.Л. Курс низших растений / Л.Л. Великанов, Л.В.Гарибова, Н.П. Горбунова. –Москва : Высшая школа, 1981. – 504 с. – Текст : непосредственный.
2. Дьяков, Ю.Т. Ботаника : курс альгологии и микологии / Ю. Т. Дьяков. - Москва : МГУ, 2007. – 560 с. URL: <http://e.lanbook.com/books>. – Режим доступа: для зарегистрированных пользователей. – Текст : электронный.
3. Ершова, Е.А. Естественные кормовые угодья /Е.А. Ершова. – Текст : непосредственный //Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. - Новосибирск: Наука, 1985. – С. 187.
4. Зеленая книга Сибири: редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск : Наука, 1996. – С. 332. – Текст : непосредственный.
5. Зибзеев, Е.Г. Структура фитомассы высокогорных сообществ гумидных высокогорий Восточного Саяна (на примере хр. Крыжина) /Е.Г.Зибзеев, Ч.Н.Самбыла. – Текст : непосредственный// Сибирский экологический журнал. - 2011. - № 3. - С. 401.
6. Зибзеев, Е.Г. Ценотическая характеристика и продуктивность надземной фитомассы тундровых сообществ хребта Академика Обручева / Е.Г. Зибзеев, Ч.Н. Самбыла. – Текст : непосредственный // Растительные ресурсы, 2007. Выпуск 1. С. 28.
7. Зятькова, Л. К. Тува. Алтае-Саянская горная область / Л. К. Зятькова. — Москва : Наука, 1969. — 268 с. — Текст : непосредственный.
8. Кравчук, С.В. Некоторые редкие и интересные лишайники южной части Красноярского края и Тувы / С.В.Кравчук.–3-е издание. - Красноярск : Наука, 1973. – 27 с. – Текст : непосредственный.
9. Куминова, А.В. Природные факторы, определяющие структуру растительного покрова / А. В.Куминова// Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1985. – С. 245. – Текст : непосредственный.
10. Куминова, А.В. Растительные сообщества Тувы / А.В. Куминова. – Новосибирск : Наука, 1989. – 128 с. – Текст : непосредственный.
11. Малышев, Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна / Л. И. Малышев. - Москва : Ленинград : Наука, 1965. – С. 221. – Текст : непосредственный.
12. Назын, Ч.Д. Биоразнообразие и экология низших растений / Ч. Д.Назын. – Кызыл : РИО ТувГУ, 2016. – С. 21.

13. Носин, В.А. Почвы Тувы /Носин, В. А. - Издательство: АН СССР, 1963 г. – 266 с. – Текст : непосредственный.
14. Определитель лишайников России. Санкт-Петербург : Наука, 1996. Выпуск 6. – С. 277. – Текст : непосредственный.
15. Определитель лишайников России. Санкт-Петербург : Наука, 1998. Выпуск 7. – С. 132. - Текст : непосредственный.
16. Отнюкова, Т.Н. Материалы к флоре листостебельных мхов Тоджинской котловины (Республика Тыва, Южная Сибирь) /Т.Н. Отнюкова. Текст : непосредственный // Arctoa. - 2003. - № 12. – С. 21.
17. Павлова, М.Е. Ботаника :учебное пособие/ М.Е.Павлова. –Москва : Российский университет дружбы народов, 2013. – 256с. -URL: <http://www.iprbookshop.ru/22163>. –Режим доступа: для зарегистрированных пользователей. – Текст : электронный.
18. Природные ресурсы Республики Тыва. Том I. – А.Д. Самбуу, И.М. Красноборов, В.В. Севастьянов и др. Отв. ред. В.И. Котельников. Министерство природных ресурсов и экологии РФ, Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, Центральный ботанический сад СО РАН, Томский государственный университет, Тувинский государственный университет. – Новосибирск:Гармонд, 2018. – 77 с. – Текст : непосредственный.
19. Природные ресурсы Республики Тыва. Том I. – А.Д. Самбуу, И.М. Красноборов, В.В. Севастьянов и др. Отв. ред. В.И. Котельников. Министерство природных ресурсов и экологии РФ, Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, Центральный ботанический сад СО РАН, Томский государственный университет, Тувинский государственный университет. – Новосибирск:Гармонд, 2018. – 351 с. – Текст : непосредственный.
20. Природные ресурсы Республики Тыва. Том I. – А. Д. Самбуу, И. М. Красноборов, В. В. Севастьянов и др. Отв. ред. В.И. Котельников. Министерство природных ресурсов и экологии РФ, Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, Центральный ботанический сад СО РАН, Томский государственный университет, Тувинский государственный университет. – Новосибирск :Гармонд, 2018. – 413 с. – Текст : непосредственный.
21. Самбыла, Ч. Н. Запасы надземной фитомассы лишайниковых сообществ Тывы и их рациональное использование / Ч. Н. Самбыла. — Текст : непосредственный // Сибирский экологический журнал. — 2007. — № 2. — С. 155.
22. Седельников, В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области / В. П. Седельников. –Новосибирск : Наука, Сибирское отделение, 1988. – С. 176. – Текст : непосредственный.

23. Седельников, В.П. Высокогорная растительность нагорья Сангилен (Тувинская АССР) // В. П. Седельников // Текст : непосредственный // Ботанический журнал. - 1984. - № 3. – С. 89.
24. Седельников, В.П. Продуктивность высокогорных сообществ Алтае-Саянской горной области /В. П. Седельников– Текст : непосредственный// География и природные ресурсы. – 1985. - № 1. – С. 274.
25. Седельников, В.П. Растительность Высокогорий /В. П. Седельников. – Текст : непосредственный //Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 189.
26. Седельникова, Н.В. Геоботаническая характеристика ерниковых Тундр Западной части нагорья Сангилен / Н.В. Седельникова, В.П. Седельников //Текст : непосредственный//Растительные сообщества Тувы. – Новосибирск: Наука, 1982. С. 183.
27. Седельникова, Н. В. Лихенофлора нагорья Сангилен / Н. В. Седельникова. — Новосибирск : Наука сибирское отделение, 1985. — 506 с. — Текст : непосредственный.
28. Седельникова, Н.В. Лишайники Алтае-Саянского экорегиона / Н.В. Седельникова. – Текст : непосредственный //Сибирский экологический журнал. - 2008. - № 2. - С. 859.
29. Седельникова, Н.В. Разнообразие лишенобиоты Тувы /Н.В. Седельникова. – Текст : непосредственный // Растительный мир азиатской России. – 2011. - № 3. – С. 66.
30. Седельникова, Н.В. Разнообразие лишайников Восточного Танну-Ола и особенности его лишенофлоры /Н. В. Седельникова. - Текст : непосредственный // Сибирский экологический журнал. - 1998. - № 2. - С. 190.
31. Чухлебова, Н.С. Систематика растений : учебно-методическое пособие / Н.С. Чухлебова, А.С. Голубь, Е.Л. Попова. –Ставрополь: Ставропольский государственный аграрный университет, АГРУС, 2013. – 116 с. –URL: <http://www.iprbookshop.ru/47351>.–Режим доступа: для зарегистрированных пользователей. – Текст : электронный.
32. Юрцев, Б.А. Флора Сунтар-Хаята / Б.А. Юрцев. – Текст : непосредственный //Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. – Санкт-Петербург : Наука, 1968. – С. 77.
33. Яковлев, Г.П. Ботаника : учебное пособие / Г.П. Яковлев. – Санкт-Петербург : СпецЛит, 2008. – 687 с. –URL: <http://www.iprbookshop.ru/47770>. — Режим доступа: для зарегистрированных пользователей. – Текст : электронный

Лихенофлора на окрестности с. Усть-Бурен

Рисунок 1. Кладония лесная - *Cladonia sylvatica*

Рисунок 2. Уснея жесткая – *Usnea hitra*

Рисунок 3. Кладония мягкая – *Cladonia mitis*

Рисунок 4. Кладония листоватая – *Cladonia foliacea*

Рисунок 5. Кладония приальпийская – *Cladonia alpestris*

Рисунок 6. Эверния сливовая – *Evernia prunastri*

Рисунок 7. Уснея хохлатая – *Usnea comosa*

Рисунок 8. Пармелия козлиная – *Parmelia caperata*

Рисунок 9. Рамалина ясневая – *Ramalina fraxinea*

Рисунок 10. Пельтигера собачья – *Peltigera canina*

Рисунок 11. Солорина шафранная – *Solorina crocea*

Рисунок 12. Гипогимния вздутая – *Hypogymnia physodes*

Рисунок 13. Пармелия бороздчатая – *Parmelia sulcata*

Рисунок 14. Пармелия козлиная – *Parmelia caperata*