

РЕКОНСТРУКЦІЯ ГОЛОВНИХ ЕТАПІВ ФОРМУВАННЯ ЛІТОЛІХЕНОБІОТИ КРИМСЬКОГО ПІВОСТРОВА

Холосовцев О.Є.

Херсонський державний університет

Реконструкція біот минулих епох, звичайно базується на відомому уявленні про єдність умов існування та еволюції організмів у минулому та сучасному. В такому разі спостереження та висновки, що стосуються процесів зміни сучасної літоліхенобіоти, можна застосувати до минулих епох. На нашу думку, найбільш інформативним у цьому випадку є аналіз літоліхенобіоти ландшафтів Кримського півострова.

Згідно з сучасними геологічними даними, що були отримані на основі глибоководного Чорного моря [5, 12], Крим з'явився як суша наприкінці олігоцену – на початку міоцену і являв собою острів, територіально ізольований від Кавказу, Малої Азії, Балкан та інших регіонів. Це був один з численних островів Сарматського, а потім Меотичного морів, що обумовило шляхи розвитку його біоти. Північна межа острова в цілому співпадала із північною межею гірської частини Криму, а південна – простягалася південніше на сто кілометрів. Таким чином, віддаленість острова від сусідніх була не досить великою, а розміри не такі великі, щоб могла виникнути достатня ізоляція між близькими територіями і формуватися автохтонне ядро флори [2]. Наявність на Тарханкутському півострові еоцен-олігоценових відкладів [6] свідчить про те, що Тарханкутський острів з'явився ще в еоцені. Ландшафти Керченського півострова сформувалися лише у четвертинний час [4].

Результати систематичного аналізу літоліхенобіоти Кримського півострова має найбільш близькість з літоліхенобіотами Сардинії, Східного Середземномор'я, прилеглих рівнинних територій, а також з європейськими гірськими системами альпійського орогенезу. Відсутність географічних перешкод між цими територіями у минулому не була перешкодою для заселення гірських порід лишайниками. Подібна можливість міграції через морські басейни не заперечується і для рослин [2]. Однакові екологічні умови на цих територіях та адаптивні можливості лишайників привели до формування б.м. подібних комплексів видів. Одним з найголовніших факторів, що впливали на формування літоліхенобіоти Кримського півострова були: аридизація скотонів під впливом регресії Тетісу, альпійським кліматом та плейстоценовими гляціальними та інтергляціальними кліматичними змінами.

Таким чином, використовуючи дані щодо сучасних і реліктових елементів та географії Кримського півострова, в історії формування літоліхенобіоти гіпотетично виділили сім етапів: неогеновий літоральний, неогеновий ксерофітний, пліоценовий ксерофітний, пліоценовий кріофітний, гляціальний, інтергляціальний ксерофітний та інтергляціальний мезофітний.

Неогеновий літоральний етап. На початку існування Кримського півострова, на півострові піднялися геоморфологічні карбонатні структури, які заселялися елементами літорального маринно-калоплякового та маринно-верукарієвого комплексів. Можливо, що цих елементів було більше, у зв'язку з більшою солоністю океану Тетіс.

Відокремлення Сарматського моря привело до опріснення вод, внаслідок чого зменшилася кількість видів супраліторалі або їх ареали стали диз'юнктивними, наприклад у *Caloplaca diuensis*. Існування супраліторальної зони у закритому Сарматському морі, можливо привело до утворення ряду понтичних елементів, одним з представників яких є *C. geleverjae*.

Неогеновий ксерофітний. Подальша редукція Тетису в міоцені привела до формування ксерофітної середземноморської літоліхенобіоти, яка максимально поширилася на північ Європи саме в цей час. Деякі таксони, витримавши плейстоценові зледеніння, сформували ареали, близькі до середземноморсько-європейського типу. Вірогідно, що на той час у Криму були поширені ландшафти, близькі до судацького та можливо ялтинського низько-гірських ландшафтів, де переважали вапнякові відслонення. Саме в цих ландшафтах відмічено найбільшу кількість видів із середземноморським та середземноморсько-європейським типами ареалів. Поверхні вапняків колонізували види верукаріального ліхеноценотичного елементу, особливо калопляко-аспіцилієвої групи. Вірогідно в той час на прямовисних екстремально-ксерофітних скелях були поширені види диспюсхісто-сквамаринової групи, які в подальшому зникли або скоротили ареали у межах Криму і залишилися у вигляді третинних реліктів. Серед них *Squamaria periculosa* та *Placolecis opaca*. Наприкінці третинного періоду найбільший розвиток набула рочелова ліхеноценотична група, більшість елементів якої має тропогенний характер. Ця група розвивалася на приморських затінених вапнякових скелях та ущелинах де існували б.м. постійні умови та конденсувалася волога від морських бризів. Зараз, збереглася досить обмежена група реліктових видів в ландшафтах південнобережжя Криму, серед яких *Roccella phycopsis*, *Dirina stenhammari*, *Lecanographa grumulosa*.

Вірогідніше всього, що найпершими силікатними відслоненнями, які з'явилися на поверхню в міоцен-пліоцені були ефузивні гірські породи - залишки юрських підводних вулканів. На давність ландшафту може опосередковано вказати наявність східно-середземноморського *Ramalina pontica* та понтичного *Caloplaca karadagensis*. Завдяки впливанню темними силікатними породами сонячного випромінювання, в приморській зоні створювалися умови для формування ксеричної літоральної зони. Близькі екологічні умови пустельних екотопів та екотопів ксеричної супраліторалі привели до заселення їх ксерофітними видами давніх північноамериканських та північно-африканських генетичних центрів за участю видів ксантопармелієвої групи ризокарпального ліхеноценотичного елементу. У формуванні цих ландшафтів приймали участь види дерматокарпального елемента, які зустрічаються також і в карбонатних гірських породах. Давньосередземноморський генетичний центр додав *Artusaria gallica*, *P. flavicans*, *Protoparmelia montagnei*, *Lecidella elaeochromoides*, ареали яких сьогодні обмежені Середземномор'ям. Поступово по берегах сучасного Середземномор'я з'явився генетично гетерогенний комплекс ксеричної літоральної зони, що зараз представлений елементами пертузарієвої групи, де у вигляді реліктових залишилися *Acarospora asperiana*, *A. microspora*, *A. nodulosa*. Поверхні з короткочасними водостоками були зайняті видами пельтулевої групи за участю *Peltula euploca*, *Caloplaca xerica*, *Gonohymenia nigrithella* та ін. Можливо, що останні види мігрували на територію Криму як з давніх центрів (наприклад із північноамериканського) вздовж узбережжя Тетису, так і з більш молодших центральноазиатських центрів, про що свідчить найбільша частка видів з ареалами сонорсько-давньосередземноморського типу в Карадаському давньовулканічному ландшафті.

Пліоценовий мезофітний. Можливо, що на основі рочелової групи при подальших екогенетичних процесах вичленилися елементи, що зараз складають акрокордієву групу субтобастеніального ліхеноценотичного елементу, що також містить багато представників з субтобастеніальними водоростями. Найімовірніше в процесі альпійського орогенезу по гірських ущелинах окремі, більш адаптовані елементи мезофільних та сциофільних лишайників субтобастеніальної групи поширювалися у більш високі ландшафти. Залишками подій, які відбувалися наприкінці третинного періоду, можна вважати низку третинних мезофітних видів, які збереглися в ущелинах Криму, серед них *Placopyrenium tatrense*, *Catillaria picila* та ін. У щелях тимчасових водостоків сформувалися елементи колемової ліхеноценотичної групи, серед яких ймовірно, найпоширенішими були середземноморські *Anema notarisi*, *A.*

ammulariella, *Thyrea confusa* та ін. Міграції середземноморських видів на територію Криму відбувалися з південного та південно-західного узбережжя та островів Середземномор'я, де вже в крейдяного періоду були поширені карбонатні гірські породи. Ліхенобіота рівнинної частини України не впливала на формування цих ландшафтів, тому що в цей час тут були головним чином поширені ландшафти за участю кристалічних гірських порід.

Пліоценовий кріофільний. Встановлення морозного полярного клімату 5 млн. років тому привело до зниження температур у Середземному морі [7]. У західній частині Альпійської складчастості, в крайньому випадку у палеогені, склалися умови для міграції у середземноморські гірські системи окремих груп кріофільних літофільних організмів. Не виключно, що саме ці території стали одним з центрів видоутворення окремих груп спільних лишайників, зокрема представників родів *Polyblastia* та *Staurothele*. Альпійський орогенез привів до формування нових видів на основі сформованої ксерофільної Середземноморської літоліхенобіоти, зокрема представників *Squamaria*, *Caloplaca* (subgen. *Gyalolechia*) та ін.

Аналізуючи дані щодо палеорекопструкції кримських яйл в минулому [3], ми можемо припустити, що у кінці пліоцену, у максимумі орогенезу Кримського мегантиклінорію, висота яйлинських ландшафтів могла досягати 1600-1800 м н.р.м. на якій не могли існувати постійні сніжки [11], але створилися умови для формування оригінальних яйлинських ландшафтів. Ці ландшафти майже без змін залишили базофільний комплекс лишайників, де значний відсоток складають помірно-ксерофітні та середземноморсько-ксерофітні елементи. Можливо, що саме в цих умовах сформувався кримський яйлинський вид *Xanthoria digitata*, що має низку близьких з *X. papillifera*. На основі середземноморських мезофітних омброфітних комплексів родинової групи, що поширені в горах південної Європи, виділені високі гірські групи кріофільних лишайників гіменелієвого комплексу за участю ендолітних *Farnoldia jurana*, *F. procyta*, *Hymenelia caerulea* та ін. Поширення екоотопів з тимчасовими водостоками привели до розселення у яйлинських та під'яйлинських ландшафтах колематальних елементів, серед яких на яйлах поширились *Collema polycarpon*, *C. undulatum*, *C. parvum* та ін. Серед реліктових субальпійських третинних видів на кримських яйлах та юрських вапняках зустрічаються також *Caloplaca australis*, *Teloschistes contortuplicatus*, *Lecanora reuteri*.

Гляціальний. Подальші холодні періоди плейстоцену, особливо рисс та в'юрм, внесли зміни в літоліхенобіоту Криму. Саме з цим періодом ми співвідносимо поширення мобільних елементів мегаспорового комплексу, що представлені *Megaspora verrucosa*, *Caloplaca piniospila*, *C. tirolensis*, *Catapyrenium cinereum*, *Leucocarpia biatorella* та ін.

Екзогенні процеси у Криму, після завершення процесів орогенезу привели до формування ландшафтів за участю лаколітів. Заглиблення та розмив південної частини Кримських гір привели до сповзання з лаколітових тіл вапнякової оболонки і відслоненню твердих габро-порфітів на поверхню. Швидше всього, що ці процеси завершилися у плейстоцені, тому що саме на північному схилі Аю-Дага знайдено крім звичайних ксерофітних елементів ризокарпального комплексу, найбільшу частку елементів субаркто-альпійської умбілікарисової групи, серед яких *Umbilicaria deusta* та *U. proboscidea*, а також значну кількість мезофільних елементів ерпідієвої групи, серед яких *Diploeschistes scruposus*, *Immersaria athrocarpa*, *Porpidia crustulata*, *P. cinereoatra*, *P. contraponenda*, *P. macrocarpa*, *Rhizocarpon petreum*, *Rh. polycarpon*, *R. obscuratum*, *Scoliciosporum umbrinum*, *Trapelia coarctata*, *Trapelia involuta*, *Trapelia obtegens*, *Umbilicaria umbrinula*. В періоди кліматичного оптимуму літоліхенобіота цих ландшафтів змінилася, збагатившись на помірно-ксерофітні елементи та види ксерофітного літорального комплексу, що можливо вже існував на Карадазі.

Інтергляціальний мезофільний. Формування сучасної літоліхенобіоти відносно лісових ландшафтів ми відносимо до інтергляціальних періодів. Саме з цими періодами (особливо рисс-в'юрм) також співвідноситься формування на Кримському півострові моральних угруповань [2]. На основі мезофітних третинних комплексів, які вже існували в Криму у пліоцені, сформувалися сучасні мезофітні та гігрофільні комплекси лісових ландшафтів Криму. У цей час, вздовж постійних річок Криму в ущелинах на різноманітних відслоненнях поширились гігрофільні види аспіциального ліхеноценотичного елементу, серед

них *Hymenolea ceracea*, *Ionaspis epulotica*, *Dermatocarpon luridum*, *Porina chlorotica*, *Bacidia saccoviridis*, *Thelidium absconditum*, *Verrucaria aethiobola*, *Verrucaria dolosa*, *V. pinquicola*. Найвлогіші екотони, із значною участю мохоподібних, колонізували види лобаріального ліхеноценотичного елементів, серед них *Leptogium gelatinosum*, *Collema auriforme*, *C. flaccidum*, *Cephruma laevigatum*, *N. parile*, *N. resupinatum*, *Pannaria conoplea* та ін. Прямовисні поверхні конгломератів у таких ландшафтах поступово замістили елементи рочеліального комплексу на кризотриксальний та денраріальний.

Інтергляціальний ксерофільний. У часи посушливіших інтергляціальних періодів, коли відступала кріофільна літоліхенобіота, склалися найбільш сприятливі умови для проникнення у Крим центральноазіатських континентально-ксерофітних елементів, які вже раніше були поширені на рівнині континентальної частини України. Серед них на яйлах поширились *Xanthoparmelia deserorum*, *X. subdiffuens*, *Aspicilia fruticulosa*, *A. vagans* та ін. Подальші трансформації клімату привели до формування оригінального епігейного комплексу в петрофітних скотонах за участю субаркто-альпійських та континентально-ксерофітних елементів, який знаходиться в рівновазі з кліматом яйл. На західних яйлах більша низка субаркто-альпійських, тоді як на східних – континентально-ксерофітних елементів. Саме такий комплекс, що сформувався у постплейстоценовий період, відмічений і у високогірських степових скотонах Монголії [1].

Літоліхенобіота рівнинних ландшафтів Кримського півострова почала формуватися у четвертинному періоді. Вона була подібна середземноморським ландшафтам південного узбережжя Кримського півострова, про що свідчать знахідки на Керченському півострові низки реліктових третинних видів *Rocella fucoides*, *Dirina stenhammari*, *Lecanographa grumulosa*. Проникнення більшості видів ісоретального ліхеноценотичного елементу на території рівнинного Криму ми співвідносимо з континентальним періодом інтергляціалів, після того коли наприкінці третинного періоду на рівнинній частині України вже сформувалися степові ландшафти [9, 10] і були поширені відповідні групи лишайників [8]. Плейстоценові похолодання майже не залишили свідків серед представників рівнинних Кримських літоліхенобіот, на відміну від літоліхенобіот яйлинських ландшафтів. На Тарханкутському півострові зростає найбільша кількість видів континентально-ксерофітного фітокліматичного елементу *Heppia lutosa*, *Neofuscelia taurica*, *Endocarpon pusillum*, *Squamaria lentigera*, що пов'язано з більш тривалим впливом континентального клімату на ці ландшафти в подальшому.

Таким чином, в історії формування літоліхенобіоти гіпотетично можна виділити сім етапів: неогеновий літоральний, неогеновий ксерофітний, пліоценовий мезофітний, пліоценовий кріофільний, гляціальний, інтергляціальний ксерофільний та інтергляціальний мезофільний. Перший етап характеризується формуванням маринно-калоплакової та маринно-верукарієвої ліхеноценотичних груп в зоні супраліторалі. Другий – колонізація ландшафтів за участю вапняків переважно елементами калоплако-аспіцилієвої, диплосхисто-сквамаринової груп та цитрино-калоплакової груп, а силікатів – елементами ксантопармелієвої, рамалінової, пертузарієвої та пельтулевої груп. Третій – утворення у низькогірських ландшафтах елементів рочелової групи, а у середньогірських – колемової, акрокордієвої, ринодинової та циррохроо-калоплакової груп. Четвертий – заселення елементами гіменелієвої та маструкато-аспіцилієвої груп найвищих ландшафтів на карбонатній літогенній основі. П'ятий етап – поява елементів тмбілікарієвої, кроцинієвої, димеленієвої груп у ландшафтах на силікатній основі та поширення мегаспорової, цетрарієвої та дактилієвої груп у прайлієвських ландшафтах. Шостий – збагачення елементами порпідієвої та аспіцилієвої груп лісових та гірсько-річкових ландшафтів. Сьомий етап – колонізація елементами диплосхистої групи яйлинських та рівнинних ландшафтів та поширення елементів тонієвої групи.

Список літератури

1. Голубкова Н.С. Анализ флоры лишайников Монголии. – И Наука, Ленингр. отд-ние, 1983. 248 с.
2. Дидух Я.П. Растительный покров Горного Крыма. – К.: Наук. думка, 1992. – 253 с.

- Ена А. В., Ена А. В. Крымский палеоэндемик *Silene jailensis* N. Rubtz. Как ландшафтно-экологический индикатор // Укр. фітоценол. зб. – Сер. С. Фітоекологія. – К.: Фітосоціоцентр, 1999. – Т. 15, № 1. – С. 108–115.
- Ена В. Г., Тарасенко В. С. Геологическое строение и геоморфология // Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. Вопросы развития Крыма. Симферополь: Сонат, 1999. – Вып. 11. – С. 8–9.
- Ильхан Э. Восточная Турция // Мезозойско-кайнозойские складчатые пояса. Альпийско-гималайские складчатые области. – Т. 1. – М.: Мир, 1977. – С. 234–247.
- Казанцев Ю. В. Тектоника Крыма. – М.: Наука, 1982. – 112 с.
- Кожеевников Ю. П. Растительный покров Северной Азии в исторической перспективе. – С.-Петербург: Мир и семья, 1996. – 400 с.
- Кондратюк С. Я. Ліхенофлора рівнинної частини України та її аналіз // Дис. доктора біолог. наук: 03.00.05, 03.00.24 – Київ, 1996. – 592 с.
- Лавренко Е. М. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР // Ботан. журн. – 1981. – Т. 66, № 3. – С. 313–327.
- Лавренко Е. М., Кармышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. – М.: Наука, 1991. – 144 с.
- Макаров Н. Н., Клюкин А. А. Свидетельства древнего оледенения Понтиды // Понтида. – 1999. – № 1. – С. 18–29.
- Мурашов М. В., Непрочнов, Ю. П., Тримонис Э. С. История развития Черноморской впадины // Геологическая история Черного моря по результатам глубоководного бурения. – М.: Наука, 1980. – С. 184–190.