

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29(571.6)

© И. А. Галанина

ДОПОЛНЕНИЕ К ЛИХЕНОБИОТЕ ДЮННЫХ КОМПЛЕКСОВ
(ТУКУЛАНОВ) ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Россия, Владивосток, пр. 100-летия Владивостоку, 159
Факс 8(423) 231-01-93
E-mail: gairka@yandex.ru
Поступила 07.09.2016

Приводятся дополнительные сведения о видах лишайников для тукуланов — дюнных комплексов Центральной Якутии. Выявлено 48 новых видов, из них 15 являются новыми для Якутии в целом; общий список лишайников с учетом ранее опубликованных данных для сообществ эоловых образований (тукуланов) в Якутии составляет 104 таксона. Интерес представляют виды, поселяющиеся непосредственно на песках, способствуя их закреплению: *Diploschistes muscorum*, *Trapeliopsis granulosa*, *Baeomyces carneus*, *Cladonia coccifera*, *Placynthiella uliginosa*, *Stereocaulon* sp. Интересной и характерной для тукуланов группой являются лишайники, поселяющиеся на сухой древесине и углях: *Arthrosporum populorum*, *Biatora subduplex*, *Cliostomum corrugatum*, *C. griffithii*, *C. leprosum*, *Cyphelium tigillare*, *Carbonicola myrmecina*, *Hypocenomyce castaneocinerea*.

Ключевые слова: лишайники, тукуланы, дюны, Якутия.

I. A. Galanina

ADDITION TO THE LICHEN BIOTA OF DUNE COMPLEXES
OF CENTRAL YAKUTIA

Institute of Biology and Soil Sciences of FEB RAS
690024 Vladivostok, Russia
E-mail: gairka@yandex.ru

Additional data on the lichens of the dune complexes in the Central Yakutia (tukulans) are presented. A total of 48 new species were identified, 15 of them being new to Yakutia. The total list of lichens in Yakut tukulans comprises 104 taxa. There are species of a special interest, namely those directly inhabiting the sands to contribute to their stabilization: *Diploschistes muscorum*, *Trapeliopsis granulosa*, *Baeomyces carneus*, *Cladonia coccifera*, *Placynthiella uliginosa*, *Stereocaulon* sp. An interesting group of lichens characteristic of tukulans inhabits dry wood and coal: *Arthrosporum populorum*, *Biatora subduplex*, *Cliostomum corrugatum*, *C. griffithii*, *C. leprosum*, *Cyphelium tigillare*, *Carbonicola myrmecina*, *Hypocenomyce castaneocinerea*.

Key words: lichens, tukulans, dunes, Yakutia.

В Центральной Якутии уже многие тысячи лет существует уникальный феномен под названием тукуланы. Ими именуются комплексы параболических дюн, сложенные кварцевым песком и широко распространенные на высоких речных террасах и водораздельных пространствах, в бассейне среднего течения р. Лены и ее притоков — Вилюя, Линдэ, Тюнга, Синея (рис. 1). Эвенкийское слово тука-



Рис. 1. Кысыл-Сырский тукулан в среднем течении р. Виллой.

Fig. 1. Kysyl-Syr tukulan in the middle reaches of the Vilyui River.

ла означает пески, *тукаланы* — это массивные песчаные дюны. Размеры тукуланов варьируют от нескольких сотен метров до 40—60 км в поперечнике, а площадь наиболее крупных достигает более 400 км² (дюнный массив Махатта). Всего в Якутии тукуланы занимают площадь около 18 380 км² (Pavlov, 1981).

В пределах крупных тукуланов имеются как незакрепленные участки, где происходит активное современное переивание песка и движение цепочек элементарных дюн, так и частично закрепленные куртинами растительности и небольшими группами деревьев.

В окружении тукуланов наблюдаются еще более обширные участки древних дюнных массивов, полностью закрепленных сосново-березовыми лесами. Рельеф не закрепленных и частично закрепленных тукуланов весьма разнообразен, здесь встречаются термосуффузионные просадки и каньоны, котловины выдувания, золово-биогенные бугры (Andreev et al., 1987). По периферии крупных тукуланов наблюдается множество выходов водных источников межмерзлотного типа, а во внутренних частях встречаются специфические озера, сток которых, а иногда и питание, осуществляются путем фильтрации воды через толщу тукулана. С разнообразием форм рельефа, наличием сквозных таликов и с другими факторами связано ландшафтное разнообразие тукуланов. Резкие изменения температурного режима и увлажненности грунта делают возможным сосуществование сухолюбивых (степных) и влаголюбивых (тундровых и таежных) видов в непосредственной близости.

Микроклимат на поверхности незакрепленных дюн очень специфичен. Районы распространения тукуланов относятся к самым засушливым в Якутии с суммой годовых осадков от 180 до 250 мм и с большим испарением (Shteinbrener, 1981). В то же время местами снизу подступает создающая водоупор мерзлота. Зимой на открытых пространствах тукуланов снег частично сдувается сильными ветрами и уплотняется, выступающие на поверхность участки дюн охлаждаются

до -45 — 50 °С. Летом в безветренные солнечные дни температура на поверхности поднимается до $+60$ °С, что приводит к сильному испарению и обезвоживанию поверхностного слоя дюнных песков (Pavlov, Maksimov, 1981). Жесткие условия обитания живущих на тукуланах растений обусловлены не только скачками влажности и температуры, но интенсивным выдуванием или нарастанием грунта. Жесткие и контрастные условия местообитания приводят к непрерывному угнетению растений.

Первые сведения о распространении тукуланов приводятся в работах Р. К. Маака (Maak, 1886), С. С. Кузнецова (Kuznetsov, 1927), А. А. Григорьева (Grigorev, 1932), Т. А. Работнова (Rabotnov, 1935). На протяжении прошедшего полувека тукуланы активно посещались гидрогеологами, мерзлотоведами, геологами и географами, но были незаслуженно практически лишены внимания ботаников. Специальных ботанических исследований на подвижных песках было проведено очень немного: имеется лишь неполный список флоры песков. Растительность тукуланов в целом изучали только Т. А. Работнов (Rabotnov, 1935) и С. З. Скрябин (Skriabin et al., 1971), причем в основном это касалось сосудистых растений. Сведения об обитающих в пределах тукуланов лишайников единичны (Poriadina, 2011; Galanina, 2015).

По мнению некоторых геоботаников (Skriabin et al., 1971), флора тукуланов имеет довольно бедный видовой состав. Вместе с тем здесь обнаружено несколько эндемичных видов растений, встречающихся только на дюнах Центральной Якутии. К ним относятся *Koeleria skrjabinii* Karav. et Tzvelev, *Koeleria karavajevii* Govor., *Artemisia karavajevii* Leonova, *Thymus sergievskajae* Karav. Отмечается хорошая приспособленность растений эоловых песков к суровым условиям существования (Skriabin et al., 1971).

Лихенобиота дюнных комплексов в зоне северной тайги в целом изучена слабо и фрагментарно (Dillman et al., 2001), хотя лишайники и мхи прибрежных и континентальных дюнных массивов привлекали внимание исследователей по всему миру уже достаточно давно (Watson, 1918; Turmel, 1950; Bonnot, 1971; James et al., 1977; Pierrot, 1980; Magnusson, 1983; Rhind et al., 2006; Vaz et al., 2014; Ghezaa et al., 2015). Считается, что они могут быть хорошими индикаторами процессов стабилизации и деградации дюн (Fernandez, Barradas, 1997), а мониторинг лихенобиоты на дюнах может помочь понять возможные градиенты и регионального и глобального климата (Wolfe et al., 2011).

Первые упоминания о лишайниках дюнных комплексов данного района приводятся для сосновых редколесий с мохово-лишайниковым покровом на закрепленных песках (Vegetation., 1962). Здесь приводятся в основном напочвенные лишайники *Flavocetraria nivalis* (L.) Karnefelt et Thell, *F. cucullata* (Bellardi) Karnefelt et Thell, *Cetraria ericetorum* Opiz, *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. coccifera* (L.) Willd., *C. deformis* (L.) Hoffm. Для багульниково-лишайниковых и лишайниковых сосняков на закрепленных песках отмечены *Cladonia amaurocraea*, *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vezda, *Cetraria islandica* (L.) Ach. (Skriabin et al., 1971).

В 2011 г. Е. Н. Порядиной (Poriadina, 2011) были опубликованы результаты определения коллекции эпифитных лишайников, собранных с веток сосны, и были приведены следующие виды: *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *C. stellaris*, *C. stygia* (Fr.) Ruoss, *C. gracilis* (L.) Willd., *C. cenotea* (Ach.) Schaer., *C. amaurocraea*, *C. cornuta* (L.) Hoffm., *Bryoria simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw., *Cetraria ericetorum*, *C. islandica*, *C. laevigata* Rassad., *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis* (L.) Karnefelt et Thell, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.,

Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl., *Tuckermannopsis sepincola* (Ehrh.) Hale, *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattson et M. J. Lai, *Stereocaulon glareosum* (Savicz) H. Magn., *S. paschale* (L.) Hoffm. Накипные виды лишайников не приводились. В результате флора лишайников эоловых образований (тукуланов) насчитывала 22 вида (Poriadina, 2011).

В 2012 г. А. В. Галаниным была собрана коллекция лишайников из района Виллойских тукуланов. Было выявлено 44 вида лишайников, из них 8 оказались новыми для Якутии, и 30 — новыми для тукуланов бассейна р. Виллой. Общий список лишайников, растущих на тукуланах Якутии, составил 56 таксонов, в том числе два накипных (*Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant., *Trapeliopsis granulosa* (Hoffm.) Lumsch), и кустистый (*Cladonia* sp. 1), поселяющихся непосредственно на песках дюн и скрепляющих отдельные песчинки при формировании своих слоевищ (Galanina, 2015; Galanina et al., 2015).

В данной работе мы представляем дополнительные сведения о видах лишайников для центрально-якутских дюнных комплексов, полученные в результате нашего исследования в 2015 г.

Материал и методика

Оригинальные исследования тукуланов проводятся институтом мерзлотоведения СО РАН с 2010 г. Основной целью их исследований является установление хода развития этих образований, прогноз дальнейшего существования в современных климатических условиях и оценка влияния на растительность, почвы и мерзлотную обстановку. В рамках экспедиций этого института были предприняты и специальные ботанические и лихенологические работы на эоловых песках: в 2012 г. А. В. Галаниным (Galanin, 2012), а в 2015 г. — И. А. Галаниной. Было изучено правобережье р. Виллой в окрестностях с. Кысыл-Сыр и крупный тукуланый массив Махатта на левобережье Виллой (рис. 2). За две экспедиции были обследованы эти крупные дюнные массивы Центральной Якутии, сделаны первичные описания (60) и собрано около 400 листов гербария сосудистых растений, около 1000 образцов лишайников. Лишайники собирались с ветвей и коры деревьев, с почвы, углей (древесные угли, оставшиеся после сгорания стволов сосны), сухой древесины, растительных остатков и песчаных дюн.

Сбор материала проводился в следующих местообитаниях:

1. Болото мохово-багульниково-голубичное в старом термоцирке с березой тощей (*Betula exilis* Sukaczew) и отдельными молодыми березами (*Betula* sp.), 63°55'01.2" с. ш., 122°31'51.3" в. д.
2. Сосновый толокнянко-лишайниковый лес в междюнном понижении, 63°54'34.9" с. ш., 122°32'60.7" в. д.
3. Еловый шиповниково-смородиновый мохово-лишайниковый лес на высокой пойме р. Виллой, 63°54'13" с. ш., 122°37'2" в. д.
4. Ивняк в низкой пойме протоки р. Виллой. Большой до 100 м шириной песчаный пляж, ближе к подножию древнего конуса выноса ручья Кысыл-Юрях, 63°54'21.1" с. ш., 122°32'22.0" в. д.
5. Лиственничный с ольхой голубично-багульниковый лес на горизонтальной вершине старого тукулана, 63°54'35" с. ш., 122°33'01" в. д.
6. Бровка дюны тукулана, зарастающая накипными и кустистыми лишайниками с отдельными старыми соснами, 63°54'34.7" с. ш., 122°32'16.8" в. д.

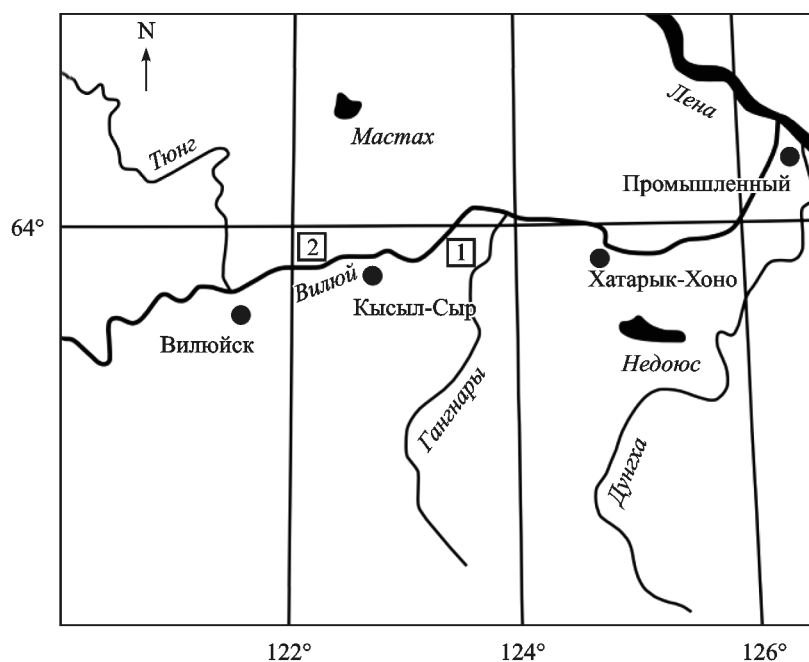


Рис. 2. Карта-схема мест исследования.

1 — расположение тукулана Кысыл-Сыр, 2 — расположение тукулана Махатта.

Fig. 2. Schematic map of the study area.

1 — location of the Kysyl-Syr tukulan, 2 — location of the Makhatta tukulan.

7. Лиственный лес в верхней части склона старого заросшего тукулана, $63^{\circ}54'23.40''$ с. ш., $122^{\circ}32'29.9''$ в. д.

8. Сосновый лишайниковый лес на зарастающей поверхности тукулана, $63^{\circ}54'36.3''$ с. ш., $122^{\circ}32'39.37''$ в. д.

9. Старая живая сосна погребенная дюной, $63^{\circ}54'45.6''$ с. ш., $122^{\circ}32'20.8''$ в. д.

10. Лиственный мохово-багульниковый лес на склоне старого тукулана северной экспозиции, $63^{\circ}54'25.1''$ $122^{\circ}32'29.9''$.

11. Лиственный лес по краям мохово-багульниково-голубичного болота, $63^{\circ}55'12.01''$ с. ш., $122^{\circ}31'7.45''$ в. д.

Обработка и определение материалов проводились в Лаборатории низших растений Биолого-почвенного института ДВО РАН. Все образцы хранятся в гербарии Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA).

Результаты

Ниже приводится список новых видов лишайников для тукуланов Центральной Якутии. Названия и авторы таксонов даны согласно базе данных Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>). В списке виды, новые для Якутии, обозначены звездочкой, для них приводятся сведения об общем распространении в России и в мире. Цифры после названий видов соответствуют номерам местообитаний.

Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Scheid. — 1, на коре лиственницы.

- **Arthrosporium populorum* A. Massal. — 8, на сухой древесине.
Встречается повсеместно в Европе, Азии, Северной Африке, Северной Америке, широко по всей России (Kotlov, 2003 а).
- **Athallia cerinelloides* (Erichsen) Arup, Frodén et Sochting — 4, на коре старой ивы.
Встречается в Европе, Азии, в России (европейская часть, Сибирь) (Kondratiuk et al., 2004).
- Baeomyces carneus* (Retz.) Florke — 2, на песчаной почве.
Biatora subduplex (Nyl.) Printzen — 2, на сухой древесине.
Buellia schaeereri De Not. — 1, на коре лиственницы.
Caloplaca cerina (Hedw.) Th. Fr. — 3, на ветках ели; — 4, на коре старой ивы.
**C. tetrasporella* (Nyl.) H. Olivier — 1, на растительных остатках.
Встречается в Северной Европе, в России (Карелия, Новосибирские острова, о-в Врангеля) (Kondratiuk et al., 2004).
- Carbonicola myrmecina* (Ach.) Bendiksbj et Timdal — 1, на коре лиственницы; — 2, на сухой древесине, на угле, на коре сосны.
Cladonia botrytes (K. G. Hagen) Willd. - 2, на коре сосны, на почве; — 3, на ветках ели, на древесине в опаде; — 5, на углях, на песке.
C. cariosa (Ach.) Spreng. — 2, на песке; — 5, на почве; — 7, на почве.
C. chlorophaea (Florke ex Sommerf.) Spreng. — 3, на ветках ели, на древесине в опаде.
C. furcata (Huds.) Schrad. — 3, на древесине в опаде; — 7, на почве.
**C. grayi* G. Merr. ex Sandst. — 5, на сухой древесине веток, на почве.
Имеет широкое распространение в арктической и умеренной зонах: в Европе, Азии, Северной и Южной Америке, а также на Гавайях и Новой Зеландии (Ahti, Stenroos, 2013). В России встречается также широко, но до последнего времени не был отмечен для Восточной и Арктической Сибири (A checklist., 2010).
- **C. imbricarica* Kristinsson — 1, на почве со мхами; — 2, на песке.
Встречается в Европе, ?Восточной Азии, на западе Северной Америки, Гренландии, Эквадоре, Аргентине (Ahti, Stenroos, 2013). В России отмечен в европейской части на севере, на юге Сибири и юге Дальнего Востока (A checklist., 2010).
- C. macilenta* Hoffm. — 2, на сухой древесине, на коре сосны, на почве, на угле; — 5, на углях, на древесине в опаде; — 7, на коре лиственницы.
**C. macrophyllodes* Nyl. — 2, на песке; — 5, на почве.
Встречается в Европе, Азии, Северной и Южной Америке (Ahti, 2013). В России широко распространен от европейской части до Дальнего Востока, исключая Восточную и Западную Сибирь (A checklist., 2010).
- **C. rei* Schaer. — 5, на углях; — 8, на углях.
Встречается в Европе, Макаронезии, Восточной Африке, Азии, Северной Америке (Ahti, 2013). В России широко распространен от Европейской части до Дальнего Востока, исключая Восточную Сибирь (A checklist., 2010).
- C. stricta* (Nyl.) Nyl. — 2, на песке; — 5, на почве; — 6, на почве.
C. uncialis (L.) Weber ex F. H. Wigg. — 2, на песке.
C. verticillata (Hoffm.) Schaer. — 2, на песке.
**Cliostomum corrugatum* (Ach.) Fr. — 2, на сухой древесине.
Встречается в Европе, Северной Америке, в России (северная и центральная Европейская часть, Кавказ, Урал, Сибирь, Дальний Восток (Хабаровский край, Курильские острова) (Kotlov, 2003б; A checklist., 2010).
- **C. griffithii* (Sm.) Coppins — 6, на сухой древесине.

Встречается в Европе, Азии (Грузия, Япония), Северной Америке, Австралии, Тасмании, Новой Зеландии; в России — северная и центральная европейская часть, Сибирь (Алтай, Саянский хребет), Дальний Восток (Камчатка) (Neshataeva et al., 2004; Kotlov, 2003б).

**C. leprosum* (Räsänen) Holien et Tønberg — 2, на сухой древесине; — 9, на сухой древесине сосны.

Встречается в северной Европе, Северной Америке; в России — север Европейской части, Урал, Кавказ (Kotlov, 2003б; A checklist., 2010).

Cupheliium tigillare (Ach.) Ach. — 1, на сухих ветках лиственницы; — 2, на сухой древесине; — 5, на сухой древесине веток.

**Hypocenomyce castaneocinerea* (Räsänen) Timdal — 2, на углях; — 5, на углях.

Встречается в Европе (Норвегия, Швеция, Финляндия, Италия), северной Африке (Марокко), Северной Америке (США, Мексика); в России — северная и центральная Европейская часть, Сибирь (Himmelbrent, Urbanavichus, 2008).

Lecanora alpigena (Ach.) Cl. Roux — 2, на сухой древесине.

L. argentata (Ach.) Rohl. — 1, на коре и ветках лиственницы; — 8, на сухой древесине.

L. vogolorum Vain. — 2, на сухой древесине.

**Lecidea alpestris* Sommerf. — 1, на мохово-почвенной подушке.

Имеет широкое распространение в Европе, Африке (Эфиопия), Северной Америке (Канада, США), Гренландии; в России — Арктика, север Европейской части, Дальний Восток (о-ов Беринга) (Andreev, 1998).

Lecidella euphoria (Florke) Hertel — 2, на сухой древесине; — 3, на ветках ели.

Melanohalea olivacea (L.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. et Lumbsch — 3, на ветках ели; — 6, на сухих веточках без коры; — 7, на ветках и коре лиственницы.

Peltigera aphthosa (L.) Willd. — 7, на почве.

P. didactyla (With.) J.R. Laundon — 3, на почве.

P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln. — 3, на почве; — 5, на углях, на почве.

P. membranacea (Ach.) Nyl. — 3, на почве.

P. scabrosa Th. Fr. — 5, на сухой древесине веток.

Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier — 3, на ветках ели; — 4, на коре старой ивы.

P. aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr. — 2, на березе.

Placynthiella uliginosa (Schrud.) Coppins et P. James — 6, на песке, на погребенной древесине.

**Rinodina freyi* H. Magn. — 3, на ветках ели; — 1, на лиственнице. — 4, на коре старой ивы.

Встречается в Европе, хотя распространение этого вида изучено недостаточно хорошо (Magnusson, 1947; Wirth et al., 2013). John Sheard (2010) отмечает, что видел образцы этого вида из Альп и Скандинавии, и указывает на существующую путаницу с видом *R. septentrionalis* из Европы (Giralt, Mayrhofer, 1995). В Северной Америке *R. freyi*, наиболее часто встречаемый вид из рода *Rinodina*, от северо-восточного побережья до восточных горных и прибрежных районов, а на западе от Аляски до Аризоны (Sheard, 2010). Для России вид приводится впервые для Дальнего Востока из Магаданской обл. и о-ва Сахалин (Sheard et al., in press).

**R. laevigata* (Ach.) Malme — 5, на коре ольхи в опаде; — 7, на ветках лиственницы; — 10, на коре лиственницы; — 11, на коре лиственницы.

Встречается в Европе (Норвегия, Швеция, Финляндия, Великобритания) (Ma-yrhofer, Moberg, 2002), Северной Америке (от Аляски до Калифорнии) (Sheard, 2010); в России широко распространен в Европейской части до западной Сибири (Kotlov, 2008).

R. mniaraea (Ach.) Körb. — 1, на растительных остатках.

**R. olea* Bagl. — 4, на коре старой ивы.

Имеет широкое распространение в южной Европе (Giralt., 2001) и рассеянно и редко встречается в Северной Америке (Shaerd, 2010). В 10-м томе Определителя лишайников России *R. olea* не приводится (Kotlov, 2010), но указывается в Списке лишайнофлоры России (A checklist., 2010), где вид *R. gennarii* Bagl. указан как его синоним. Тесная связь этих близких видов обсуждалась в ряде работ (Giralt, Mayrhofer, 1995; Trinkaus et al., 1999; Giralt., 2001), так же с привлечением генетического анализа (Helms et al., 2003; Kaschik, 2006). Авторы этих работ рассматривают оба вида как самостоятельные. С этим же согласен и монограф рода *Rinodina* J. Sheard (2010). Поэтому данные о встречаемости в России *R. olea* требуют уточнения. К *R. gennarii* относят образцы, собранные на замшелых каменистых поверхностях и, как правило, в приморских местообитаниях, а *R. olea* обитает на коре и имеет меньший размер спор и некоторые другие отличия (Sheard, 2010). На Дальнем Востоке *R. olea* найдена в Приморском крае (Sheard et al., in press).

R. olivaceobrunnea C. W. Dodge et G. E. Baker — 7, на растительных остатках.

R. septentrionalis Malme — 1, на лиственнице; — 3, на ветках ели, на древесине в опад; — 4, на коре старой ивы; — 7, на сухих веточках лиственницы.

Sphinctrina turbinata (Pers.) De. Not. — 9, на слоевище *Lecanora* sp. на сухой древесине сосны.

Trapeliopsis flexuosa (Fr.) Coppins et P. James — 2, на сухой древесине, на углях, на коре сосны доминирует; — 5, на углях; — 7, на коре лиственницы.

Заключение

Таким образом, в 2015 г. было выявлено 48 новых видов, из них 15 являются новыми для Якутии. Общий список лишайников для сообществ эоловых образований (тукуланов) в Центральной Якутии составляет 104 таксона. Список видов, поселяющихся непосредственно на песках дюн, кроме *Diploschistes muscorum* и *Trapeliopsis granulosa*, содержит: *Vaeomyces carneus*, *Cladonia coccifera* и другие кладонии, *Placynthiella uliginosa*, *Stereocaulon* sp. Интересной и характерной для тукуланов группой являются лишайники, поселяющиеся на сухой древесине и углях: *Arthrosporium populorum*, *Biatora subduplex*, *Cliostomum corrugatum*, *C. griffithii*, *C. leprosum*, *Cyphelium tigillare*, *Carbonicola myrmecina*, *Hypocenomyce castaneocinerea*.

Благодарности

Работа проведена частично при поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований: 15-45-05129 р_восток_а «Плейстоценовые криопустыни (тукуланы) Центральной Якутии» и 15-29-02382 офи_м «Микобиота Дальнего Востока России: ревизия биологического разнообразия как уникального компонента природы северо-восточной Азии».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [A checklist...] *Список лишенофлоры России*. 2010. СПб. 194 с.
- Ahti T., Stenroos S. 2013. Cladoniaceae. In T. Ahti, S. Stenroos, and R. Moberg (eds.), *Nordic Lichen Flora*. 5. Uppsala, 117 p.
- [Andreev] Андреев М. П. 1998. Семейство *Lecideaceae* Chev. emend. Hafellner. *Определитель лишайников России*. 7. СПб., с. 6—97.
- [Andreev] Андреев В. Н., Галактионова Т. Ф., Перфильева В. И., Щербаков И. П. 1987. *Основные особенности растительного покрова Якутской АССР*. Якутск, 156 с.
- Bonnot E. J. 1971. Sur la place et le role des bryophytes dans la végétation des dunes. *Colloques phytosociologiques I: Dunes*. CSA, p. 149—158.
- Dillman K. L., Geiser L. H., Riley J., Laursen G. A. 2001. Lichens of the Great Kobuk Sand Dunes of Northwestern Alaska. *Botany 2001 Plants and People*. Albuquerque; New Mexico. P. 13—14.
- Fernandez J. B. G., Barradas C. D. 1997. Lichens as indicators of a perturbation/stability gradient in the Asperillo dunes, SW Spain. *J. Coast. Conservat.* 3: 113—118.
- [Galanin] Галанин А. В. 2012. Экспедиция на тукуланы (Якутия, среднее течение реки Вилюй). http://ukhtoma.ru/expedit24_tukulan.htm.
- [Galanina] Галанина И. А. 2015. Лишениобиота вилюйских тукуланов (Якутия). *Современная Микология в России. Матер. III Междунар. микологического форума*. М., с. 336—337.
- [Galanina, Galanin, Galanin] Галанина И. А., Галанин А. В., Галанин А. А. 2015. Вилюйские тукуланы: растительность и лишениобиота. *Экология бассейна реки Вилюй: проблемы и перспективы исследований. Матер. регион. научно-практич. конф., посвящ. 25-летию Вилюйской комплексной экологической экспедиции*. Якутск, с. 83—105.
- Ghezaa G., Assinia S., Valcuvia-Passadore M. 2015. Contribution to the knowledge of lichen flora of inland sand dunes in the western Po Plain (N Italy). *Plant Biosystems*. 149 (2): 307—314.
- Giralt M. 2001. The lichen genera *Rinodina* and *Rinodinella* (lichenized *Ascomycetes*, *Physciaceae*) in the Iberian Peninsula. *Bibliotheca Lichenologica*. 79: 1—160.
- Giralt M., Mayrhofer H. 1995. Some corticolous and lignicolous species of the genus *Rinodina* (lichenized *Ascomycetes*, *Physciaceae*) lacking secondary lichen compounds and vegetative propagules in southern Europe and adjacent regions. In J.-G. Knoph, K. Schriifer et H. J. M. Sipman. *Studies in lichenology with emphasis on chemotaxonomy, geography and phytochemistry*. Festschrift Christian Leuckert. *Bibliotheca Lichenologica*. 57: 127—160.
- [Grigorev] Григорьев А. А. 1932. Геоморфологический очерк Вилюйского района. *Труды Совета по изучению производительных сил. Серия якутская. К десятилетию Якутской АССР*. 1. Геоморфология. Якутская АССР, М., 94 с.
- Helms G., Friedl T., Rambold G. 2003. Phylogenetic relationships of the *Physciaceae* inferred from rDNA sequence data and selected phenotypic characters. *Mycologia*. 95 (6): 1078—1099.
- [Himelbrant, Urbanavichus] Гимельбрант Д. Е., Урбанавичюс Г. П. 2008. Род *Hypocenetomyce* M. Choisy. *Определитель лишайников России*. Вып. 10. СПб., с. 107—115.
- James P. W., Hawksworth D. L., Rose F. 1977. Lichen communities in the British Isles: a preliminary conspectus. *Lichen Ecology* (ed. by M. R. D. Seaward). London, p. 295—413.
- Kaschik M. 2006. Taxonomic studies on saxicolous species of the genus *Rinodina* (lichenized *Ascomycetes*, *Physciaceae*) in the Southern Hemisphere with emphasis in Australia and New Zealand. *Bibliotheca Lichenologica*. 93: 1—162.
- [Kondratiuk, Khodosovtsev, Oksner] Кондратиук С. Я., Ходосовцев А. Е., Окснер А. Н. 2004. Са-лорласа. *Определитель лишайников России*. Вып. 9. СПб., с. 38—235.
- [Kotlov] Котлов Ю. В. 2003а. Род *Arthrosporum* A. Massal. *Определитель лишайников России*. Вып. 8. СПб., с. 11.
- [Kotlov] Котлов Ю. В. 2003б. Род *Cliostomum* Fr. *Определитель лишайников России*. Вып. 8. СПб., с. 60—63.
- [Kotlov] Котлов Ю. В. 2008а. Род *Rinodina* (Ach.) Gray. *Определитель лишайников России*. Вып. 10. СПб., с. 309—359.
- [Kuznetsov] Кузнецов С. С. 1927. Барханная область в Якутском крае. *Природа*. 10: 785—790.
- [Maak] Маак Р. К. 1886. *Вилюйский округ Якутской области*. СПб., 2. 363 с.
- Magnusson A. H. 1947. Studies in Non-Saxicolous species of *Rinodina*, mainly from Europe and Siberia. *Acta Horti Gotob.* 17: 191—334.
- Magnusson M. 1983. Composition and succession of bryophytes and lichens in an outer coastal dune area in southern Sweden. *Cryptogamie, Bryologie Lichenologie*. 4 (4): 335—355.
- Mayrhofer H., Moberg R. 2002. *Rinodina* (Ach.) Gray. *Nordic Lichen Flora*. Vol. 2. P. 41—69.
- [Neshataeva, Cherniagina, Cherniadeva, Himelbrant, Kuznetsova, Kirichenko] Нешатаева В. Ю., Чернягина О. А., Чернядьева И. В., Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С., Кириченко В. Е. 2004. Ко-

ренные старовозрастные еловые леса бассейна реки Еловка, центральная Камчатка (ценоотические, бриофлористические лишенобиотические особенности). *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. IV науч. конф.* Петропавловск-Камчатский, с. 100—124.

[Pavlov] Павлов, П. Д. 1981. Географическое распространение золотых песков в Центральной Якутии. *Эоловые образования Центральной Якутии*. Якутск, с. 18—30.

[Pavlov, Maksimov] Павлов П. Д., Максимов Г. Н. 1981. Некоторые аспекты изучения тукуланов Центральной Якутии. *Эоловые образования Центральной Якутии*. Якутск, с. 4—18.

Pierrot R. V. 1980. Bryophytes des dunes du littoral charentais. La vie dans les dunes. *Bull. Soc. Bot., Centre-Ouest. Nouv. sér. num. spec.* 4: 102—111.

[Poriadina] Порядина Л. Н. 2011. Лишайники эоловых образований Центральной Якутии. *Матер. IX Междунар. НПК «Наука и современность — 2011»*. Новосибирск, с. 27—30.

[Rabotnov] Работнов Т. А. 1935. Ландшафты песчаных образований в низовьях Вилюя. *Землеведение*, 37. С. 321—338.

Rhind P., Stevens D., Sanderson R. 2006. A review and floristic analysis of lichen-rich grey dune vegetation in Britain. *Proc. Roy. Irish Acad. Ser. B. Biology and Environment*. 106B (3): 301—310.

[Skriabin, Pavlov, Skriabina] Скрябин С. З., Павлов П. Д., Скрябина Е. А. 1971. Тукуланы — своеобразный ландшафт Центральной Якутии. *Охрана природы Якутии. Матер. V Респ. совещ. по охране природы Якутии*. Иркутск, с. 37—39.

Sheard J. 2010. The lichen genus *Rinodina* (Ach.) Gray (*Lecanoromycetidae*, *Physciaceae*) in North America, North of Mexico. 246 p.

Sheard J. W., Egkin A. K., Galanina I. A., Himelbrandt D. E., Kuznetsova E., Akira S., Spribille T., Stepanichova I., Thor G., Tonsberg T., Yakovchenko L. S. A synopsis of the lichen genus *Rinodina* (*Physciaceae*) in far eastern Asia. В печати.

Trinkaus U., Mayrhofer H., Matzer M. 1999. *Rinodina gennarii* (*Physciaceae*), a widespread species in the temperate region of the Southern Hemisphere. *Australasian Lichenology*. 45: 15—21.

Turmel J. M. 1950. Ecologie de quelques mousses des dunes du Cotentin. *Rev. Bryolog. Lichénolog.*: 50—62.

Vaz A. S., Marques J., Honrado J. P. 2014. Patterns of lichen diversity in coastal sand-dunes of northern Portugal. *Bot. Complut.* 38: 89—96.

[Vegetation...] Растительность незакрепленных песков (тукуланов). 1962. *Растительность бассейна реки Вилюя*. М.; Л., с. 111—116.

Watson W. 1918. Cryptogamic vegetation of the sand-dunes of the west coast of England. *J. Ecol.* 6: 126—143.

Wirth V., Hauck M., Schulz M. 2013. *Die Flechten Deutschlands*. 1. Eugen Ulmer, Stuttgart. 1244 p.

Wolfe S., Bond J., Lamothe M. 2011. Dune stabilization in central and southern Yukon in relation to early Holocene environmental change, northwestern North America. *Quart. Sci. Rev.* 30(3—4): 324—334.

REFERENCES

- A checklist of the lichen flora of Russia*. 2010. St. Petersburg. 194 p. (In Russ.).
- Ahti T., Stenroos S. 2013. Cladoniaceae. In T. Ahti, S. Stenroos, and R. Moberg (eds.), *Nordic Lichen Flora*. 5. Uppsala. 117 p.
- Andreev M. P. 1998. Family *Lecideaceae* Chev. emend. Hafellner. *Handbook of the lichens of Russia*. Iss. 7. St. Petersburg. 6—97. (In Russ.).
- Andreev V. N., Galaktinova T. F., Perfilova V. I., Shcherbakov I. P. 1987. *The main features of the vegetation cover of the Yakut ASSR*. Yakutsk: YB SB AS USSR. 156 p. (In Russ.).
- Bonnot E. J. 1971. Sur la place et le rôle des bryophytes dans la végétation des dunes. *Colloques phytosociologiques I: Dunes*. CSA. 149—158.
- Dillman K. L., Geiser L. H., Riley J., Laursen G. A. 2001. Lichens of the Great Kobuk Sand Dunes of Northwestern Alaska. *Botany 2001 Plants and People*. Albuquerque, New Mexico, 13—14.
- Fernandez J. B. G., Barradas C. D. 1997. Lichens as indicators of a perturbation/stability gradient in the Asperillo dunes, SW Spain. *Journal of Coastal Conservation*. 3: 113—118.
- Galanin A. V. 2012. Expedition on the tukulans (Yakutia, the middle reaches of the river Viliui). http://ukhtoma.ru/expedit24_tukulan.htm. (In Russ.).
- Galanina I. A. 2015. The lichen biota of Viliui tukulans (Yakutia). *Modern Mycology in Russia. Proceedings of the III International Mycological forum*. Moscow, 336—337. (In Russ.).
- Galanina I. A., Galanin A. V., Galanin A. A. 2015. Viliuisk tukulans: vegetation and lichen biota. *Ecology of the basin river Viliui: Problems and research perspectives. Materials of regional scientific-practical conference dedicated to the 25th anniversary of Viliuisk integrated environmental expedition*. Yakutsk, 83—105. (In Russ.).

- Ghezaa G., Assinia S., Valcuvia-Passadorea M. 2015. Contribution to the knowledge of lichen flora of inland sand dunes in the western Po Plain (N Italy). *Plant Biosystems*. 149 (2): 307—314.
- Giralt M. 2001. The lichen genera *Rinodina* and *Rinodinella* (lichenized *Ascomycetes*, *Physciaceae*) in the Iberian Peninsula. *Bibliotheca Lichenologica*. 79: 1—160.
- Giralt M., Mayrhofer H. 1995. Some corticolous and lignicolous species of the genus *Rinodina* (lichenized *Ascomycetes*, *Physciaceae*) lacking secondary lichen compounds and vegetative propagules in southern Europe and adjacent regions. In J.-G. Knoph, K. Schriifer et H. J. M. Sipman. Studies in lichenology with emphasis on chemotaxonomy, geography and phytochemistry. Festschrift Christian Leuckert. *Bibliotheca Lichenologica*. 57: 127—160.
- Grigorev A. A. 1932. Geomorphological essay on Viliui area. *Proceedings of the Council for study of productive forces. Yakutia series. By the tenth anniversary of the Yakutia ASSR. 1. Geomorphology*. Yakutia ASSR. 94 p. (In Russ.).
- Helms G., Friedl T., Rambold G. 2003. Phylogenetic relationships of the *Physciaceae* inferred from rDNA sequence data and selected phenotypic characters. *Mycologia*. 95: 1078—1099.
- Himelbrent D. E., Urbanavichus G. P. 2008. Genus *Hypocenomyce* M. Choisy. *Handbook of the lichens of Russia. Iss. 10*. St. Petersburg. 107—115. (In Russ.).
- Index Fungorum. 2008—2016. <http://www.indexfungorum.org>
- James P. W., Hawksworth D. L., Rose F. 1977. Lichen communities in the British Isles: a preliminary conspectus. *Lichen Ecology* (ed. by M. R. D. Seaward). London, p. 295—413.
- Kaschik M. 2006. Taxonomic studies on saxicolous species of the genus *Rinodina* (lichenized *Ascomycetes*, *Physciaceae*) in the Southern Hemisphere with emphasis in Australia and New Zealand. *Bibliotheca Lichenologica*. 93: 1—162.
- Kondratiuk S. Ia., Khodosovtsev A. E., Oksner A. N. 2004. *Caloplaca*. *Handbook of the lichens of Russia*. 9. St. Petersburg. 38—235. (In Russ.).
- Kotlov Iu. V. 2003a. Род *Arthrosporum* A. Massal. *Handbook of the lichens of Russia*. 8. St. Petersburg. 11. (In Russ.).
- Kotlov Iu. V. 2003b. Род *Cliostomum* Fr. *Handbook of the lichens of Russia*. 8. St. Petersburg. 60—63. (In Russ.).
- Kotlov Iu. V. 2008a. Род *Rinodina* (Ach.) Gray. *Handbook of the lichens of Russia*. 10. St. Petersburg. 309—359. (In Russ.).
- Kuznetsov S. S. 1927. Sand-dune area in the Yakutsk region. *Nature*. 10: 785—790. (In Russ.).
- Maak R. K. 1886. *Viliuski District Yakutsk region*. St. Petersburg. 2. 363 p. (In Russ.).
- Magnusson A. H. 1947. Studies in Non-Saxicolous species of *Rinodina*, mainly from Europe and Siberia. *Acta Horti Gotob.* 17: 191—334.
- Magnusson M. 1983. Composition and succession of bryophytes and lichens in an outer coastal dune area in southern Sweden. *Cryptogamie, Bryologie Lichenologie*. 4 (4): 335—355.
- Mayrhofer H., Moberg R. 2002. *Rinodina* (Ach.) Gray. *Nordic Lichen Flora*. 2: 41—69.
- Neshataeva V. Iu., Cherniagina O. A., Cherniadeva I. V., Himelbrant D. E., Kuznetsova E. C., Kirichenko V. E. 2004. Indigenous old growth spruce forests of the Basin Elovka river, central Kamchatka (features of cenosis, brioflora, lichenbiota). *Conservation of biodiversity of Kamchatka and adjacent seas: Reports IV scientific conference*. Petropavlovsk-Kamchatsky, 100—124. (In Russ.).
- Pavlov P. D. 1981. The geographical distribution of aeolian sands in Central Yakutia. *Eolian forms in Central Yakutia*. Yakutsk, 18—30. (In Russ.).
- Pavlov P. D., Maksimov G. N. 1981. Some aspects of the study tukulans Central Yakutia. *Eolian forms in Central Yakutia*. Yakutsk: Institute of Permafrost of the SB AS USSR, 4—18. (In Russ.).
- Pierrot R. B. 1980. Bryophytes des dunes du littoral charentais. La vie dans les dunes. *Bulletin de la Société Botanique de Centre-Ouest*. Nouvelle série numéro special. 4: 102—111.
- Poriadina L. N. 2011. Lichens aeolian formations of Central Yakutia. *Proceedings of the IX International SPC «Science and the present — 2011»*. Novosibirsk, 27—30. (In Russ.).
- Rabotnov T. A. 1935. Landscapes of the sand formations in the lower Viliui river. *Geography*. 37: 321—338. (In Russ.).
- Rhind P., Stevens D., Sanderson R. 2006. A review and floristic analysis of lichen-rich grey dune vegetation in Britain. *Proceedings of the Royal Irish Academy. Series B. Biology and Environment*. 106B (3): 301—310.
- Skriabin S. Z., Pavlov P. D., Skriabina E. A. 1971. Tukulans — a kind of landscape of Central Yakutia. *The Nature Conservancy of Yakutia. Proceedings of the V National Meeting on Nature Protection of Yakutia*. Irkutsk, 37—39. (In Russ.).
- Sheard J. *The lichen genus Rinodina* (Ach.) Gray (*Lecanoromycetidae*, *Physciaceae*) in North America, North of Mexico. 2010. 246 p.

Sheard J. W., Egin A. K., Galanina I. A., Himelbrandt D. E., Kuznetsova E., Akira S., Spribille T., Stepanichova I., Thor G., Tonsberg T., Yakovchenko L. S. A synopsis of the lichen genus *Rinodina* (Physciaceae) in far eastern Asia. In press.

Trinkaus U., Mayrhofer H., Matzer M. 1999. *Rinodina gennarii* (Physciaceae), a widespread species in the temperate region of the Southern Hemisphere. *Australasian Lichenology*. 45: 15—21.

Turmel J. M. 1950. Ecologie de quelques mousses des dunes du Cotentin. *Revue Bryologique et Lichénologique*, p. 50—62.

Vaz A. S., Marques J., Honrado J. P. 2014. Patterns of lichen diversity in coastal sand-dunes of northern Portugal. *Botanica Complutensis*. 38: 89—96.

Vegetation loose sands (tukulans). 1962. Vegetation of the Basin Viliui river. Moscow, Leningrad: Publishing House of the USSR Academy of Sciences. 111—116. (In Russ.).

Watson W. 1918. Cryptogamic vegetation of the sand-dunes of the west coast of England. *Journal of Ecology*. 6: 126—143.

Wirth V., Hauck M., Schulz M. 2013. *Die Flechten Deutschlands*. 1. Eugen Ulmer, Stuttgart. p. 1244.

Wolfe S., Bond J., Lamothe M. 2011. Dune stabilization in central and southern Yukon in relation to early Holocene environmental change, northwestern North America. *Quaternary Science Reviews*. 30 (3—4): 324—334.