

Санкт-Петербургский государственный университет

Дёмина Александра Владимировна

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *NEPHROMOPSIS LAURERI* (KREMP.) KUROK.  
В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ**

Выпускная квалификационная работа  
по направлению подготовки 020200 «Биология»  
основная образовательная программа бакалавриата «Биология»  
профиль «Клеточная и молекулярная биология, биотехнология»

Работа выполнена на кафедре ботаники  
(зав. кафедрой — д. б. н., проф. А. А. Паутов)

Научный руководитель:  
младший научный сотрудник И. С. Степанчикова

Санкт-Петербург

2017

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Оглавление .....	2
Введение .....	3
Глава 1. Обзор литературы. Характеристика объекта исследования .....	5
Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследований и история изучения его лишенобиоты .....	9
Физико-географическая характеристика района исследований .....	9
История изучения лишенобиоты восточной части Ленинградской области .....	15
Глава 3. Материалы и методы .....	17
Глава 4. Результаты и обсуждение .....	21
Анализ распространения <i>Nephromopsis laureri</i> в Ленинградской области .....	21
Характеристика фитоценоотических предпочтений <i>Nephromopsis laureri</i> в Ленинградской области .....	22
Характеристика популяции <i>Nephromopsis laureri</i> в Ленинградской области .....	29
Выводы .....	52
Литература .....	53

## ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время лишенобиота Ленинградской области является одной из наиболее изученных на территории России, однако лишенологические исследования не теряют своей актуальности. До начала XXI века подробных широкомасштабных планомерных исследований в восточной части Ленинградской области не проводили в связи с труднодоступностью многих территорий, в виду чего до сих пор остаются участки, исследованные недостаточно подробно, а исторические данные о лишенобиоте немногочисленны и фрагментарны. Нуждаются в более подробном изучении особенности распространения и экологии некоторых видов лишайников, адекватной интерпретации требуют отдельные неожиданные находки. Так в 2007 г. впервые в Ленинградской области был обнаружен *Nephromopsis laureri* (Kremp.) Kurok. (Stepanchikova et al., 2009). Это довольно яркий и относительно крупный листоватый лишайник, достаточно широко распространенный в Евразии, однако каких-либо упоминаний о его находках на территориях, ныне относящихся к Ленинградской области, в литературе не обнаружено.

*Nephromopsis laureri* на основании экспертной оценки предложено считать специализированным видом биологически ценных старовозрастных еловых лесов Северо-Запада Европейской России (Andersson и др., 2009; Конечная и др., 2009). Он занесен в Красную книгу Российской Федерации (Красная..., 2008) как редкий вид (категория 3б) и, на основании наших данных, предложен к занесению в Красную книгу Ленинградской области (Дёмина, 2017) как исчезающий вид (категория EN). В то же время необходимы специальные дополнительные исследования для выяснения характера распространения и экологических предпочтений вида, а также для решения вопроса о возможных причинах его появления в регионе.

**Цель исследования** — изучить особенности распространения и охарактеризовать состояние популяции *Nephromopsis laureri* на северо-западной границе европейской части ареала в пределах Ленинградской области.

Для достижения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

- оценить характер распределения, размер и плотность популяции *Nephromopsis laureri*;
- описать видовой состав лишайников, сопутствующих *Nephromopsis laureri* в эпифитных сообществах;
- охарактеризовать экологические особенности и состояние популяции вида на северо-западной границе ареала распространения.

Работа проведена на базе кафедры ботаники биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ) под руководством

И. С. Степанчиковой. В полевых исследованиях 2016 г. в Подпорожском районе Ленинградской области помимо автора участвовали И. С. Степанчикова и Е. И. Розанцева. Содействие в определении материала оказывали Д. Е. Гимельбрант, И. С. Степанчикова, Л. А. Конорева и Е. И. Розанцева. П. Лазурину и жителям экопоселения Гришино автор признателен за предоставление транспорта и приюта.

Выражаю свою искреннюю благодарность всем участникам исследования за помощь и консультации при проведении полевых и лабораторных работ (сбор и определение материала). Также благодарю коллектив кафедры ботаники СПбГУ за моральную поддержку и терпение.

Материалы настоящей работы использованы при подготовке нового издания Красной книги Ленинградской области (издание запланировано на 2017 г.) (Дёмина, 2017), а также при обосновании расширения планируемой ООПТ «Северо-Свирский».

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ. ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЯ

### Современное систематическое положение

*Nephromopsis laureri* (Kremp.) Kurok. (Lücking et al., 2016):

Отдел ASCOMYCOTA Caval.-Sm.

Подотдел PEZIZOMYCOTINA O. E. Erikss. et Winka

Класс LECANOROMYCETES O. E. Erikss. et Winka

Подкласс LECANOROMYCETIDAE P. M. Kirk, P. F. Cannon, J. C. David et Stalpers ex Miadl., Lutzoni et Lumbsch

Порядок LECANORALES Nannf.

Семейство PARMELIACEAE Zenker

Род NEPHROMOPSIS Müll. Arg.

*Nephromopsis laureri* (Kremp.) Kurok., J. Jap. Bot., 66: 156 (Kurokawa, 1991).

В 1851 г. немецкий лишенолог и лесовед August von Krempelhuber впервые описал вид как *Cetraria laureri* (Krempelhuber, 1851), позднее финский ботаник William Nylander отнес его к роду *Platismatia* (Nylander, 1855). Название *Nephromopsis laureri* (Kremp.) Kurok. предложено японским лишенологом Syo Kurokawa (1991). В 1994 г. эстонским и шведским лишенологами Tiina Randlane и Arne Thell был описан род *Tuckneraria* Randl. et Thell, к которому предложено было отнести несколько видов рода *Nephromopsis*, включая рассматриваемый (Randlane, Thell, 1994; Thell, 1996). Позднее по результатам молекулярного анализа виды рода *Tuckneraria* вновь было предложено рассматривать в составе рода *Nephromopsis* (Thell et al., 2005), поэтому номенклатурная комбинация *Nephromopsis laureri* использована в нашей работе как приоритетная.

**Морфология таллома.** Таллом листоватый широколопастной, до 5 см диаметром, в центре плотно прижат к субстрату, по краям лопасти приподнимаются. Лопастии плотные, до 5 мм шириной, верхняя поверхность гладкая, слегка лоснящаяся, от соломенно-желтого до зеленовато-желтого цвета в сухом состоянии, нижняя — светлая до светло-коричневой, с редкими простыми или разветвленными ризинами; присутствуют псевдоцифеллы. Края лопастей могут быть изогнутыми, курчавыми, по краю сплошной каймой формируются соредии, не отличающиеся по цвету от таллома. Наличие соредий отличает данный вид от остальных представителей рода *Nephromopsis*. По краю таллома могут образовываться черные выпуклые пикниды, иногда приподнятые на очень короткой ножке. Изидии не формируются. Размножается преимущественно вегетативно, путем фрагментации таллома и соредиями. Апотеции неизвестны (Randlane et al., 1994; Randlane et al., 2001; Randlane et Saag, 2004).

Важно отметить, что *Nephromopsis laureri* внешне похож на массовый на северо-западе Европейской России вид лишайника *Platismatia glauca* (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb., однако последний окрашен в сизо-серый цвет без желтого оттенка, нижняя поверхность темно-коричневая до черной, по краям лопастей обычно формирует изидии, а также содержит иной набор лишайниковых веществ (Myllys et al., 2011).

**Состав лишайниковых веществ.** В талломах *Nephromopsis laureri* содержатся лихестериновая и протолихестериновая кислоты, тогда как в талломах внешне наиболее похожего вида *Platismatia glauca* присутствуют атранорин и каперовая кислота (Myllys et al., 2011; Randle et Saag, 2004).

**Распространение.** В Ленинградской области вид находится на северо-западной границе европейской части ареала и известен исключительно по ряду недавних находок в пределах Подпорожского, Тихвинского и Бокситогорского районов (Stepanchikova et al., 2009, 2010; Большанин и др., 2012; Сорокина и др., 2013а, б). Занесен в Красную книгу Российской Федерации (Красная..., 2008) как редкий вид (категория 3б), предложен к включению в Красную книгу Ленинградской области (Дёмина, 2017) как исчезающий вид (категория EN). В данный момент на территории Ленинградской области вид известен исключительно из восточных районов, где ареал его распространения сильно фрагментирован. В части местонахождений представлен единичными особями, в наиболее оптимальных условиях встречаются пятна популяций высокой плотности. Важно отметить, что все известные местонахождения вида располагаются в пределах территорий интенсивного лесопользования.

В европейской части России вид встречается кроме Ленинградской области в Новгородской (Stepanchikova et al., 2013) и Костромской (Кузнецова, Сказкина, 2010) областях, отмечен в Республике Карелия (Фадеева и др., 2007), известен из Республики Коми (Пыстина, Херманссон, 2006). Также известны местонахождения на Урале в Челябинской области (Урбанавичене, 2011), и в Республике Башкортостан (Журавлева и др., 2004), однако основная часть российской популяции находится в Южной и Восточной Сибири и на юге Дальнего Востока (см., например, Randle et al., 2001; Урбанавичене, Урбанавичюс, 2009; Жданов, 2010; Скирина и др., 2016). За пределами России известен из Центральной Европы (Nascimbene, 2006, 2008), Азии (материалы гербария LE; Randle, Saag, 2004) и Южной Америки (Randle, Saag, 2004).

По данным молекулярных исследований (Thell et al., 2005) европейская и азиатская популяции образуют две самостоятельные клады. На основе этих данных можно говорить о существовании двух криптовидов на территории евразийского континента, не отличающихся друг от друга морфологически. Необходимы дополнительные молекулярные исследования, чтобы иметь возможность четко охарактеризовать ареалы распространения криптовидов.

**Экологические особенности.** *Nephromopsis laureri* имеет довольно широкий ареал распространения в мире, в том числе и в Евразии. В связи с тем, что природные и климатические условия на протяжении ареала варьируют в широких пределах по значимым для лишайников параметрам, можно предположить, что вид, обладающий столь широким ареалом, способен адаптироваться к различным субстратам и ландшафтно-ценотическим условиям.

В Западной Европе вид предпочитает горные районы, обнаружен в Альпах, где отмечен в светлохвойных лесах на лиственницах и соснах (Nascimbene, 2008) и является регионально редким видом (Nascimbene et al., 2006).

На Урале (Челябинская область) *Nephromopsis laureri* встречается на веточках елей, на коре берез, на мхах поверх скал в елово-пихтовых лесах (Урбанавичене, 2011). В Республике Башкортостан он отмечен в темнохвойных старовозрастных лесах на коре рябин (Журавлева и др., 2004).

В Азии *Nephromopsis laureri* также отмечен преимущественно в горных районах. В юго-восточной части евроазиатского ареала, например, на территории Тибетского нагорья, он обнаруживается на рододендронах в горной местности, на коре сосны *Pinus yunnanensis* Franchet и пнях в сосновых лесах, а также в дубравах (Randlane et al., 2001). В Сибири в Красноярском крае вид обитает на веточках пихт и елей, на коре берез, гнилой древесине и мхах в хвойных (еловых и сосновых), березовых и березово-еловых лесах (Жданов, 2010). В Восточных Саянах (Республика Бурятия) он встречается как эпифит на стволах лиственницы, кедра, березы, на сухих ветвях пихты, а также на ветвях ивы, единично отмечен на замшелых валунах в пихтово-кедровых лесах и лиственничниках, также выходит на открытые места — на скалы и застывшие лавовые потоки (Урбанавичене, Урбанавичюс, 2009). На Дальнем Востоке в Хабаровском крае *Nephromopsis laureri* встречается на коре лиственницы в смешанном лесу (гербарий Н), а на Сахалине — в пихтово-еловом лесу на коре *Picea jezoensis* Fisch. ex Trautv. et C. A. Mey., *Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast. и *Alnus hirsuta* (Spach) Rupr. (Скирина и др., 2016).

Проведенное моделирование особенностей мирового распространения *Nephromopsis laureri* с учетом биоклиматических данных (Тагирджанова, Дёмина, 2017) показывает, что наиболее благоприятными для вида являются горные районы.

В то же время на территории Европейской России (в пределах Ленинградской, Новгородской и Костромской областей, Республик Коми и Карелия) *Nephromopsis laureri* был найден в равнинных местообитаниях, где он поселяется практически исключительно в старовозрастных ельниках (Пыстина, Херманссон, 2006; Фадеева и др., 2007; Stepanchikova et al., 2009; Кузнецова, Сказкина, 2010; Stepanchikova et al., 2013). Эти

данные подтверждают экспертное заключение о том, что на этой части ареала вид является специализированным, строго приуроченным к девственным, а также старовозрастным нефрагментированным или слабо фрагментированным еловым и смешанным лесным массивам значительной площади (Andersson и др., 2007). В частности, в Ленинградской и Новгородской областях *Nephromopsis laureri* встречается почти исключительно на коре стволиков и ветвей угнетенных медленно растущих елей в старовозрастных малонарушенных заболоченных сфагновых ельниках; при высокой плотности популяции и в условиях достаточного увлажнения он редко может быть отмечен на коре берез и древесине.

Специфика территории Ленинградской и Новгородской областей в сравнении со многими более южными регионами в том, что она не раз подвергалась воздействию четвертичных оледенений, последнее из которых закончилось около 10 тысяч лет назад, в связи с чем считается, что автохтонных элементов флоры в этом регионе сохраниться не могло. Заселение растениями (в частности древесными) освободившихся после деградации ледника территорий происходило сравнительно медленно (Удра, 1988; Кожаринов, 1994), в связи с чем общее региональное видовое разнообразие и до сих пор относительно невелико. Макроклиматические же условия региона таковы, что именно старовозрастные еловые леса в наибольшей степени способны обеспечить высокое разнообразие видового состава споровых организмов благодаря поддержанию в них более мягких и стабильных микроклиматических условий. Благодаря этому в таких лесах обнаруживаются многие уникальные для региона в целом виды лишайников, часть из которых, возможно, относительно недавно оказалась здесь и сумела закрепиться в малонарушенных местообитаниях.

Из всего вышеизложенного можно увидеть, что на значительных площадях евроазиатской части ареала *Nephromopsis laureri* обладает более низкой субстратной и фитоценотической избирательностью, тогда как на территории Европейской части России демонстрирует очень высокую избирательность и является индикатором старовозрастных малонарушенных еловых лесов высокой биологической ценности.



## ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ И ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЕГО ЛИХЕНОБИОТЫ

### Физико-географическая характеристика района исследований

**Географическое положение исследуемой территории.** Ленинградская область располагается на Северо-Западе Европейской части России. Восточная часть Ленинградской области, где встречается *Nephromopsis laureri*, ограничена с запада р. Волхов (между 59°16'–61°08' с. ш. и 32°20'–35°10' в. д.), простирается на 230 км с запада на восток и на 340 км с севера на юг, занимая площадь 32.6 тыс. км<sup>2</sup>. Восточная часть области граничит на севере с Республикой Карелия, на востоке с Вологодской и на юге с Новгородской областями (Административно-территориальное..., 1997).

**Геологическое строение и рельеф.** Ленинградская область лежит в зоне контакта двух крупных структур земной коры: Балтийского кристаллического щита и Восточно-Европейской (Русской) плиты, вместе образующих Восточно-Европейскую (Русскую) платформу.

Балтийский щит слагают сильно метаморфизованные породы архейского и протерозойского возраста (Геологический..., 1955; Геология..., 1971). На востоке Ленинградской области Балтийский щит выходит на поверхность только в юго-западном Прионежье. Толща пород Балтийского щита на его южных склонах становится фундаментом Восточно-Европейской плиты. В основании осадочного чехла Восточно-Европейской плиты лежит толща плотных глин Венда и песчано-глинистых отложений Кембрия. Далее следуют доломиты, глинистые сланцы и песчаники Ордовика. Расположенные выше силурийские отложения образованы песчаниками и известняками. Ближе всего к поверхности залегают девонские песчаники, глины и мергели, а также отчасти карбоновые песчано-глинистые толщи и известняки. Особенность геологической структуры этой области заключается в пологом залегании слагающих ее образований с очень слабым падением их к югу и юго-востоку. Соответственно в этом же направлении происходит последовательная смена древних осадочных слоев выходящими на поверхность более молодыми.

Наибольшую площадь в пределах района исследований занимают породы среднего и верхнего девона (Девонское поле). Каменноугольные отложения нижнего и среднего отделов образуют структурно-денудационное Карбоновое плато. Карбоновый уступ (контакт выходов Девонского поля и Карбонового плато) протянулся в меридиональном направлении. Он представляет собой скат шириной от 3–5 до 20 км и высотой от 7 до 150 м, имеющий извилистые очертания (Исаченко, 2003).

Породы девонского и каменноугольного возраста одеты чехлом четвертичных отложений, сглаживающих рельеф. На большей части территории мощность покровов, сложенных песками, супесями, суглинками и глинами, колеблется в пределах от 20 до 60 м, однако в древних долинах она может достигать 200 м. Коренные породы обнаруживают себя только в обнажениях по долинам рек (Исаченко, 2003).

Восточная часть Ленинградской области расположена на северо-западе Восточно-Европейской (Русской) равнины, в пределах Прибалтийской низменности и окаймляющей ее с востока и юга Валдайской (Валдайско-Онежской) возвышенности. Прибалтийская низменность занимает большую часть рассматриваемой территории и представляет собой полого наклоненную на север волнистую равнину с абсолютными высотами преимущественно от 50 до 100 м, пересеченную сетью рек. Валдайская возвышенность (водораздел Каспийского и Балтийского морей) представляет собой зону краевых ледниковых образований с пересеченным холмистым рельефом. Именно здесь отмечаются наивысшие отметки высот в Ленинградской области (291 м). От Прибалтийской низменности Валдайская возвышенность отделена Валдайско-Онежским уступом, который в значительной степени приурочен к склону Карбонового плато (к Карбоновому уступу).

Рельеф Ленинградской области в значительной степени обусловлен тектоническими процессами, длительными процессами осадконакопления, действием материковых оледенений и послеледниковой эрозией. Большое влияние на формирование рельефа оказал ледник последнего, Валдайского оледенения, который переработал и отложил огромное количество обломочного материала (Последний..., 1965; Давыдова и др., 1966). На современной поверхности изучаемой территории выделяют следующие категории рельефа: ледниково-аккумулятивный, водно-ледниковый, водный, биогенный и техногенный.

**Климат.** Умеренно холодный и влажный климат Ленинградской области определяется ее положением в умеренных широтах Европейской России и влиянием Атлантического океана и его морей. Крупные водоемы (Финский залив Балтийского моря, Ладожское и Онежское озера) смягчают климат и придают ему черты морского. Так, зимы здесь сравнительно мягкие, а сильные морозы быстро сменяются оттепелями, а лето умеренно теплое, в некоторые годы прохладное. Среднегодовая температура воздуха в восточной части Ленинградской области + 2–3° С, изотерма января составляет -9.5–11.0° С, июля — + 16–17.2° С (Справочник..., 1965, 1968; Природа..., 1983; Попова и др., 2005). В течение года выпадает 600–800 мм осадков, большая часть — в июле-сентябре. На распределение осадков на местности влияет характер рельефа: наибольшее количество осадков выпадает на наветренных склонах возвышенностей, наименьшее — на низменном побережье Ладожского озера. Климат территории избыточно влажный.

Зонально-климатические различия в пределах восточной части Ленинградской области выражены очень слабо и выражаются, главным образом, в очень плавном увеличении средних летних температур с севера на юг. Значительно сильнее выражены различия климата, обусловленные степенью удаленности от Атлантического океана и геоморфологическими различиями внутри территории: с увеличением абсолютной высоты и степени расчлененности рельефа увеличивается количество осадков. Так, по сравнению с окружающими районами, для климата Вепсовской возвышенности и Свирско-Оятского водораздела характерна повышенная среднегодовая влажность и более прохладное лето. Обилие котловин создает условия для частых поздневесенних и раннеосенних заморозков, во время продолжительных дождей значительная часть воды стекает в понижения, зимой здесь аккумулируется, а сход снежного покрова идет медленнее (Попова и др., 2005).

Для побережий Ладожского и Онежского озер также характерны некоторые климатические особенности. Весной их охлажденные за зиму воды тормозят рост температуры воздуха в прибрежной зоне, а осенью нагретые за лето водоемы несколько замедляют приход холодов.

**История формирования природной среды.** Естественные процессы, протекавшие на Северо-Западе Европейской части России в конце плейстоцена и в голоцене, были связаны с проявлением новейшей тектоники, климатической цикличностью, формированием современного почвенного и растительного покрова. Во второй половине голоцена немаловажную роль в формировании природной среды сыграла также хозяйственная деятельность человека.

Последнее (валдайское) оледенение началось около 115 тыс. лет назад. В максимум оледенения 25–20 тыс. лет назад ледяной панцирь доходил до линии Смоленск-Вологда-Мезень и вся территория Ленинградской области находилась под его толщей. Около 16 тыс. лет назад начался процесс деградации ледника, а восточная часть Ленинградской области полностью освободилась от ледяного покрова около 12 тыс. лет назад (Последний..., 1965). В последующие климатические эпохи происходила последовательная смена тундровой растительности мелколиственными и сосново-мелколиственными лесами, а вслед за ними — широколиственными лесами. Около 4,5 тыс. лет назад климат становится более влажным и прохладным. Увеличение количества осадков приводило к значительному оподзоливанию почвы и потому к быстрому сокращению площадей, занятых широколиственными лесами. Им на смену пришли значительно менее требовательные к почвам еловые леса. Примерно 3–2 тыс. лет назад ель достигла на Северо-Западе России своего максимального распространения, и с тех пор является основной лесообразующей породой (Цвелев, 2000).

Таким образом, значительное разнообразие ландшафтов и фитоценозов северо-запада Восточно-Европейской равнины является результатом многочисленных и разнородных природных процессов, происходивших здесь в различные геологические эпохи. В то же время, антропогенное воздействие, впервые проявившееся еще в середине атлантического периода, привело к очень существенным изменениям природных комплексов региона.

Первые достоверные сведения о деятельности человека в пределах нашего района исследований относятся к концу IV-началу III тысячелетия до нашей эры — именно этим периодом датируются наиболее старые археологические находки (Лапшин, 1995). На рубеже I и II тысячелетий нашей эры территория между Ладожским, Онежским и Белым озерами, а также рекой Сясь, была заселена угро-финским племенем Весь, занимавшимся торговлей и скотоводством. Существует мало данных о земледелии у Веси. Возможно, пашенное земледелие стало активно развиваться только с появлением на этой территории новгородцев, поселившихся на берегах реки Оять в XII веке (Финно-угры..., 1978). Процесс образования сельских населенных пунктов и формирование окультуренных комплексов интенсивно протекали в XII–XV вв. (Сушков, 1972). Вероятнее всего, к XVI в. все наиболее удобные местоположения уже были заняты деревенскими поселениями.

На сегодняшний день восточная часть Ленинградской области характеризуется относительно невысокой плотностью населения. Здесь расположено лишь три города, население которых составляет 40–60 тыс. жителей. Большинство крупных населенных пунктов (например, Тихвин, Лодейное Поле, Винницы, Вознесенье) имеет длительную историю и уже в течение многих веков оказывает значительное воздействие на окружающие их ландшафты и сообщества. Из антропогенных воздействий, в наибольшей мере сказавшихся на распространении, составе и структуре растительных сообществ, необходимо отметить сведение лесов для использования лесных земель под строительство и для сельскохозяйственных нужд, прокладку дорог и иных линейных объектов, заготовку древесины для различных нужд (топливо, строительство), ведение лесного хозяйства (в том числе уход за лесом, лесовосстановление, охрана от пожаров), мелиорацию и дальнейшее использование болот, добычу полезных ископаемых, рекреационное использование земель (Федорчук и др., 2005).

После основания Санкт-Петербурга начали активно эксплуатироваться леса. Наиболее активные лесозаготовки происходят с конца XIX в., когда начинают применяться сплошные рубки. С 1930-х до начала 1990-х годов применяются сплошные концентрированные рубки, связанные с внедрением комплексной механизации лесозаготовок (Федорчук, 1999). Значительное влияние на леса оказала подсечно-огневая

система земледелия, широко распространенная в северо-западных районах России с XII в. и еще в начале XX в. считавшаяся оптимальной для некоторых уездов Петербургской губернии (Орлов, 1906 — цит. по Федорчук и др., 2005). В результате, уже к началу XX в. в долине реки Свирь были практически полностью сведены все леса. Эта система в несколько видоизмененном виде просуществовала в восточной части Ленинградской области до послевоенного времени. Результатом этого, как и сплошных рубок, стало массовое распространение мелколиственных лесов (Федорчук и др., 2005). На сегодняшний день лесозаготовки по-прежнему остаются одним из важнейших видов хозяйственной деятельности в регионе.

Торфоразработки и добыча полезных ископаемых также сыграли роль в изменениях ландшафтов и растительности восточной части Ленинградской области. Залежи бокситов были открыты под Тихвином во второй половине XIX в., благодаря чему возникли города Бокситогорск и Пикалево. В 1930-х гг. до 1941 г. в окрестностях д. Щелейки на Онежском озере действовал рудник и карьер Министерства обороны, на котором добывали габбро-диабаз. С 2004 г. здесь ведется добыча щебня и песка.

Значительное влияние на облик восточной части Ленинградской области оказала Верхнесвирская ГЭС, работающая с 1951 г. Из-за строительства плотины на реке Свирь образовался Ивинский разлив, было затоплено 275 км<sup>2</sup> (Большая..., 1971).

В годы Великой Отечественной войны значительные территории восточной части Ленинградской области находилась в прифронтовой зоне, территория подвергалась бомбардировкам и артиллерийским обстрелам. И сегодня здесь можно встретить окопы, воронки, колючая проволока, остатки укреплений.

Существенным фактором, оказавшим влияние на формирование природной среды восточной части Ленинградской области, являются пожары. Определенный пожарный режим в таежной зоне Европы сложился на протяжении нескольких тысяч лет. Ельники практически полностью выгорают от естественных пожаров 1–2 раза за 1000 лет, что являются следствием аномальных засух. Избежать пожаров удастся только наиболее заболоченным участкам еловых лесов. В сосняках катастрофические верховые пожары случаются 1–3 раза в 300 лет, а низовые — еще чаще (в сосняках лишайниковых и брусничных — один раз в 40 лет). При всех видах хозяйственной деятельности возникают дополнительные источники пожаров, поэтому в большинстве хвойных лесов установившаяся частота пожаров превышает естественную.

**Почвенный покров.** Разнообразие почв восточной части Ленинградской области обусловлено неоднородностью ее геологического строения, климата и растительности. Большинство почв отличается низким плодородием или непригодно для сельского

хозяйства, что позволило сохранить отдельные фрагменты старовозрастных лесов, близких по структуре к естественным таежным (Почвы..., 1973; Гагарина и др., 1995).

**Растительность.** Согласно геоботаническому районированию, территория восточной части Ленинградской области лежит в пределах таежной зоны, ее относят к подзонам средней и южной тайги, а иногда и подтайги (Борисова, 1957; Ниценко, 1958; Растительность..., 1980; Геоботаническое..., 1989; Сенников, 2005).

Основными лесообразующими породами являются ели европейская и финская (*Picea abies* и *P. ×fennica*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и, частично, береза пушистая (*Betula pubescens*) и осина (*Populus tremula*). Вторичные мелколиственные леса образуют осина, березы повислая (*B. pendula*) и пушистая, ольха серая (*Alnus incana*) и ольха черная (*A. glutinosa*). Примесь широколиственных пород не может считаться значительной, по крайней мере, севернее широты Тихвина (Борисова, 1957).

Еловые леса являются коренным для Ленинградской области типом; в прошлом они покрывали большую ее часть. Один из наиболее распространенных типов еловых лесов в Ленинградской области — ельники чернично-зеленомошные, развивающиеся на супесчаных и суглинистых почвах. Брусничные ельники чаще всего формируются на песках и супесях, а кисличные и таволговые ельники встречаются небольшими фрагментами в понижениях, особенно на Валдайской возвышенности. В верхнем течении реки Свири встречаются ельники костяничные. На обедненных, переувлажненных и плохой аэрированных почвах в моховом покрове ельников начинает преобладать кукушкин лен, а при дальнейшем ухудшении условий — сфагновые мхи. В таких условиях возникают деградирующие долгомошные и сфагновые ельники, широко распространенные в восточных районах Ленинградской области и постепенно сменяющиеся сосной (Ниценко, 1958, 1960а).

Коренные и старовозрастные еловые леса сохранились лишь небольшими участками среди обширных вырубок и вторичных мелколиственных лесов, или на минеральных островах на болотах (Очерки..., 1992). Около 82% площади ельников области, имеющих возраст более 160 лет, располагается на территории природного парка «Вепсский лес» (Федорчук, 1999).

Большинство сосновых лесов вторично и образовано на месте еловых, сведенных в результате пожаров и рубок. В качестве климаксовых сообществ сосновые леса встречаются в основном на камах и заболачивающихся зандровых песчаных равнинах (Ниценко, 1960б, 1964). Мелколиственные и смешанные леса являются преимущественно вторичными, образовавшимися на месте еловых и сосновых зеленомошных лесов. Наиболее обычны

разнообразные березняки, осинники и сероольшаники (Цинзерлинг, 1934; Ниценко, 1958; Очерки..., 1992).

Значительные площади в районе исследований занимают болота, расположенные на различных элементах рельефа. Большинство крупных болот образовалось на месте послеледниковых озер. Наиболее обычны верховые сфагновые грядово-мочажинные и грядово-озерковые болотные комплексы, реже встречаются верховые сосново-сфагновые болота без озерков и мочажин. Переходные болота распространены и приурочены к приозерным низменностям и речным долинам. Низинные болота встречаются гораздо реже и формируются в поймах и на первых надпойменных террасах в местах выклинивания грунтовых или более глубоких вод. Особо интересны и редки болота северного типа — аапа-болота (Очерки..., 1992).

Луга занимают небольшую часть исследуемой территории. Первичные луга крайне редки и приурочены к поймам рек или низким речным и озерным террасам. Большинство же пойменных лугов вблизи населенных пунктов использовалось в качестве сенокосов и пастбищ и значительно трансформировано. Суходольные луга возникли на месте сведенных лесов и занимают водоразделы, пологие склоны коренных берегов, террасы рек и озер (Очерки..., 1992).

Растительный покров района исследований, таким образом, имеет преимущественно болотно-лесной характер. Он носит переходный характер и сочетает особенности более южных, северных, восточных и западных регионов. Антропогенная трансформация растительности привела к преобразованию продуктивных хвойных лесов во вторичные лесные сообщества с увеличенной долей лиственных пород, распространению новых типов сообществ — лугов, зарослей кустарников, мелколиственных лесов, зарастающих гарей и вырубок.

### **История изучения лишенобиоты восточной части Ленинградской области**

На севере европейской части России *Nephromopsis laureri* был обнаружен сравнительно недавно. На территории Республики Коми вид известен с 90<sup>х</sup> годов XX в. (Херманссон, Кудрявцева, 1997), позднее обнаружен в Республике Карелия (Фадеева и др., 2007), в восточной части Ленинградской области найден в 2007 г. (Stepanchikova et al., 2009), в Костромской области — в 2009 г. (Кузнецова, Сказкина, 2010), в Новгородской — в 2012 г. (Stepanchikova et al., 2013).

На востоке современной территории Ленинградской области активные лишенофлористические исследования ведутся с начала XXI в. Тем не менее, первая значительная экспедиция была организована в 1875 г. и проходила по всей долине реки

Свирь. В ходе этой экспедиции финский ботаник F. Elfving собрал и впоследствии опубликовал большую коллекцию лишайников (Elfving, 1878), основная часть которой хранится в гербарии университета Хельсинки (Kuznetsova et al., 2007). Долину реки Свирь и окрестные территории исследовали в годы II Мировой Войны, коллекции R. E. Ruotsalo и V. Räsänen также сохранились в гербарии университета Хельсинки. На северо-востоке области в конце XIX и начале XX вв. также собирали лишайники финские и российские геоботаники А. К. Cajander, J. I. Lindroth, Ю. Д. Цинзерлинг, Р. Э. Регель, П. Н. Овчинников (Kuznetsova et al., 2007).

В гербарии университета Тарту хранится коллекция лишайников, собранная на территории нынешнего Тихвинского района (Природный парк «Вепский лес»), а также отдельные образцы из Лодейнопольского и Подпорожского районов, датированные 1995 и 1968 гг. соответственно (Himmelbrant, 2016). Дальнейшие исследования на востоке Ленинградской области были проведены в 90-е годы XX в.: в 1991 г. была организована первая специализированная лихенологическая экспедиция, в которой участвовали сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и университета Хельсинки, а в 1980–2005 гг. в Нижнесвирском заповеднике, Вепском лесу и на других территориях собирал лишайники А. Н. Титов (Kuznetsova et al., 2007). С 1999 г. лихенофлору восточной части Ленинградской области исследовали специалисты Санкт-Петербургского государственного университета; в 2007 г. была опубликована сводка, где были обобщены все имеющиеся данные о лишайниках этой части региона (Kuznetsova et al., 2007). После публикации списка исследования лихенофлоры востока Ленинградской области были продолжены в рамках добровольной лесной сертификации и обследования планируемых особо охраняемых природных территорий (Сорокина и др., 2013а,б) Во всех известных публикациях до 2008 г., посвященных лишайникам Ленинградской области, *Nephromopsis laureri* не упоминается, нет образцов этого вида и в научных гербариях России и Финляндии.

Полное отсутствие каких-либо исторических данных о *Nephromopsis laureri* на востоке Ленинградской области может означать как весьма недавнее появление этого вида в регионе, так и случайное его отсутствие в коллекциях XIX и XX вв. Внешнее сходство с массовым и достаточно эвритопным видом *Platismatia glauca* может являться причиной того, что довольно заметный и не слишком мелкий листоватый лишайник ранее не был обнаружен исследователями. В то же время, при внимательном наблюдении видно, что два вида морфологически достаточно хорошо отличаются по целому ряду признаков, поэтому сложно предположить, что *Nephromopsis laureri* оказался незаметен для профессиональных коллекторов столь длительное время.



### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использован, главным образом, материал, собранный автором в ходе полевых исследований 2016 г. в период с мая по август, а также данные полевых исследований 2008–2016 гг., полученные Д. Е. Гимельбрантом, И. С. Степанчиковой, Е. С. Кузнецовой и Л. В. Гагариной, в том числе при участии автора (в 2014–2015 гг.) в различных районах восточной части Ленинградской области.

Полевые исследования были проведены в Подпорожском районе Ленинградской области, наиболее подробному изучению подверглись участки с высокой плотностью популяции на территориях Токарского и Важинского лесничеств. В основном работа проходила в удаленных и труднодоступных районах территории, преодоление пути к которым было во многом упрощено благодаря личному автотранспорту исследователей. Для построения карты распространения *Nephromopsis laureri* в Ленинградской области использованы данные о его местонахождениях в Бокситогорском и Тихвинском районах, предоставленные коллегами (база данных «Лишайники Ленинградской области и Санкт-Петербурга» © Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С., Степанчикова И. С.).

При выборе участков для изучения популяции *Nephromopsis laureri* использован подход, разработанный для выявления и обследования биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской России (Andersson и др., 2009; Конечная и др., 2009). Подход основан на сделанном британским исследователем F. Rose (Rose, 1976) заключении о качественном отличии лишенофлоры старовозрастных малонарушенных лесных территорий от лишенофлоры молодых и подвергшихся существенному негативному воздействию лесов. В старовозрастных малонарушенных лесах видовое разнообразие лишайников значительно выше, что обусловлено высоким разнообразием длительно формировавшихся в них субстратов и микроместообитаний (микрониш), а также более мягкими условиями микроклимата (стабильно повышенная влажность воздуха, сглаженные температурные инверсии) (Tibell, 1980, 1992, 1999; Halonen et al., 1991; Holien, 1996, 1998; Signalarter, 2000; Гимельбрант, Мусякова, 2001; Нешатаева и др., 2003). Таким образом, некоторые виды лишайников могут появиться и закрепиться на лесной территории только при поддержании ряда параметров среды. Обнаружение таких видов на исследуемой территории свидетельствует о переходе сообщества к стабильному климаксному состоянию или о нахождении сообщества в нем. Для Ленинградской области и всего Северо-Запада Европейской России *Nephromopsis laureri* считается одним из таких видов (Конечная и др., 2009).

В ходе полевых работ использован метод временных пробных площадей (ПП). ПП закладывали в сообществах, оптимальных для произрастания *Nephromopsis laureri*, —

сфагновых ельниках. Всего заложено 22 ПП радиусом 10 м. Описание их проведено с учетом методических рекомендаций к описанию фитоценоза (Ипатов, Мирин, 2008). Для каждой ПП отмечены географические координаты (широта и долгота), определено общее проективное покрытие основных элементов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, охарактеризован древостой, подрост и возобновление, определено количество деревьев каждого вида, их возраст, средняя и максимальная высоты (с использованием лазерного высотомера Nikon Forestry Pro), средний и максимальный обхват стволов (с использованием портновского метра), дана оценка сквозистости (с использованием фотоснимков и их последующей обработки). Для определения возраста деревьев был использован возрастной бурав длиной 35 см, керны брали при основании стволов на высоте 30 см от земли. Дана оценка количества и характера валежа по шкале оценки качества мертвой древесины, приведенной в регионально адаптированной методике выявления и обследования биологически ценных лесов (Andersson и др., 2009): 1 стадия — недавно упавшие деревья с корой; 2 — еще твердые стволы без коры; 3 — гниющие стволы, в которые можно без усилия воткнуть нож; 4 — на стволах начинают расти напочвенные лишайники и мхи, в конце концов они выглядят не как стволы, а как возвышения лесной подстилки.

На каждой ПП описаны все найденные талломы *Nephromopsis laureri*. В качестве основных параметров описания талломов, их субстратов и микроместообитаний использованы следующие характеристики: общее количество талломов, состояние каждого таллома — в зависимости от наличия и относительной площади некротических пятен (витальность, в баллах), степень развития соралий (в баллах) и наличие мелких рассеченных изидиевидных лопастей по краям таллома (в баллах), размеры таллома (измеренные по длине и по ширине ветви ели), особенности расположения на субстрате (расстояние до ствола, высота над землей, диаметр ветви в месте расположения таллома, наличие или отсутствие коры под талломом), сквозистость непосредственно над талломом. Для каждого дерева, на котором обнаружены и учтены талломы *N. laureri*, описаны следующие параметры: высота дерева, периметр ствола на высоте груди, возраст и степень угнетенности дерева в баллах (для елей). Вне ПП также проведены описания отдельных встреченных талломов с использованием вышеперечисленных параметров. Всего подробно обследовано 326 талломов.

Для удобства анализа составлены балльные шкалы для оценки витальности талломов, степени развития соралий и мелких рассеченных краевых лопастей, также шкала для оценки состояния (степени угнетенности) дерева:

- Витальность талломов: 1 — некротическое состояние (некроз более 50 % площади таллома); 2 — умеренно некротическое состояние (изменение

пигментации 20–50 % площади таллома); 3 — слабо некротическое или хорошее состояние (изменение пигментации 5–20 % площади таллома или его фрагментация); 4 — отличное состояние (возможны незначительные повреждения, затрагивающие не более 5 % площади таллома). Шкала витальности разработана автором на основе шкалы, используемой для оценки состояния талломов *Erioderma pedicellatum* (Hue) P. M. Jørg. (Goudie et al., 2011);

- Соралии: 0 — отсутствуют, 1 — единичные по краю лопастей, 2 — присутствуют на 50 % лопастей, 3 — обильны на всех лопастях;
- Мелкие рассеченные краевые лопасти: 0 — отсутствуют, 1 — единичные по краю, 2 — обильны;
- Состояние деревьев: 1 — отличное, не угнетенное (видимые повреждения отсутствуют, kern без гнилых частей); 2 — слабо угнетенное (рост дерева замедлен, большое количество мертвых ветвей, возможны видимые повреждения, которые не мешают дереву расти, возможна гниль древесины); 3 — угнетенное (рост сильно замедлен или доля мертвых ветвей составляет более половины кроны, видимые повреждения значительно затрудняют дальнейший рост, либо древесина гнилая более чем на 50%); 4 — значительно угнетенное (процент мертвых ветвей кроны около 90% или дерево сломано); 5 — мертвое дерево.
- Интенсивность возобновления (характеристика для ПП) переведена в балльную шкалу: 1 — количество мелких молодых деревьев менее 50, 2 — от 50 до 100, 3 — от 100 до 200, 4 — более 200.

Для каждой ПП выявлен общий видовой состав лишайников на различных субстратах (кора, древесина и смола елей, кора берез и сосен, валеж, дерновинки мхов, талломы лишайников), для чего собрано около 1500 образцов. Также изучены сопутствующие *Nephromopsis laureri* виды, обитающие на ветвях в непосредственной близости к его талломам (в радиусе 10 см); дополнительно отмечали факты конкуренции *N. laureri* с расположенными по соседству талломами других лишайников. Сбор и хранение образцов проведены согласно общепринятой методике (Smith et al., 2009; Степанчикова, Гагарина, 2014).

В местонахождениях, где было выявлено наибольшее количество талломов *Nephromopsis laureri*, мы произвели оценку плотности популяции. Для этого в трех местонахождениях было проведено подробное картирование расположения форофитов с *Nephromopsis laureri* в естественных контурах растительных сообществ. При картировании

использовали маршрутный метод: исследуемый участок был многократно пройден маршрутами, траектории которых располагались по возможности параллельно не далее 30 м друг от друга. По ходу каждого маршрута каждый обнаруженный форофит был отмечен отдельной GPS-точкой; при необходимости (во избежание повторного картирования в местах высокой концентрации местонахождений) форофиты были помечены временными бумажными ярлыками.

Лабораторный анализ материала был проведен с использованием комплекта микроскопической техники (бинокулярный стереоскопический микроскоп МБС-10 и микроскоп проходящего света Carl Zeiss Axioskop 40), стандартного набора химических реагентов для проведения точечных цветных реакций с определенными группами лишайниковых веществ и ультрафиолетовой лампы с длиной волны 254 нм (Smith et al., 2009; Флора..., 2014). При определении материала были использованы отечественные и зарубежные определители, а также монографические работы по отдельным таксономическим группам (Nordic..., 1999, 2002, 2007, 2011; Foucard, 2001; Титов, 2006; Czarnota, 2007; Smith et al., 2009; Spribille et al., 2014). Идентификация ряда представителей рода *Micarea* проведена Л. А. Коноровой с использованием метода тонкослойной хроматографии высокого разрешения (Orange et al., 2001) на базе лаборатории лишенологии и бриологии БИН РАН.

Для проверки верности определения материала использованы гербарные образцы гербария кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (LECB). Часть идентифицированных материалов будет передана на хранение в гербарий LECB.

Для хранения, систематизации и анализа полученных сведений использована база данных, созданная в СУБД Microsoft Office Access. Общее число учетных записей составило 2652 (учтены обнаруженные на ПП виды, а также талломы *Nephromopsis laureri* в пределах ПП и за их пределами).

Статистическая обработка данных проведена с использованием статистического пакета IBM SPSS, STATISTICA и PAST (PAleontological STatistics). Методом главных компонент проведен анализ данных, полученных при описании талломов *Nephromopsis laureri* в пределах и вне ПП, а также данных, полученных при описании ПП. Дополнительная обработка и визуализация данных проведена в Microsoft Office Excel.

Для построения карт, иллюстрирующих особенности распространения *Nephromopsis laureri* в Ленинградской области и в мире, использован геоинформационный программный продукт ArcGIS Map. При составлении карт использованы данные, полученные участниками исследования с 2008 по 2016 гг.

Работа выполнена на базе кафедры ботаники биологического факультета СПбГУ и лаборатории лишенологии и бриологии БИН РАН.

## ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Анализ распространения *Nephromopsis laureri* в Ленинградской области

*Nephromopsis laureri* в Ленинградской области встречается исключительно в восточных районах (Подпорожский, Тихвинский и Бокситогорский районы), общая схема регионального распространения вида приведена на рис. 1.

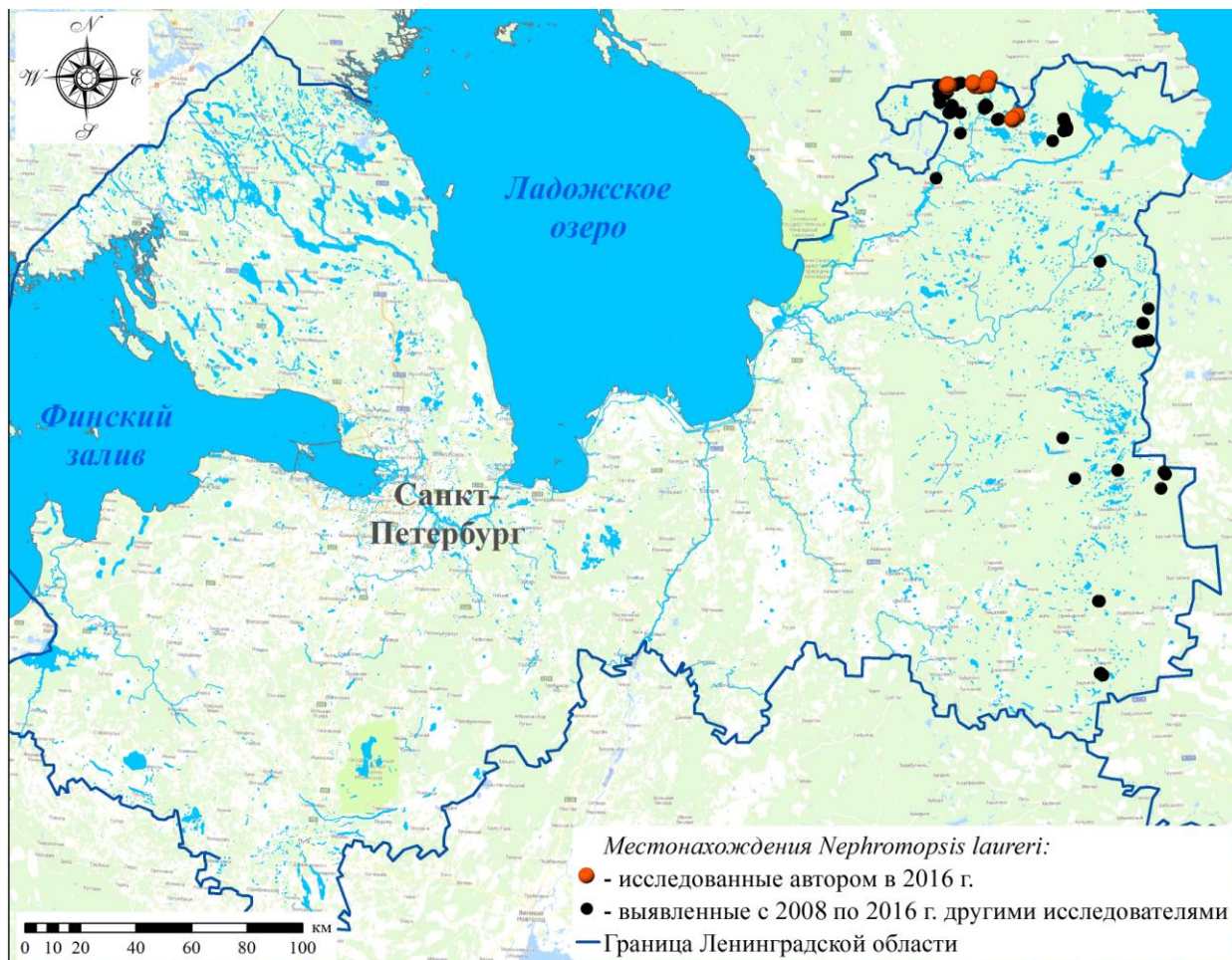


Рис. 1. Карта местонахождений *N. laureri* на территории Ленинградской области.

Наибольшее число местонахождений вида на северо-востоке региона известно в пределах Подпорожского района, где вид отмечен в 33 лесных кварталах (Важинское участковое лесничество — кварталы 5, 7–13, 19, 20, 31, 33, 51, 71, 81, 82, 91, 95; Важинское сельское — квартал 10; Курбинское — кварталы 50, 51, 72; Лидское — квартал 83; Немжинское — кварталы 1, 145, 164; Остречинское — кварталы 139, 147, 155, 156; Подпорожское пригородное — квартал 39; Токарское — кварталы 39, 49, 103), особенно большое число местонахождений известно на юге Олонецкого перешейка (Важинское и Токарское участковые лесничества) (рис. 1). В Бокситогорском районе вид известен из 6 местонахождений (Вожанское участковое лесничество — кварталы 34, 35; Шидрозерское участковое лесничество — кварталы 33, 73, 92, 127), в Тихвинском районе

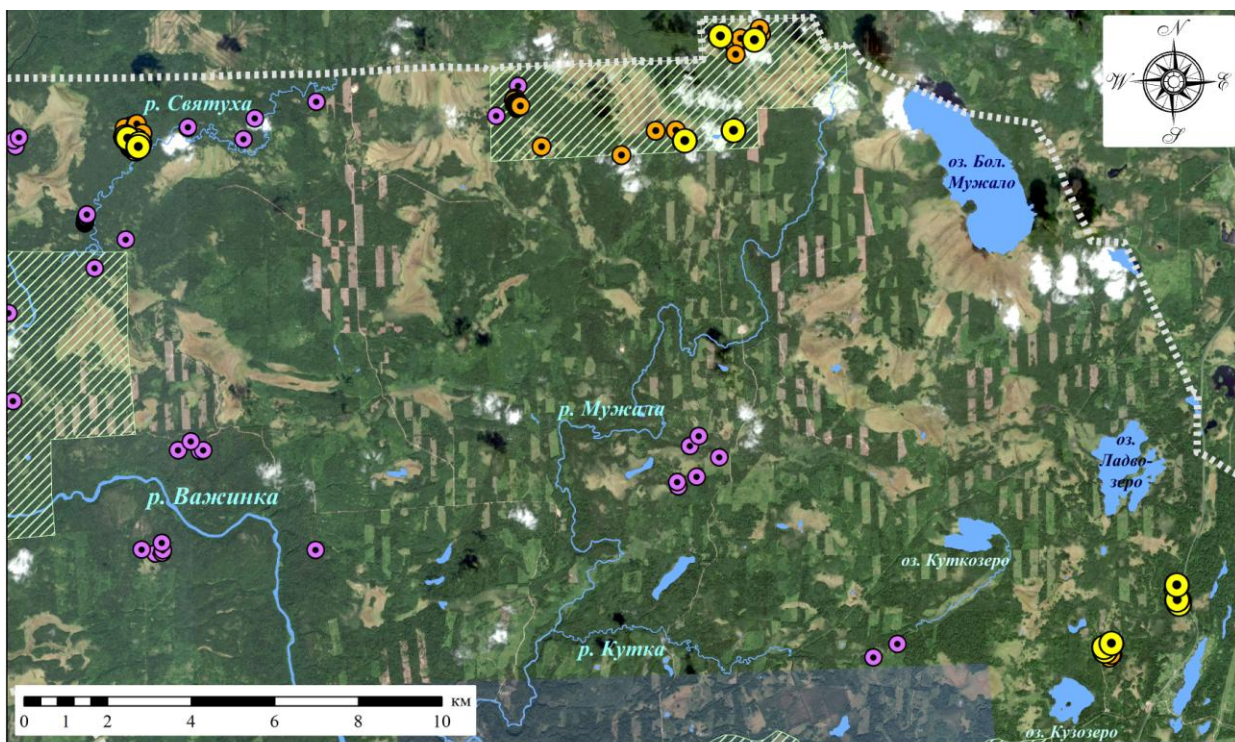
— лишь из 2 местонахождений (Пашозерское участковое лесничество — квартал 64, Пяльинское — квартал 35).

Таким образом, нами был проведен анализ общего распространения и встречаемости *N. laureri* в Ленинградской области и выявлена территория, где вид отмечен чаще всего — это северная часть Подпорожского района, Важинское участковое лесничество и примыкающая северная часть Токарского участкового лесничества (61°02–15' с. ш., 33°52'–34°38' в. д.). Для того, чтобы выявить основные черты растительных сообществ, в которых предпочитает поселяться *N. laureri* в Ленинградской области, мы сочли целесообразным провести полевые исследования именно на территории с наибольшей встречаемостью вида.

### **Характеристика фитоценологических предпочтений *Nephromopsis laureri* в Ленинградской области**

Для оценки экологических особенностей и предпочтений *Nephromopsis laureri* в Ленинградской области нами были собраны и проанализированы данные, описывающие субстратные и ценологические характеристики пробных площадей (ПП), кроме того, сделан анализ описательных и метрических характеристик талломов в пределах и за пределами ПП. Для участков с наибольшим числом обнаруженных талломов проведено картирование и определена плотность локальной популяции. Идентифицированы основные сопутствующие *Nephromopsis laureri* виды в сообществах.

Временные пробные площади (ПП) были заложены в подходящих местообитаниях (ельниках сфагновых) на северо-востоке Ленинградской области (Подпорожский район), где вид встречается наиболее часто. На 6 ПП вид отсутствовал, на остальных 16 был отмечен. Все 22 ПП территориально разбиваются на 3 кластера: Токарское участковое лесничество близ озера Кузозеро и 2 группы ПП в Важинской участковом лесничестве: окрестности реки Святуха и окрестности Оксболота (рис. 2).



- - Пробные площади, исследованные автором в 2016 г.
- - Местонахождения *Nephromopsis laureri* вне пробных площадей, исследованные автором в 2016 г.
- - Местонахождения *Nephromopsis laureri*, выявленные с 2007 по 2016 г. другими исследователями
- ▬ Граница Ленинградской области
- ▨ Планируемые ООПТ согласно Схеме территориального планирования Ленинградской области

Рис. 2. Общая схема расположения пробных площадей и местонахождений *Nephromopsis laureri* на северо-востоке Ленинградской области.

**Перечень ПП** приведен ниже. Используемые сокращения: АД — Александра Владимировна Дёмина, ИС — Ирина Сергеевна Степанчикова, ЕР — Екатерина Игоревна Розанцева, кв. — лесоустроительный квартал, колл. — коллекторы.

ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ. ПОДПОРОЖСКИЙ РАЙОН. ПОДПОРОЖСКОЕ ЛЕСНИЧЕСТВО

**Токарское участковое лесничество (колл. АД и ИС)**

**Токар-1** — 49 кв., 900 м к юго-востоку от оз. Малое Кузозеро, 61°06'18.7" с. ш., 34°21'54.6" в. д., пушицево-сфагновый ельник с *Vaccinium myrtillus* L., 14.05.2016;

**Токар-2** — 49 кв., там же, 61°06'20.3" с. ш., 34°21'57.5" в. д., пушицево-сфагновый ельник с *Vaccinium myrtillus*, 14.05.2016;

**Токар-3** — 49 кв., 800 м к юго-востоку от оз. Малое Кузозеро, 61°06'27.1" с. ш., 34°21'58.9" в. д., пушицево-сфагновый ельник с *Vaccinium myrtillus*, 14.05.2016;

**Токар-4** — 49 кв., 750 м к юго-востоку от оз. Малое Кузозеро, 61°06'23.4" с. ш., 34°21'47.1" в. д., пушицево-сфагновый ельник с *Vaccinium myrtillus*, 01.07.2016;

**Токар-5** — 49 кв., 650 м к юго-востоку от оз. Малое Кузозеро, 61°06'26.4" с. ш., 34°21'45.8" в. д., сфагновый ельник с зелеными мхами и *Vaccinium myrtillus*, 01.07.2016;

**Tokar-6** — 49 кв., 750 м к юго-востоку от оз. Малое Кузозеро, 61°06'29.1" с. ш., 34°21'57.8" в. д., сфагновый ельник с *Rubus chamaemorus* L. и *Vaccinium myrtillus*, 01.07.2016;

**Tokar-7** — 39 кв., 770 м к западу от оз. Малое Куйвозеро, 100 м к западу от действующей железной дороги, 61°07'01.2" с. ш., 34°23'46.9" в. д., сфагновый ельник с *Vaccinium myrtillus*, 02.07.2016;

**Tokar-8** — 39 кв., 750 м к западу от оз. Малое Куйвозеро, 100 м к западу от действующей железной дороги, 61°06'58.4" с. ш., 34°23'46.7" в. д., пушицево-сфагновый ельник с *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*, 02.07.2016;

**Tokar-9** — 39 кв., 780 м к западу от оз. Малое Куйвозеро, около 100 м к западу от действующей железной дороги, 61°07'01.8" с. ш., 34°23'44.3" в. д., сфагновый ельник с *Rubus chamaemorus* и *Vaccinium myrtillus*, 02.07.2016;

**Tokar-10** — 39 кв., 880 м к западу от оз. Малое Куйвозеро, 120 м к западу от действующей железной дороги, 61°07'13.2" с. ш., 34°23'44.1" в. д., пушицево-сфагновый ельник с *Rubus chamaemorus* и *Vaccinium myrtillus*, 02.07.2016.

#### **Важинское участковое лесничество**

**Vazh-1** — 7 кв., 200 м к северо-западу от р. Святуха, 61°13'09.1" с. ш., 33°56'14.9" в. д., сфагновый ельник с березой и *Vaccinium myrtillus*, 03.07.2016, колл. АД и ИС;

**Vazh-2** — 7 кв., 150 м к северо-западу от р. Святуха, 61°13'06.7" с. ш., 33°56'13.4" в. д., хвоцево-сфагновый ельник с березой, 03.07.2016, колл. АД и ИС;

**Vazh-3** — 7 кв., 480 м к северо-западу от р. Святуха, 61°13'13.5" с. ш., 33°55'56.4" в. д., пушицево-сфагновый ельник с зелеными мхами, *Polytrichum commune* Hedw. и *Vaccinium myrtillus*, 04.07.2016, колл. АД и ИС;

**Vazh-4** — 7 кв., 250 м к северо-западу от р. Святуха, 61°13'09.4" с. ш., 33°56'10.3" в. д., пушицево-сфагновый ельник с *Vaccinium myrtillus*, 06.07.2016, колл. АД и ИС;

**Vazh-5** — 7 кв., 550 м к северо-западу от р. Святуха, 61°13'14.4" с. ш., 33°55'53.5" в. д., пушицево-сфагновый ельник, 07.07.2016, колл. АД и ИС;

**Vazh-6** — 13 кв., 130 м к северо-востоку от оз. Оксозеро, 61°13'12.5" с. ш., 34°12'04.8" в. д., сфагновый ельник с березой и *Vaccinium myrtillus*, 01.08.2016, колл. АД и ЕР;

**Vazh-7** — 11 кв., 4.5 км к западу от оз. Оксозеро и 1 км к югу от границы с Карелией, 100 м к западу от бывшей узкоколейной железной дороги (УЖД), 61°13'39.0" с. ш., 34°06'18.4" в. д., пушицево-сфагновый ельник с березой и *Vaccinium myrtillus*, 02.08.2016, колл. АД и ЕР;

**Vazh-8** — 13 кв., 1.9 км к северу от оз. Оксозеро, 61°14'10.4" с. ш., 34°12'15.0" в. д., сфагновый ельник с березой и *Vaccinium myrtillus*, 04.08.2016, колл. АД и ЕР;

**Vazh-9** — 13 кв., 2.3 км к северу от оз. Оксозеро, 61°14'21.4" с. ш., 34°12'44.7" в. д., окраина верхового болота, сфагновый ельник с березой и *Vaccinium myrtillus*, 04.08.2016, колл. АД и ЕР;



**Vazh-10** — 13 кв., там же, 61°14'24.9" с. ш., 34°11'50.4" в. д., пушицево-сфагновый ельник с березой и *Vaccinium myrtillus*, 04.08.2016, колл. АД и ЕР;

**Vazh-11** — 12 кв., 600 м к западу от оз. Оксозеро, 100 м севернее бывшей УЖД, 61°13'04.5" с. ш., 34°10'50.3" в. д., пушицево-сфагновый ельник с березой и *Vaccinium myrtillus*, 05.08.2016, колл. АД и ЕР;

**Vazh-12** — 13 кв., 130 м к востоку от оз. Оксозеро, 61°13'11.8" с. ш., 34°12'08.5" в. д., пушицево-сфагновый ельник с *Vaccinium myrtillus*, 05.08.2016, колл. АД и ЕР.

Основные характеристики древостоя на ПП, учтенные в анализе, приведены в табл. 1.

Таблица 1

Характеристики древостоя на пробных площадях

ПП	количество елей	количество подроста ели	высота ели тах, м	обхват ели тах, см	возраст ели тах, лет	количество берез	количество рябин	количество сосен	количество сухостоя	возобновление	количество талломов
<b>Tokar-1</b>	46	83	15	38	110	11	0	0	15	2	1
<b>Tokar-2</b>	41	156	11	53	80	19	0	0	9	3	5
<b>Tokar-3</b>	41	141	15	70	150	2	0	1	7	3	19
<b>Tokar-4</b>	44	54	22	97	180	3	24	0	1	1	1
<b>Tokar-5</b>	32	87	23	106	120	0	23	0	2	1	0
<b>Tokar-6</b>	30	127	24	82	200	5	0	1	4	3	9
<b>Tokar-7</b>	24	9	25	140	215	1	3	0	5	2	2
<b>Tokar-8</b>	13	193	24	97	140	0	8	0	6	3	0
<b>Tokar-9</b>	19	49	27	111	165	2	24	0	1	4	0
<b>Tokar-10</b>	30	20	24	120	120	0	3	0	5	2	0
<b>Vazh-1</b>	36	44	16	69	150	4	0	0	4	2	1
<b>Vazh-2</b>	31	5	22	91	220	11	1	0	16	1	3
<b>Vazh-3</b>	30	29	20	105	240	3	0	0	6	2	24
<b>Vazh-4</b>	50	120	15	64	165	4	0	3	7	2	2
<b>Vazh-5</b>	34	24	19	82	265	1	0	0	10	2	10
<b>Vazh-6</b>	36	26	21	121	170	3	0	1	15	1	1
<b>Vazh-7</b>	34	40	18	95	185	16	0	0	36	2	29
<b>Vazh-8</b>	35	14	24	132	250	3	0	0	23	2	3
<b>Vazh-9</b>	29	20	22	143	165	8	0	0	8	1	3
<b>Vazh-10</b>	26	35	24	147	265	1	14	0	8	4	0
<b>Vazh-11</b>	28	31	18	107	140	5	0	0	23	2	0
<b>Vazh-12</b>	42	43	16	98	175	3	0	2	40	1	8

Максимальное количество талломов, описанных на ПП радиусом 10 м, составило 29. Для выявления характерных особенностей сообществ, в которых обнаружен *Nephromopsis laureri*, был проведен компонентный анализ данных (использован метод главных компонент), полученных при описании ПП (рис. 3). По результатам анализа дана оценка параметров, вклад которых наиболее значим для формирования 1 и 2 главных компонент (рис. 4 и 5) и проведен анализ ординации пробных площадей.

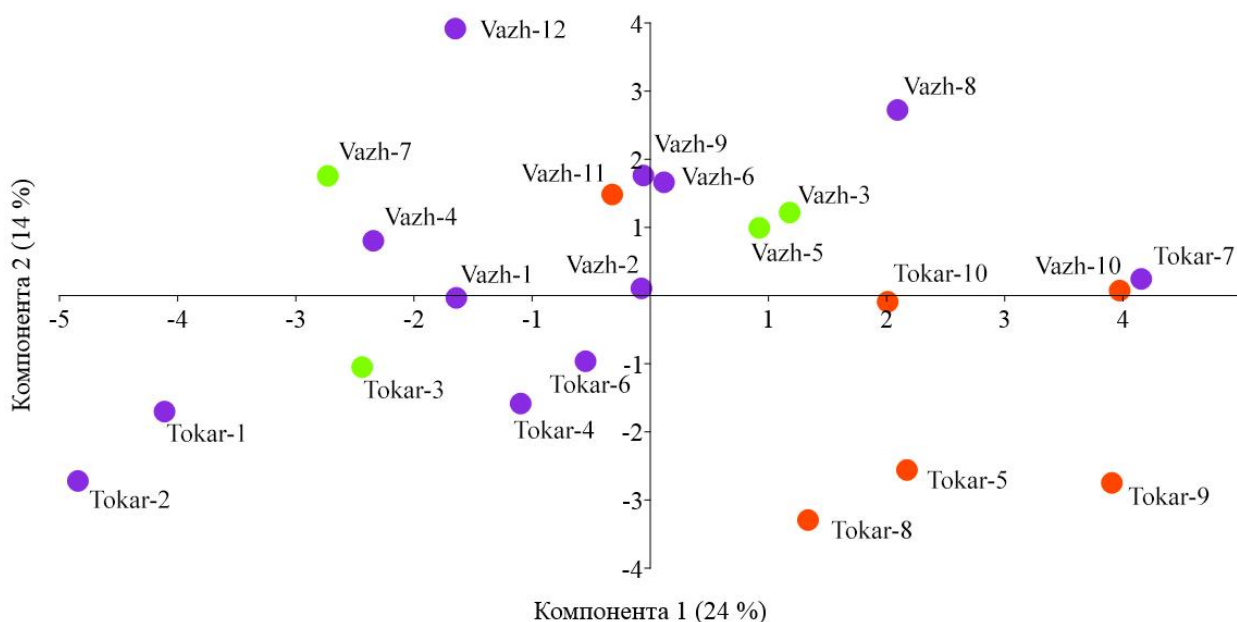


Рис. 3. Ординация объектов (ПП) в пространстве 1 и 2 главных компонент (суммарная объясненная изменчивость 38 %). Цвет точкам присвоен в соответствии с присутствием *Nephromopsis laureri* на ПП: фиолетовый ● — вид обнаружен, зеленый ● — количество талломов 10 и более, красный ● — вид отсутствует.

На ординации в пространстве 1 и 2 главных компонент (рис. 3), в сумме отражающих 38 % изменчивости использованных признаков, видно, что объекты (ПП) группируются в два кластера по наличию (левая верхняя часть графика ординации) или отсутствию (правая нижняя часть графика) талломов *Nephromopsis laureri*. В то же время, две ПП (Tokar-7 и Vazh-11) явно выпадают из общего распределения, в большей степени по компоненте 1. Также любопытно отметить, что ПП и отдельные местонахождения, расположенные в Токарском и Важинском лесничествах, разделились по компоненте 2, а компонента 1 практически никак не влияет на их разграничение. Для ординации по оси компоненты 2 наиболее значимыми параметрами являются количество подроста и интенсивность возобновления, которые смещают точки, соответствующие пробным площадям из Токарского лесничества, в область отрицательных значений компоненты 2. Важным параметром является и количество сухостойных деревьев, во многом определяющее расположение на графике ПП из Важинского лесничества.

В состав компоненты 1 наибольший вклад вносит плотность древостоя: количество отдельных деревьев ели (факторная нагрузка признака, т. е. коэффициент его корреляции с компонентой 1: -0.72) и березы (-0.69) на пробной площади, а также высота [максимальная (0.88) и средняя (0.91)] и обхват стволов елей на уровне груди [максимальный (0.80) и средний (0.85)], средний возраст елей в сообществе (0.60) (рис. 4). Исходя из этого, мы интерпретируем компоненту 1 как характеристики древостоя.

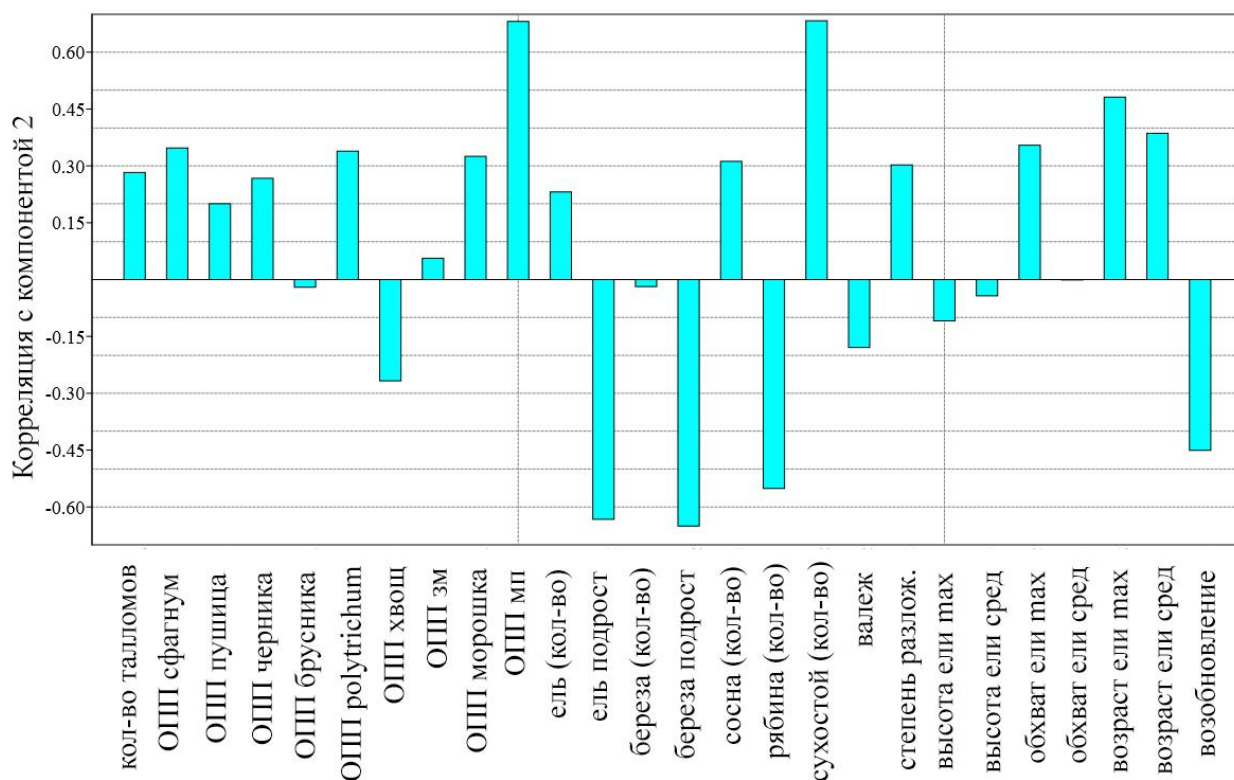


Рис. 4. Вклад отдельных параметров в состав компоненты 1 (факторные нагрузки признаков). ОПП — общее проективное покрытие.

В состав компоненты 2 наибольший вклад вносит количество сухостоя (факторная нагрузка признака 0.68) и присутствие пятен мертвого покрова в травяно-кустарничковом ярусе (0.68), возраст елей [максимальный (0.48)], а также количество подроста ели (-0.63) и березы (-0.65), присутствие и количество рябины в подлеске (-0.55), интенсивность возобновления ели (-0.45) (рис. 5). Исходя из этого мы интерпретируем компоненту 2 как возрастную динамику древостоя.

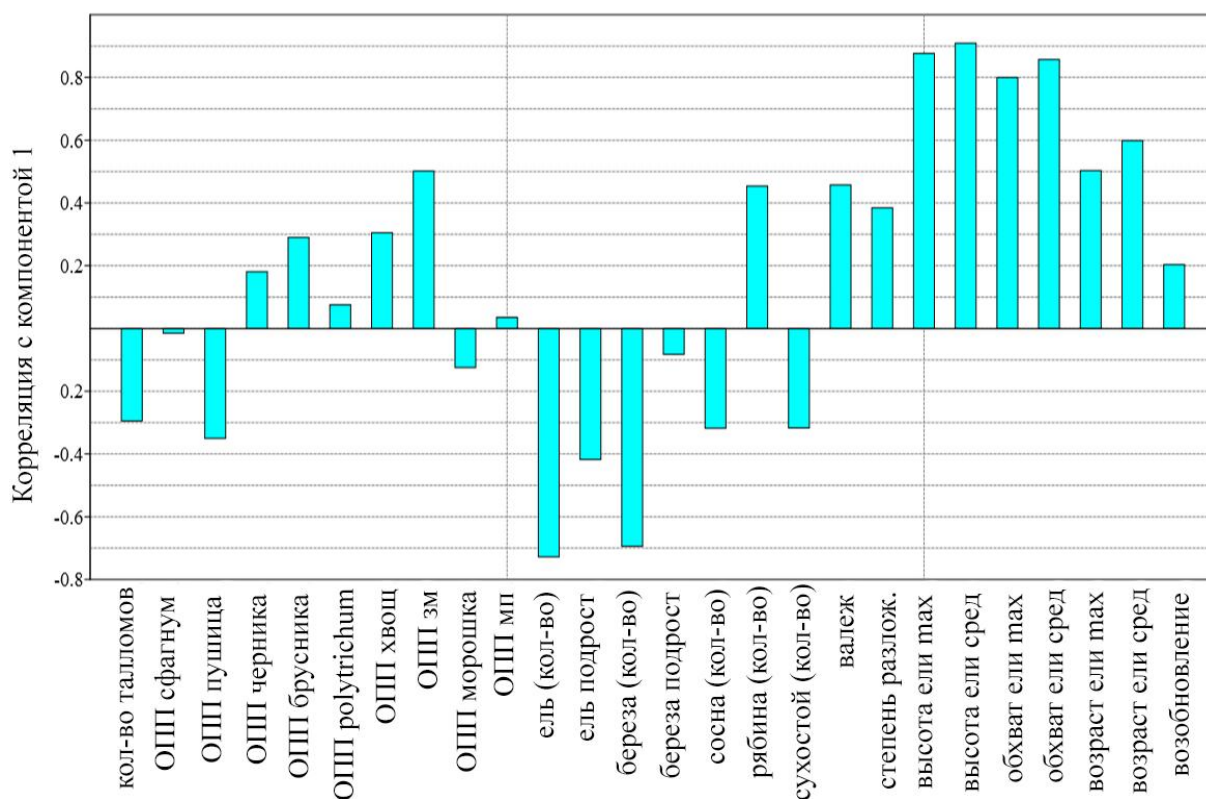


Рис. 5. Вклад отдельных параметров в состав компоненты 2 (факторные нагрузки признаков). ОПП — общее проективное покрытие.

Параметрами, вносящими наибольший вклад в разделение точек по компоненте 1, являются характеристики древостоя. В связи с вкладом этих параметров ПП Vazh-11 смещается по компоненте 1 в отрицательную область, а ПП Токаг-7 — в положительную, при этом наиболее сильное влияние оказывают высота деревьев, количество берез и сухостоя на ПП. Действительно, на ПП Vazh-11 количество берез и сухостойных деревьев больше, чем на остальных пробных площадях без *Nephromopsis laureri*. По остальным параметрам данная ПП похожа на те, где лишайник был обнаружен, — возможно, его отсутствие на этой ПП связано с другими ее особенностями. Это могут быть, например, такие параметры, не учтенные в анализе, как окружение, положение в рельефе и мезорельеф: ПП Vazh-11 располагается в узкой полосе ельника между узкоколейной железной дорогой и разреженным сосняком на верховом болоте, который отделяет ельник от основной территории распространения популяции в районе исследования. Что касается ПП Токаг-7, то здесь произрастают деревья в целом более крупные, а их количество меньше, чем на остальных ПП, на которых отмечен *N. laureri*.

Исходя из результатов компонентного анализа, можно сделать ряд выводов. *Nephromopsis laureri* предпочитает сообщества без листовенного подлеска, со слабой интенсивностью возобновления древостоя, низкорослыми елями с низким приростом, а также с большим количеством сухостоя. Такими характеристиками в Ленинградской

области обладают участки елового леса с медленно растущими елями, угнетенными вследствие подтопления и закисления почвы, вследствие чего у них формируется более плотная и смолистая древесина, слабо подвергающаяся гниению. Такие стволы продолжают стоять продолжительное время и после естественной смерти. Важно отметить, что сфагновые ельники находятся в понижениях рельефа, что снижает ветровальную нагрузку и стабилизирует микроклимат в сообществе. Как правило, в таких участках располагаются локальные субпопуляции высокой плотности.

### **Характеристика популяции *Nephromopsis laureri* в Ленинградской области**

В местонахождениях, где было выявлено наибольшее количество талломов *Nephromopsis laureri*, мы произвели оценку **плотности популяции**. Для этого в трех местонахождениях (Важинское участковое лесничество, кварталы 7 и 11, Токарское участковое лесничество, квартал 49) было проведено подробное картирование расположения форофитов с *Nephromopsis laureri* в естественных контурах растительных сообществ (см. главу 3 «Материалы и методы»). При расчете плотности популяции использован такой показатель как количество функциональных индивидов (число форофитов с *Nephromopsis laureri*) на единицу площади (IUCN, 2012). Локальная область распространения вида была очерчена по крайним точкам обнаружения вида в границах естественного местообитания (рис. 6–8).

По-видимому, одной из особенностей распространения вида на северо-востоке Ленинградской области является его строгая приуроченность к локальным заболоченным сфагновым понижениям с елью; при полевых исследованиях мы обнаружили, что перепад высот в 1–2 м, сопровождающийся частичной или полной сменой напочвенного покрова, зачастую оказывается локальной границей контура распространения вида. Внутри каждого из обследованных контуров также отмечены участки большей и меньшей концентрации *Nephromopsis laureri*, что связано с некоторой неоднородностью увлажнения и, соответственно, плотности древостоя; при расчете плотности популяции мы пренебрегаем внутренней неоднородностью контуров.

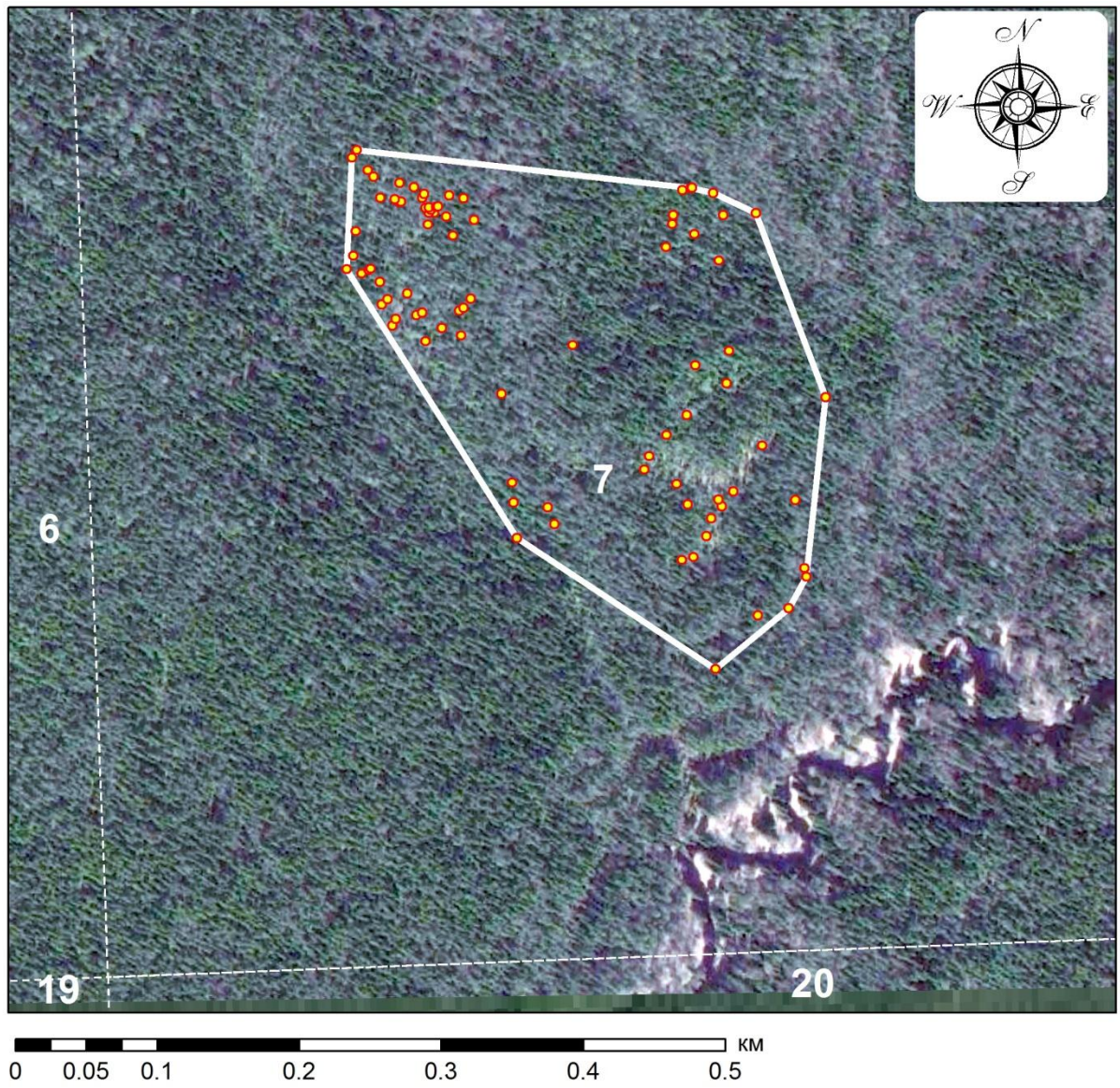


Рис. 6. Расположение форофитов с *Nephromopsis laureri* в контуре 1 (Важинское участковое лесничество, 7 квартал).

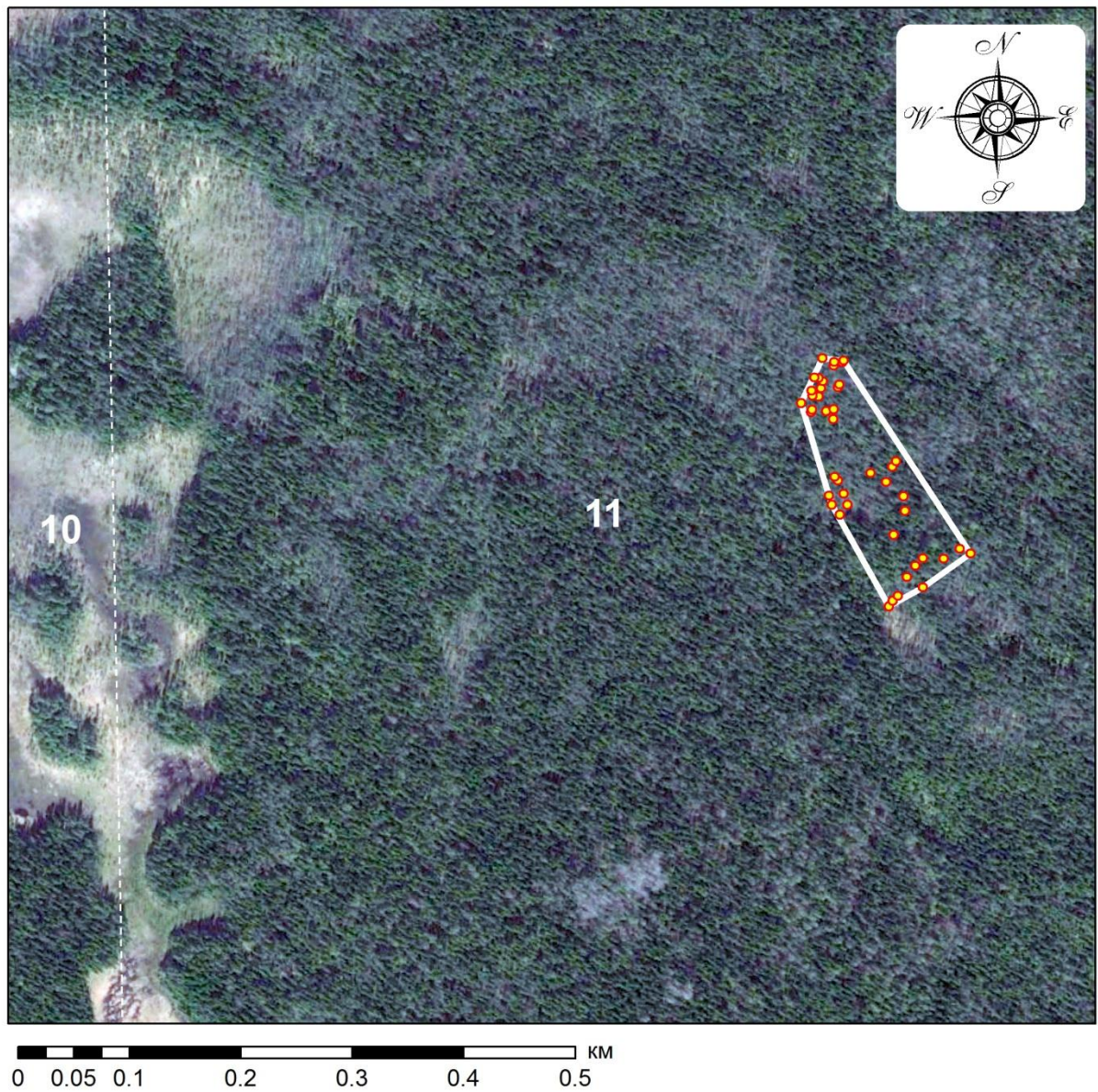


Рис. 7. Расположение форофитов с *Nephromopsis laureri* в контуре 2 (Важинское участковое лесничество, 11 квартал).

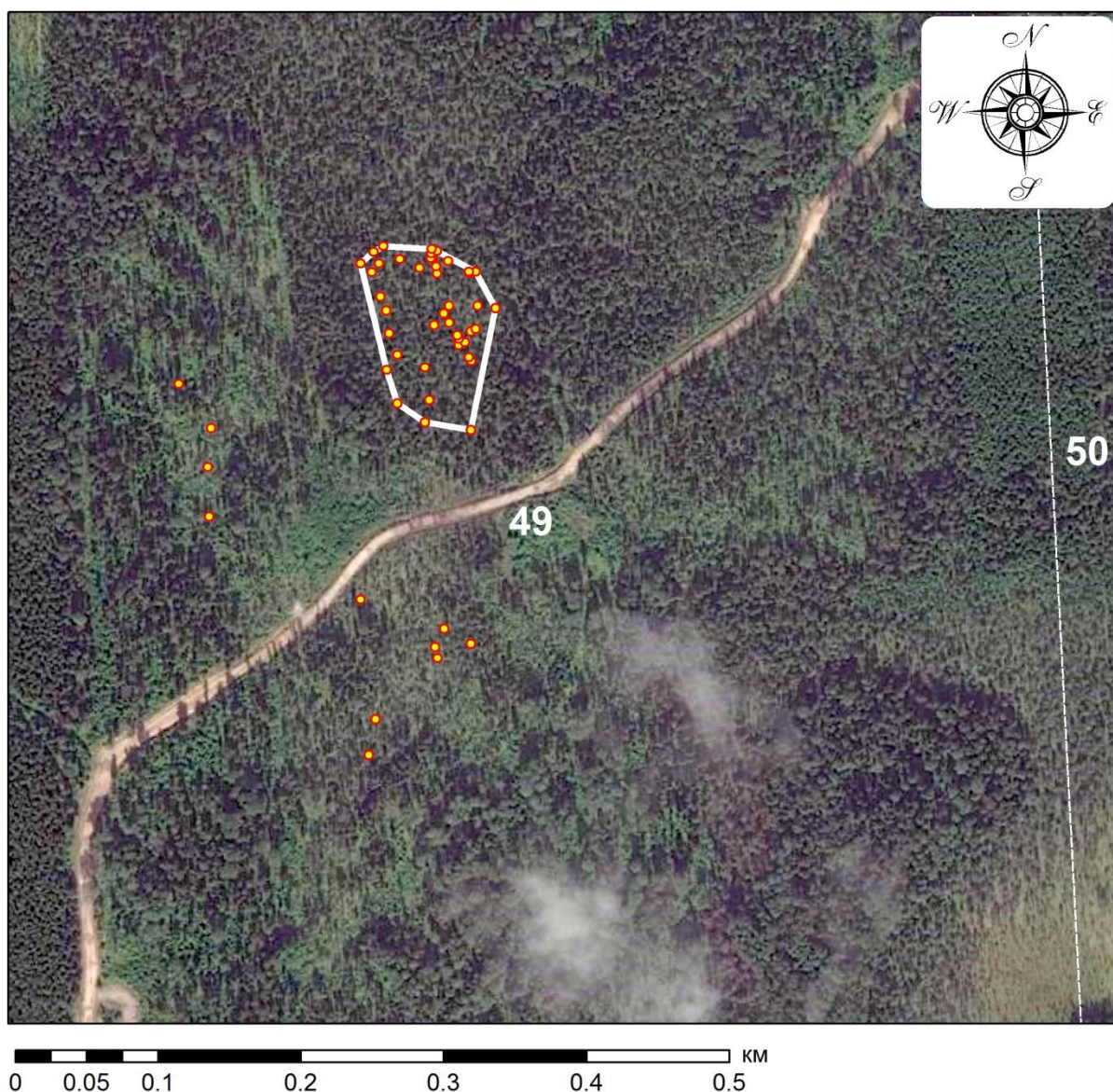


Рис. 8. Расположение форофитов с *Nephromopsis laureri* в контуре 3 (Токарское участковое лесничество, 49 квартал).

В таблице 2 приведено количество функциональных индивидов в каждом из трех обследованных контуров, площадь контуров и рассчитанная плотность популяции. Число форофитов с *Nephromopsis laureri* в обследованных контурах достигает нескольких десятков, что соответствует плотности популяции в 11–47 функциональных индивидов на гектар (табл. 2, рис. 6–8). С увеличением площади контура неизбежно увеличивается его внутренняя фитоценотическая неоднородность и, соответственно, неравномерность пространственного распределения талломов *Nephromopsis laureri* (сравн. рис. 6 и рис. 7–8).



**Плотность популяции *Nephromopsis laureri* в местонахождениях с наибольшим количеством талломов**

Контур (участковое лесничество, квартал)	Число форофитов с <i>Nephromopsis laureri</i>	Площадь, га	Плотность популяции, функциональных индивидов / га
1 (Важинское, 7 квартал)	87	8.1	10.7
2 (Важинское, 11 квартал)	44	1.6	27.5
3 (Токарское, 49 квартал)	42	0.9	46.7

Таким образом, в обследованных местонахождениях плотность популяции *Nephromopsis laureri* достигает достаточно высоких значений (до 47 индивидов на гектар, что в пересчете соответствует 4700 индивидов на км<sup>2</sup>). Тем не менее, мозаичность ландшафтов и фитоценозов и требовательность к условиям в сообществе приводят к крайней неоднородности пространственного распределения вида, и полученные показатели плотности практически недостижимы на большей площади (даже в пределах 1 км<sup>2</sup>). Полученные значения интересны для характеристики региональной популяции *Nephromopsis laureri* в местонахождениях с максимальной плотностью, но не могут быть напрямую использованы при расчете численности вида в Ленинградской области. Следует отметить, что в подавляющем большинстве выявленных местонахождений вида на востоке области вид представлен не более чем 10 (чаще 1–2) талломами (Степанчикова И. С., Гимельбрант Д. Е., личное сообщение; данные автора, 2014–2016 гг.).

Выявленные участки можно рассматривать как местообитания-«источники», где вид представлен большим числом особей, которые способны активно размножаться и распространяться на соседние территории при наличии подходящих местообитаний. Такие участки обладают особой природоохранной ценностью, так как, вероятно, являются ключевыми для поддержания численности региональной популяции вида. Тем не менее, учитывая, что *Nephromopsis laureri* способен размножаться исключительно вегетативным путем, следует отметить, что репродуктивный потенциал таких «источников» ограничен географически.

**Структура популяции и характеристика микроместообитаний.** Во время полевых исследований были оценены следующие параметры, необходимые для описания талломов и экологических предпочтений *Nephromopsis laureri*: размеры таллома по длине и ширине ветви, расстояние от ствола до таллома напрямую и по длине ветви, диаметр ветви под талломом, высота таллома над землей. Также измерены высота, обхват ствола на высоте груди (обхват) и возраст дерева. Полученные максимальные, минимальные и средние значения этих параметров приведены в таблице 3.

Параметры талломов, их пространственного положения и характеристики форофита

Параметры	Max	Min	Среднее с ошибкой
Размер таллома по длине ветви (мм)	130	1	34.0 ± 1.3
Размер таллома по ширине ветви (мм)	110	1	21.0 ± 1.1
Высота таллома над землей (см)	600	9	121.0 ± 6.1
Расстояние от ствола до таллома напрямую (см)	150	2	29.8 ± 1.3
Расстояние от ствола до таллома по ветви (см)	200	3	50.4 ± 2.5
Диаметр ветви (мм)	15	1	5.3 ± 1.7
Высота ели (м)	18	1	6 ± 1.7
Обхват ели (см)	82	5	27.1 ± 1.1
Возраст ели (лет)	240	30	98.1 ± 3.5

Из изученных 326 талломов *N. laureri* на ветвях елей отмечено 287 (88 %). Помимо ветвей елей, лишайник обнаружен и на других субстратах: 21 таллом (6 %) произрастал на еловом валеже, 9 талломов (3 %) — на стволиках (не на ветвях!) мертвых наклонившихся елей, 9 талломов (3 %) — на стволах берез.

По шкале витальности сделана оценка состояния всех 326 талломов *N. laureri*. Из них в отличном состоянии (балл 4, см. рис. 4) находился 31 % (103 таллома), в хорошем состоянии (балл 3) — 41 % (133 таллома), в умеренно некротическом (балл 2) — 21 % (69 талломов), в некротическом (балл 1) — 7 % (22 таллома).

Для анализа связи состояния талломов и эколого-субстратных характеристик их местообитаний был проведен компонентный анализ данных, полученных при описании отдельных талломов (ординация на рис. 9).

На ординации в пространстве 1 и 2 главных компонент (рис. 9), в сумме отражающих 39 % изменчивости анализируемых признаков, видно, что объекты (талломы *Nephromopsis laureri*) распределены более или менее градиентно. Талломы в отличном и хорошем состоянии (состояния «3» и «4») тяготеют к области отрицательных и низких положительных значений компоненты 2, а некротические («1» и «2») — к области положительных значений. Также можно отметить, что большая часть точек тяготеет к области отрицательных значений 1 компоненты.

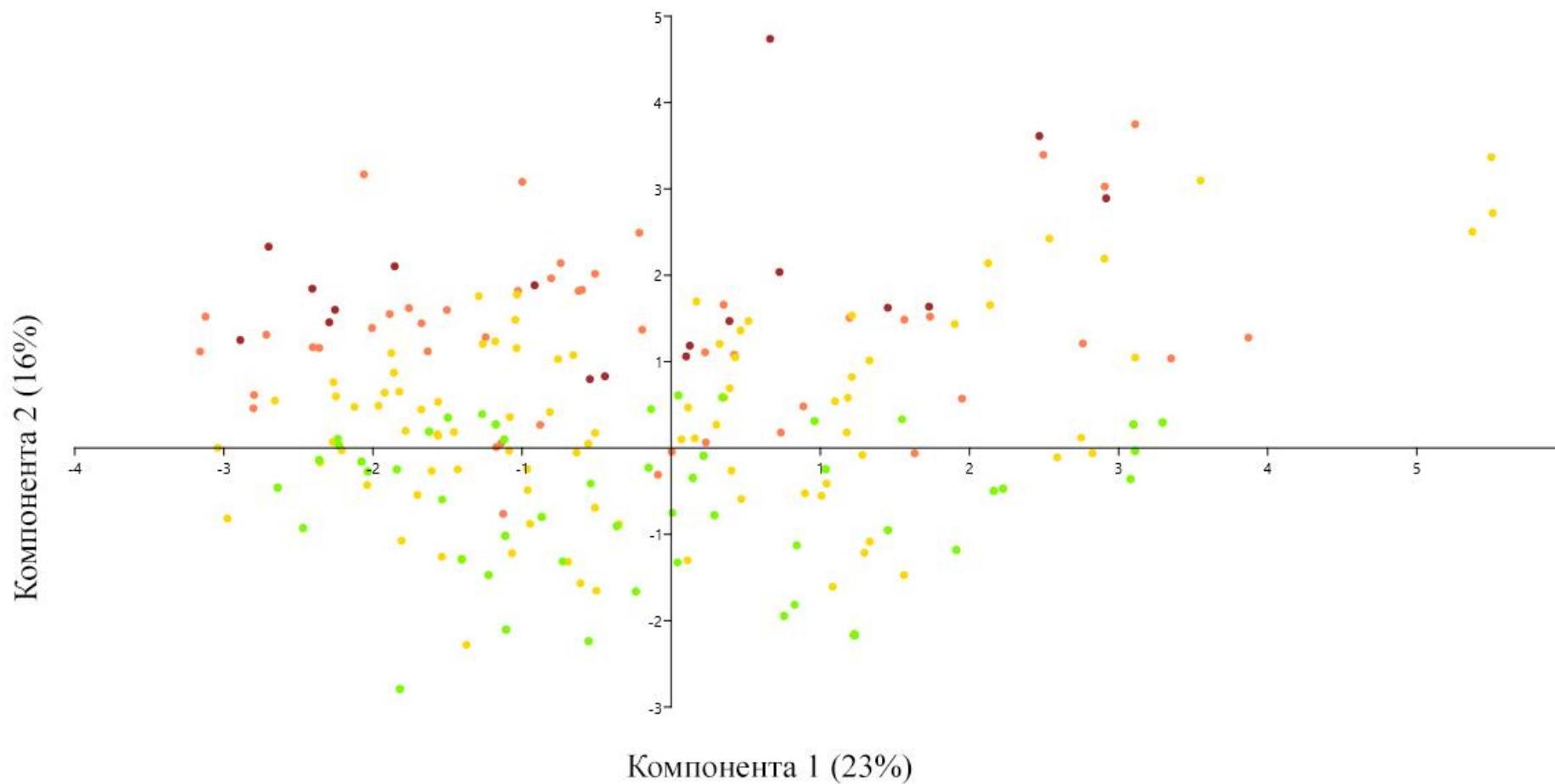


Рис. 9. Ординация объектов (талломов *Nephromopsis laureri*) в пространстве 1 и 2 главных компонент (суммарная объясненная изменчивость 39 %). Цвет точкам присвоен в соответствии с условным состоянием таллома: зеленый (●) — 4 (отличное состояние), желтый (●) — 3 (хорошее), красный (●) — 2 (умеренно некротическое), коричневый (●) — 1 (некротическое) (шкала витальности приведена в главе 3).

В состав компоненты 1 (рис. 10) наибольший вклад вносит обхват ствола на высоте груди (0.83), высота таллома над землей (0.81), положение таллома на ветви [расстояние от ствола до таллома напрямую (0.60) и расстояние по длине ветки (0.57)], диаметр ветви под талломом (0.51), а также степень угнетенности дерева (-0.59). Исходя из этого, мы интерпретируем компоненту 1 как состояние и скорость роста дерева.

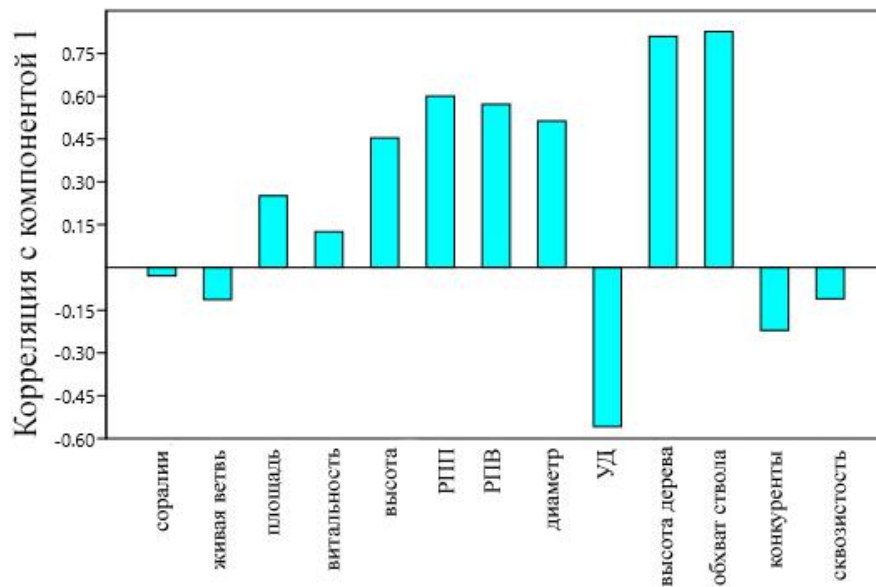


Рис. 10. Вклад отдельных параметров в состав компоненты 1. РПП — расстояние по прямой от ствола; РПВ — расстояние по ветви до таллома; УД — угнетенность дерева (ель).

В состав компоненты 2 наибольший вклад вносит наличие близко расположенных талломов других лишайников (0.62), площадь таллома (0.51), степень угнетенности дерева (0.47), высота (0.38), обхват ствола на высоте груди (0.35), состояние таллома или его витальность (-0.69), высота таллома над землей (-0.45). Исходя из этого, мы интерпретируем компоненту 2 как состояние таллома.

Относительно равномерное распределение точек вдоль оси 1 компоненты может свидетельствовать об отсутствии у *Nephromopsis laureri* четких предпочтений к ветвям определенного диаметра и к определенной позиции на ветви относительно ствола дерева (расстояние до ствола). При этом, исходя из структуры данных и распределения талломов относительно компоненты 2, можно заключить, что основные характеристики форофита (высота, угнетенность, обхват) связаны с состоянием талломов *Nephromopsis laureri*.

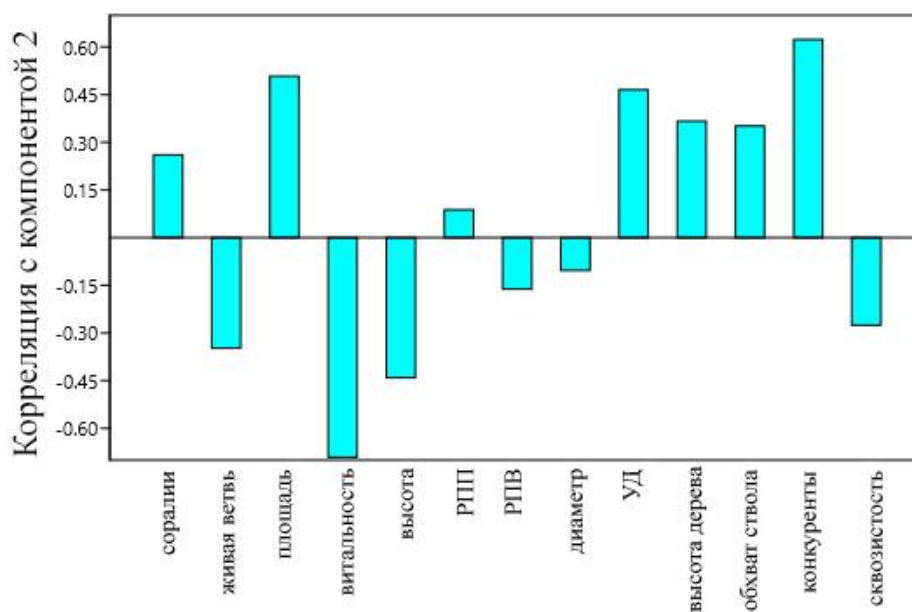


Рис. 11. Вклад отдельных параметров в состав компоненты 2. РПП — расстояние по прямой от ствола; РПВ — расстояние по ветви до таллома; УД — угнетенность дерева (ель).

Корреляционный анализ позволяет выявить достоверную слабую отрицательную корреляцию между общим состоянием таллома и наличием на нем мелких краевых изидиевидных лопастей ( $r = -0.41$ ), таким образом, мелкие краевые лопасти чаще образуются на талломе тогда, когда основные лопасти начинают деградировать. Действительно, полевые наблюдения показывают, что, при наличии обширных некротических пятен на отмирающей лопасти таллома, в большинстве случаев образуется множество мелких краевых лопастей. Других значимых корреляционных взаимосвязей между признаками не выявлено.

Среди проанализированного материала, количество фрагментированных и нефрагментированных талломов примерно равно для талломов, отнесенных к состояниям «1», «2» или «3» по шкале витальности (от сильно до слабо некротических). Среди талломов, отнесенных к «4» состоянию витальности (отличное), доля фрагментированных талломов составляет всего 17 %.

По полевым наблюдениям, некрозы (рис. 12 и 13) наиболее часты и занимают наибольшие площади в основаниях лопастей и в центральных частях талломов, а также по краям вновь образовавшихся фрагментов. Некротические лопасти могут быть как полностью усохшими и потемневшими, так и иметь еще незначительные признаки деградации, но в последнем случае небольшие пятна некрозов наблюдаются в основаниях мелких краевых лопастей, что можно интерпретировать как подготовку к размножению путем фрагментации. Можно предположить, что мелкие краевые лопасти могут выполнять роль пропагул вегетативного размножения (изидий).

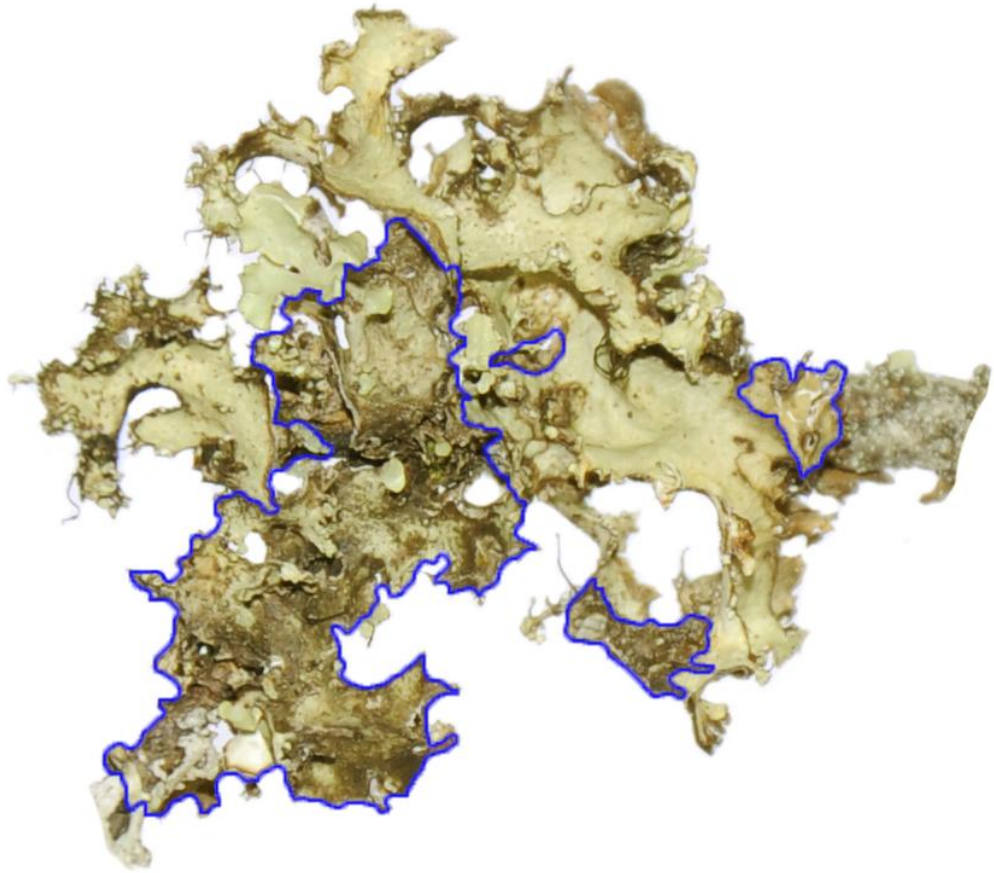


Рис. 12. Пятна некроза (синий контур) на лопастях *Nephromopsis laureri*.

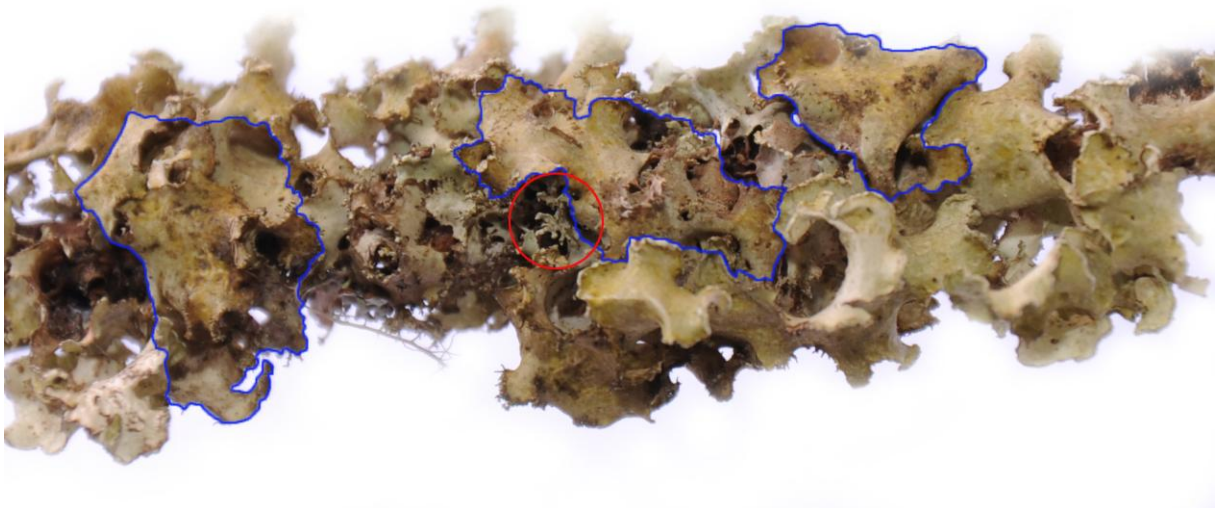


Рис. 13. Пятна некроза (синий контур) на лопастях *Nephromopsis laureri*. Красным контуром показаны мелкие краевые лопасти.

Вероятно, описанная выше частичная некротическая деградация таллома сопровождается вполне естественный процесс вегетативного размножения *Nephromopsis laureri* путем фрагментации. Талломы, состояние которых оценено в 3 и 4 балла, составляют 72 % популяции (236 талломов), их можно считать здоровыми, в достаточной мере жизнеспособными. Из них 66 % (156 талломов) в той или иной степени находятся в стадии вегетативного размножения путем фрагментации (образуют мелкие краевые лопасти или фрагментирован сам таллом). Для 92 % (300 штук) всех исследованных талломов отмечено наличие соралий, однако участие соредий в вегетативном размножении *N. laureri* для исследованных локальных популяций в нашей работе показать не удалось, так как даже на участках с высокой плотностью популяции нами не были обнаружены особи, по размерным и морфологическим характеристикам соответствующие молодым талломам, появившимся в результате развития соредии.

Основная часть исследованной популяции соответствует некрупным размерным классам — от 1 до 5 см по максимальному измерению (рис. 14). Большее количество талломов не достигло максимальных размеров (из выявленных для популяции), что может свидетельствовать о том, что в целом отдельные особи популяции находятся в стадии активного роста, увеличения размеров. Как можно видеть из графика распределения талломов различной витальности внутри размерных классов (рис. 14), среди некрупных талломов больше всего таких, состояние которых оценено в 3 и 4 балла (хорошее и отличное), что может указывать на их способность к дальнейшему росту и, следовательно, на высокую жизнеспособность популяции. Однако количество талломов менее 1 см в длину значительно меньше соседних размерных классов, что косвенно показывает отсутствие в популяции молодых особей, которые могли бы развиваться из соредий.

Таким образом, анализ данных по талломам *Nephromopsis laureri* показал, что талломы относительно небольшой площади чаще оказываются наиболее здоровыми и цельными, талломы большей площади чаще подвержены некрозам и фрагментированы.

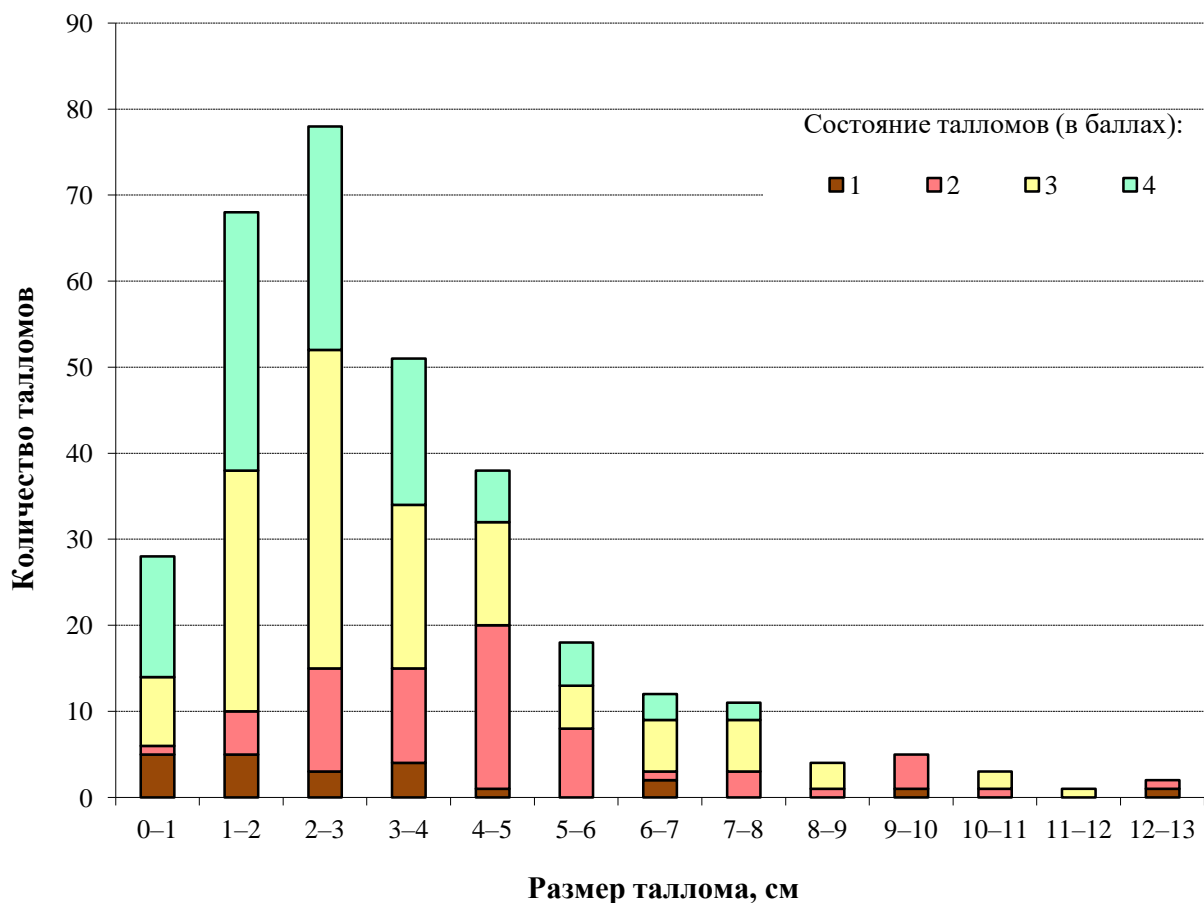


Рис. 14. Ранжирование талломов по размерным классам и соотношение талломов различной витальности внутри размерных классов.

В ходе исследования не были обнаружены апотеции *Nephromopsis laureri*. Мы предполагаем, что в условиях Ленинградской области вид размножается только вегетативно, причем практически исключительно путем фрагментации таллома, а соотношение особей различной витальности и доля размножающихся фрагментацией талломов свидетельствует о стабильном или прогрессирующем состоянии популяции на обследованных участках.



## Видовой состав лишайников, сопутствующих *Nephromopsis laureri* в эпифитных сообществах в Ленинградской области

**Лишайниковый компонент** растительных сообществ с *Nephromopsis laureri* по результатам наших исследований представлен 147 видами. Ниже приведен список видов лишайников и связанных с ними грибов (калициоидных, лихенофильных и родственных лишайникам) с указанием их встречаемости как на отдельных субстратах, так и в целом на обследованных пробных площадях (табл. 4). Названия видов расположены в алфавитном порядке. Названия таксонов приведены согласно электронной публикации «Santesson's online checklist...» (Nordin et al., 2017). Относительная встречаемость видов лишайников рассчитана как отношение количества пробных площадей (ПП), где вид встречен на субстрате, к количеству пробных площадей, на которых встречен данный субстрат (выраженное в %). Из 22 пробных площадей, береза встречена на 17 ПП, сосна — на 2, рябина — на 5, остальные субстраты присутствуют повсеместно.

**Условные обозначения и сокращения:** <sup>!</sup> — виды, новые для Ленинградской области; <sup>i</sup> — индикаторные виды, <sup>s</sup> — специализированные виды биологически ценных лесов (Выявление..., 2009); # — лихенофильные, (#) — факультативно лихенофильные и + — нелихенизированные сапротрофные грибы; м — вид не был встречен на данном субстрате на ПП, а был обнаружен при описании окружения талломов *Nephromopsis laureri* за пределами ПП.

Таблица 4

### Встречаемость видов на отдельных субстратах и в целом на пробных площадях

Вид	Число встреч видов на субстратах (из 22 ПП)									Общая встречаемость на ПП	
	Субстраты:									Число ПП	%
	кора ели	древесина ели	кора сосны	кора березы	кора рябины	почва	мхи	смола ели	талломы лишайников		
<sup>s</sup> <i>Acolium inquinans</i> (Sm.) A. Massal.		м								м	м
<sup>s</sup> <i>A. karelicum</i> (Vain.) M. Prieto et Wedin		1								1	4.5
<sup>i</sup> <i>Alectoria sarmentosa</i> (Ach.) Ach.	9	6		6						20	90.9
<i>Arthonia mediella</i> Nyl.	8	2								10	45.5
<i>A. radiata</i> (Pers.) Ach.					2					2	9.1
<sup>i</sup> <i>A. spadicea</i> Leight.	1									1	4.5
<i>Arthothelium scandinavicum</i> Th. Fr.	7	2								8	36.4
<i>Bacidia subincompta</i> (Nyl.) Arnold				1	1					2	9.1

Вид	Число встреч видов на субстратах (из 22 ПП)									Общая встречаемость на ПП	
	Субстраты:									Число ПП	%
	кора ели	древесина ели	кора сосны	кора березы	кора рябины	почва	мхи	смола ели	талломы лишайников		
<i>Biatora chrysantha</i> (Zahlbr.) Printzen	1									1	4.5
<i>B. efflorescens</i> (Hedl.) Räsänen	9	2		2	1					11	50.0
<i>B. helvola</i> Körb. Ex Hellb.	6	2		2	3					8	36.4
<i>B. ocelliformis</i> (Nyl.) Arnold					3					3	13.6
# <i>Biatoropsis usnearum</i> Räsänen									1	1	4.5
<i>Bryoria capillaris</i> (Ach.) Brodo et D. Hawksw.	11	5		10	3					22	100.0
<sup>s</sup> <i>B. fremontii</i> (Tuck.) Brodo et D. Hawksw.	1									3	13.6
<i>B. furcellata</i> (Fr.) Brodo et D. Hawksw.	1	м		2						2	9.1
<i>B. fuscescens</i> (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	12	3	1	8						21	95.5
<i>B. implexa</i> (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw.	1									2	9.1
<i>B. nadvornikiana</i> (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	4	м		1						11	50.0
<i>Calicium glaucellum</i> Ach.	6	8		1						12	54.5
<i>C. trabinellum</i> (Ach.) Ach.	1	3		1						5	22.7
<i>C. viride</i> Pers.	5									5	22.7
<i>Cetraria sepincola</i> (Ehrh.) Ach.				3						3	13.6
<sup>s</sup> <i>Cetrelia olivetorum</i> (Nyl.) W. L. Culb. et C. F. Culb					1					1	4.5
<sup>s</sup> <i>Chaenotheca chlorella</i> (Ach.) Müll. Arg.				1						1	4.5
<i>C. chrysocephala</i> (Turner ex Ach.) Th. Fr.	16	6								17	77.3
<i>C. ferruginea</i> (Turner ex Sm.) Mig.	13	3	1	2						13	59.1
<sup>s</sup> <i>C. gracillima</i> (Vain.) Tibell		1								1	4.5
<sup>s</sup> <i>C. sphaerocephala</i> Nádv.	4									4	18.2
<sup>1</sup> <i>Chaenotheca stemonea</i> (Ach.) Müll. Arg.	7	5								11	50.0
<sup>s</sup> <i>C. subroscida</i> (Eitner) Zahlbr.	7	1								8	36.4
<i>C. trichialis</i> (Ach.) Th. Fr.	9	8								13	59.1
<i>C. xyloxa</i> Nádv.		1								1	4.5
<sup>1</sup> # <i>Chaenothecopsis consociata</i> (Nádv.) A. F. W. Schmidt									10	10	45.5
<sup>i</sup> # <i>C. epithallina</i> Tibell									5	5	22.7
+ <i>C. pusilla</i> (Ach.) A. F. W. Schmidt	2	1								3	13.6
<sup>i</sup> + <i>C. pusiola</i> (Ach.) Vain.	3									3	13.6
<sup>s</sup> + <i>C. viridireagens</i> (Nádv.) A. F. W. Schmidt	2	3								5	22.7
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot. ssp. <i>arbuscula</i>		4				1				5	22.7
<i>C. bacilliformis</i> (Nyl.) Glück	10	6		6						17	77.3

Вид	Число встреч видов на субстратах (из 22 ПП)									Общая встречаемость на ПП	
	Субстраты:									Число ПП	%
	кора ели	древесина ели	кора сосны	кора березы	кора рябины	почва	мхи	смола ели	талломы лишайников		
<i>C. botrytes</i> (K. G. Hagen) Willd.		3		1						4	18.2
<i>C. caespiticia</i> (Pers.) Flörke	2									3	13.6
<i>C. cenotea</i> (Ach.) Schaer.	19	18	3	9	1		1			22	100.0
<i>C. chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng. s. l.	9	8		3	2		2			17	77.3
<i>C. coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	16	18	2	8	5		1			22	100.0
<i>C. cornuta</i> (L.) Hoffm.	2	8		1	2	1	1			13	59.1
<i>C. crispata</i> (Ach.) Flot.		3					2			5	22.7
<i>C. digitata</i> (L.) Hoffm.	14	14	1	5			1			20	90.9
<i>C. fimbriata</i> (L.) Fr.		2		1						3	13.6
<i>C. floerkeana</i> (Fr.) Flörke		1								1	4.5
<i>C. gracilis</i> (L.) Willd. ssp. <i>turbinata</i> (Ach.) Ahti		3								3	13.6
<i>C. macilenta</i> Hoffm.		2								2	9.1
<sup>1</sup> <i>C. norvegica</i> Tønsberg et Holien	1	4		1						5	22.7
<i>C. ochrochlora</i> Flörke	6	5	1	1						13	59.1
<i>C. pleurota</i> (Flörke) Schaer.		2		1						3	13.6
<i>C. rangiferina</i> (L.) F. H. Wigg.		6				1	1			8	36.4
<i>Cladonia stygia</i> (Fr.) Ruoss							1			1	4.5
<i>C. sulphurina</i> (Michx.) Fr.	2	8	1	1						11	50.0
<sup>s</sup> <i>Cliostomum leprosum</i> (Räsänen) Holien et Tønsberg	13	2								14	63.6
<i>Coenogonium pineti</i> (Ach.) Lücking et Lumbsch	1									1	4.5
<sup>s</sup> <i>Evernia divaricata</i> (L.) Ach.		1								1	4.5
<i>E. mesomorpha</i> Nyl.	1			1						4	18.2
<sup>s</sup> <i>Felipes leucopellaeus</i> (Ach.) Frisch et G. Thor	3									3	13.6
<i>Fuscidea pusilla</i> Tønsberg	4	2		6						11	50.0
<i>Graphis scripta</i> (L.) Ach. s. l.					1					1	4.5
<i>Haematomma ochroleucum</i> (Neck.) J. R. Laundon	7	3								8	36.4
<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach.) M. Choisy	5	4								9	40.9
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	18	15	2	21	6					22	100.0
<i>H. tubulosa</i> (Schaer.) Hav.	8	2		7	4					19	86.4
<sup>s</sup> <i>H. vittata</i> (Ach.) Parrique	12	4	1	10	1					16	72.7
<sup>1</sup> <i>Icmadophila ericetorum</i> (L.) Zahlbr.		3								3	13.6
<i>Imshaugia aleurites</i> (Ach.) S. L. F. Meyer		2								2	9.1
<i>Japewia subaurifera</i> Muhr et Tønsberg	10	11		2						17	77.3
<i>J. tornoensis</i> (Nyl.) Tønsberg	3	3								7	31.8
<i>Lecanora chlorotera</i> Nyl.				2	1					2	9.1

Вид	Число встреч видов на субстратах (из 22 ПП)									Общая встречаемость на ПП	
	Субстраты:									Число ПП	%
	кора ели	древесина ели	кора сосны	кора березы	кора рябины	почва	мхи	смола ели	талломы лишайников		
<i>L. fuscescens</i> (Sommerf.) Nyl.				2	1					3	13.6
<i>L. hypopta</i> (Ach.) Vain.	2	2		1						5	22.7
<i>L. hypoptella</i> (Nyl.) Grummann	1	1								2	9.1
<i>L. pulicaris</i> (Pers.) Ach.	м									м	м
<i>L. symmicta</i> (Ach.) Ach.					3					3	13.6
<i>Lecidea albofuscescens</i> Nyl.	8	2			1					10	45.5
<i>L. leprarioides</i> Tønsberg	9	4	1							10	45.5
<i>L. nylanderi</i> (Anzi) Th. Fr.	8	13	2	8						18	81.8
<i>L. turgidula</i> Fr.	2	12								15	68.2
<i>Lepraria incana</i> (L.) Ach.	9	5		6						15	68.2
<i>L. jackii</i> Tønsberg	1	1	1	1	1					4	18.2
<i>L. lobificans</i> Nyl.		2								2	9.1
<sup>1</sup> <i>Leptogium saturninum</i> (Dicks.) Nyl.					2					2	9.1
<i>Leptorhaphis epidermidis</i> (Ach.) Th. Fr.				2						2	9.1
<i>Lichenomphalia umbellifera</i> (L.: Fr.) Redhead et al.		1								1	4.5
<sup>s</sup> <i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.				1	2					3	13.6
<sup>s</sup> <i>Lopadium disciforme</i> (Flot.) Kullh.	3	2								4	18.2
<i>Loxospora elatina</i> (Ach.) A. Massal.	3	1		2						5	22.7
<i>Melanohalea olivacea</i> (L.) O. Blanco et al.				3						3	13.6
<i>Micarea denigrata</i> (Fr.) Hedl.		1								1	4.5
<i>M. hedlundii</i> Coppins		1								1	4.5
<i>M. melaena</i> (Nyl.) Hedl.	3	4	1				2			8	36.4
<i>M. nitschkeana</i> (J. Lahm ex Rabenh.) Harm.		1								1	4.5
<i>M. prasina</i> Fr. s. l.	1	2		м						2	9.1
<sup>1</sup> (#) <i>Microcalicium disseminatum</i> (Ach.) Vain.	2	2							4	7	31.8
<i>Mycobilimbia epixanthoides</i> (Nyl.) Vitik. et al.	1									1	4.5
<i>Mycoblastus affinis</i> (Schaer.) T. Schauer	2	7		1	1					9	40.9
<i>M. alpinus</i> (Fr.) Th. Fr. ex Hellb.	4	12		3						14	63.6
<i>M. sanguinarius</i> (L.) Norman + <i>Mycocalicium subtile</i> (Pers.) Szatala	10	16		14	1				м	22	100.0
<sup>s</sup> <i>Nephromopsis laureri</i> (Kremp.) Kurok.	2	2		1						6	27.3
<i>Ochrolechia androgyna</i> (Hoffm.) Arnold s. l.	м	м								м	м
<i>O. microstictoides</i> Räsänen	6	8		3						15	68.2
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	1	1		9	3					13	59.1

Вид	Число встреч видов на субстратах (из 22 ПП)									Общая встречаемость на ПП	
	Субстраты:									Число ПП	%
	кора ели	древесина ели	кора сосны	кора березы	кора рябины	почва	мхи	смола ели	талломы лишайников		
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.	21	16	2	14						21	95.5
<i>P. hyperopta</i> (Ach.) Arnold	20	17	2	12	1					21	95.5
<i>Peltigera neopolydactyla</i> (Gyeln.) Gyeln.				1	1					1	4.5
<i>P. praetextata</i> (Flörke ex Sommerf.) Zopf		1			1					2	9.1
<i>Pertusaria albescens</i> (Huds.) M. Choisy et Werner	1	2			1					3	13.6
<i>P. amara</i> (Ach.) Nyl.	4	3		2	3					13	59.1
<i>Phlyctis argena</i> (Spreng.) Flot.					3					3	13.6
<i>Placynthiella dasaea</i> (Stirt.) Tønsberg		4				1				4	18.2
<i>P. icmalea</i> (Ach.) Coppins et P. James		3								4	18.2
<i>P. uliginosa</i> (Schrad.) Coppins et P. James	1	1								3	13.6
<i>Platismatia glauca</i> (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb.	18	17	2	14	5				м	20	90.9
<i>Pseudevernia furfuracea</i> (L.) Zopf	3	4		м						10	45.5
<i>Pycnora leucococca</i> (R. Sant.) R. Sant.	3									3	13.6
+ <i>Sarea difformis</i> (Fr.) Fr.								4		4	18.2
+ <i>S. resiniae</i> (Fr.: Fr.) Kuntze								4		4	18.2
<i>Trapeliopsis flexuosa</i> (Fr.) Coppins et P. James		3	1							5	22.7
<i>T. granulosa</i> (Hoffm.) Lumbsch		1				2				4	18.2
# <i>Tremella cladoniae</i> Diederich et M. S. Christ.									8	8	36.4
# <i>T. coppinsii</i> Diederich et G. Marson									1	1	4.5
# <i>T. lichenicola</i> Diederich									2	2	9.1
<i>Tuckermannopsis chlorophylla</i> (Willd. ex Humb.) Hale	4	2		8	2					17	77.3
<i>Usnea dasopoga</i> (Ach.) Nyl.	7	4		14	1					20	90.9
<i>U. diplotypus</i> Vain.	2	3								9	40.9
<i>U. glabrescens</i> (Nyl. ex Vain.) Vain. ex Räsänen	м									1	4.5
<i>U. hirta</i> (L.) F. H. Wigg.	1									1	4.5
<i>U. lapponica</i> Vain.	м									м	м
<i>U. subfloridana</i> Stirt.		1								1	4.5
<i>Violella fucata</i> (Stirt.) T. Sprib.	10	10		4	1					17	77.3
# <i>Vouauxiomycetes santessonii</i> D. Hawksw.									6	6	27.3
<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai	14	16	1	13	4					21	95.5
<sup>1</sup> <i>Xylographa bjoerkii</i> T. Sprib.		1								1	4.5

Вид	Число встреч видов на субстратах (из 22 ПП)									Общая встречаемость на ПП	
	Субстраты:									Число ПП	%
	кора ели	древесина ели	кора сосны	кора березы	кора рябины	почва	мхи	смола ели	талломы лишайников		
<sup>1</sup> <i>X. carneopallida</i> (Räsänen) T. Strib.		1								1	4.5
<i>X. parallela</i> (Ach.: Fr.) Fr.		2								2	9.1
<sup>1</sup> <i>X. soralifera</i> Holien et Tønsberg		1								1	4.5
<i>X. trunciseda</i> (Th. Fr.) Minks ex Redinger		3								3	13.6
<i>X. vitiligo</i> (Ach.) J. R. Laundon		1								1	4.5
<i>Xylopsora caradocensis</i> (Nyl.) Bendiksby et Timdal		1								1	4.5
<i>X. friesii</i> (Ach.) Bendiksby et Timdal	8	3								10	45.5
<b>Общее число видов</b>	85	104	18	58	36	5	9	2	10	147	-

Наличие индикаторных и специализированных видов — один из важных критериев, используемый при выявлении «биологически ценных» лесов, которые обладают особой природоохранной значимостью (Выявление..., 2009). Интересно, что чувствительные стенотопные виды, требовательные к состоянию и возрасту сообщества, составляют значительную часть выявленной локальной ценолихенофлоры. Всего обнаружено 16 специализированных (*Acolium inquinans*, *A. karelicum*, *Bryoria fremontii*, *Cetrelia olivetorum*, *Chaenotheca chlorella*, *C. gracillima*, *C. sphaerocephala*, *C. subroscida*, *Chaenothecopsis viridireagens*, *Cliostomum leprosum*, *Evernia divaricata*, *Felipes leucopellaeus*, *Hypogymnia vittata*, *Lobaria pulmonaria*, *Lopadium disciforme*, *Nephromopsis laureri*) и 10 индикаторных (*Alectoria sarmentosa*, *Arthonia spadicea*, *Chaenotheca stemonea*, *Chaenothecopsis consociata*, *C. epithallina*, *C. pusiola*, *Cladonia norvegica*, *Icmadophila ericetorum*, *Leptogium saturninum*, *Microcalicium disseminatum*) видов биологически ценных лесов (Выявление..., 2009), что в сумме составляет 17.7 % выявленного видового разнообразия. Присутствие большого числа таких видов в сообществе свидетельствует о наличии стабильных микроклиматических условий, характерных для старовозрастных малонарушенных лесов. Исследуемые сообщества являются местообитаниями ряда охраняемых видов лишайников. В действующие красные книги занесены 6 видов: *Bryoria fremontii*, *Lobaria pulmonaria* и *Nephromopsis laureri* — в Красную книгу Российской Федерации (2008); *Alectoria sarmentosa*, *Bryoria nadvornikiana* и *Evernia divaricata* (а также *Lobaria pulmonaria*) — в Красную книгу природы Ленинградской области (2000). На наш взгляд, охраны заслуживают и другие виды, особенно из группы специализированных. В

настоящий момент идет подготовка нового издания Красной книги Ленинградской области; из числа обнаруженных нами видов, обновленный региональный список охраняемых объектов будет пополнен 11 видами: *Bryoria fremontii* и *Nephromopsis laureri* (см. выше), а также *Acolium inquinans*, *A. karelicum*, *Arthonia spadicea*, *Cetrelia olivetorum*, *Chaenotheca gracillima*, *C. sphaerocephala*, *C. subroscida*, *Felipes leucopellaeus*, *Lopadium disciforme*; рекомендован к исключению из числа охраняемых относительно широко распространенный и менее требовательный вид *Bryoria nadvornikiana* (Гимельбрант Д. Е., Степанчикова И. С., Кузнецова Е. С., личное сообщение).

Три вида — *Xylographa bjoerkii*, *X. carneopallida* и *X. soralifera* — обнаружены нами впервые для Ленинградской области.

Большая часть выявленных видов ценолихенофлоры старовозрастных сфагновых ельников относится к эпифитной эколого-субстратной группе (табл. 5): на коре деревьев отмечено 108 видов (73.5 % лишенофлоры), из них на коре ели — 85 видов (63.9 % от общего числа видов), также относительно большое число видов отмечено на березе — 43 вида (32.3 %); кора рябины и сосны отличаются относительно низким разнообразием лишайников. Эпиксильная группа практически не уступает по числу видов: на древесине ели отмечено 104 вида (70.7 % от общего числа видов). Многие из них (в том числе *Nephromopsis laureri*) произрастают на лишенных коры нижних мертвых ветвях елей, некоторые виды также обнаружены на сухостойных стволах и валеже. Остальные субстраты не вносят существенного вклада в разнообразие лишенобиоты. Напочвенные лишайники представлены лишь 5 видами. Такие субстраты как смола и талломы лишайников в целом оказываются заселены преимущественно нелихенизированными сапротрофными и паразитическими грибами, хотя некоторые лишайники также способны частично зарастать соседние талломы других видов (например, *Mycoblastus sanguinarius*, *Platismatia glauca*). Типы субстратов характеризуются наличием видов, не отмеченных на других субстратах (специфичные виды). Большинство таких видов отмечено единично и может быть встречено на других субстратах за пределами обследованных ПП, однако некоторые виды имеют выраженные субстратные предпочтения. Наибольшей специфичностью видового состава отличаются талломы лишайников и смола ели.

Помимо лишайников в состав эпифитных сообществ входят и другие организмы. На исследуемой территории на тех же субстратах, что и *Nephromopsis laureri*, часто встречается печеночник *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Hampe, который нередко оказывается ближайшим соседом *Nephromopsis laureri*, нарастая на его таллом.

## Число видов лишайников на различных субстратах

Субстраты*	Общее число видов	Доля в лишено-флоре, %	Число специфических видов	Доля специфических видов
<b>кора:</b>	<b>108</b>	<b>73.5</b>	<b>35</b>	<b>23.8</b>
ели — <i>Picea × fennica</i> (Regel) Kom.	85	57.8	18	12.2
березы — <i>Betula pubescens</i> Ehrh.	58	39.5	4	2.7
рябины — <i>Sorbus aucuparia</i> L.	36	24.5	7	4.8
сосны — <i>Pinus sylvestris</i> L.	18	12.2	0	0.0
<b>древесина ели</b>	<b>104</b>	<b>70.7</b>	<b>25</b>	<b>17.0</b>
<b>талломы лишайников</b>	<b>10</b>	<b>6.8</b>	<b>7</b>	<b>4.8</b>
<b>дерновинки мхов</b>	<b>9</b>	<b>6.1</b>	<b>1</b>	<b>0.7</b>
<b>почва</b>	<b>5</b>	<b>3.4</b>	<b>0</b>	<b>0.0</b>
<b>смола</b>	<b>2</b>	<b>1.4</b>	<b>2</b>	<b>1.4</b>

\* *Примечание.* Субстраты расположены в порядке убывания числа отмеченных на них видов. Одни и те же виды обитают на разных субстратах, отсюда сумма количеств видов на субстратах превышает общее число видов во флоре. За 100 % принято общее число видов (133).

Для 326 талломов *Nephromopsis laureri* были составлены списки «соседей» — видов, обнаруженных на том же субстрате рядом с каждым талломом (в радиусе 10 см). Отдельно были отмечены случаи, когда талломы *Nephromopsis laureri* и близ расположенных лишайников нарастали друг на друга (рис. 15). Такое «поведение» отмечено для *Alectoria sarmentosa* (5 случаев), *Bryoria capillaris* (2), *Bryoria fuscescens* (3), *Bryoria nadvornikiana* (1), *Parmelia sulcata* (2), *Vulpicida pinastri* (1) без видимых изменений в состоянии талломов для всех участников контакта. При взаимодействии талломов *Nephromopsis laureri* с *Platismatia glauca* (86 случаев), *Hypogymnia physodes* (27), *Usnea dasopoga* (8), *Cladonia coniocraea* (4), *Mycoblastus sanguinarius* (4), *Parmeliopsis hyperopta* (3), *Tuckermannopsis chlorophylla* (3), *Lecidea nylanderii* (2), *Ochrolechia androgyna* s. l. (2), *Parmeliopsis ambigua* (2), *Hypogymnia tubulosa* (1), *Loxospora elatina* (1), *Pertusaria albescens* (1), *Pseudevernia furfuracea* (1) наблюдались некротические поражения различной площади в участках соприкосновения соседствующих талломов. Часто в такие взаимоотношения вступал печеночник *Ptilidium pulcherrimum* (20). Результаты анализа относительной встречаемости видов-«соседей» приведены в таблице 6.





Рис. 15. Взаимодействие талломов *Nephromopsis laureri* и *Ochrolechia androgyna* s. l.: слоевище последнего (слева) нарастает на *N. laureri*.

Таблица 6

**Встречаемость видов лишайников  
в радиусе 10 см от талломов *Nephromopsis laureri*, на коре и/или древесине ели на  
пробных площадях, общая на пробных площадях**

Вид	Встречаемость видов:					
	«соседи» <i>N. laureri</i> (в радиусе 10 см)		на ветвях ели		на коре и/или древесине ели	
	Число случаев	% (от 326)	Число ПП	% (от 22 ПП)	Число ПП	% (от 22 ПП)
<i>Acolium inquinans</i>	1	0.3	м	м	м	м
<i>Alectoria sarmentosa</i>	74	22.7	20	90.9	20	90.9
<i>Biatora efflorescens</i>	4	1.2	3	13.6	10	45.5
<i>Biatora helvola</i>	2	0.6	5	22.7	7	31.8
<i>Bryoria capillaris</i>	55	16.9	19	86.4	22	100.0
<i>Bryoria fremontii</i>	7	2.1	3	13.6	1	4.5
<i>Bryoria furcellata</i>	1	0.3	2	9.1	м	м
<i>Bryoria fuscescens</i>	45	13.8	18	81.8	21	95.5
<i>Bryoria nadvornikiana</i>	10	3.1	9	40.9	10	45.5
<i>Calicium viride</i>	1	0.3	м	м	5	22.7
<i>Cladonia bacilliformis</i>	5	1.5	4	18.2	15	68.2
<i>Cladonia cenotea</i>	6	1.8	5	22.7	22	100.0
<i>Cladonia chlorophaea</i>	2	0.6	3	13.6	14	63.6
<i>Cladonia coniocraea</i>	11	3.4	11	50.0	22	100.0
<i>Cladonia ochrochlora</i>	1	0.3	1	4.5	11	50.0
<i>Cladonia sulphurina</i>	1	0.3	3	13.6	10	45.5
<i>Cliostomum leprosum</i>	2	0.6	2	9.1	14	63.6
<i>Felipes leucopellaeus</i>	1	0.3	м	м	3	13.6
<i>Fuscidea pusilla</i>	6	1.8	4	18.2	9	40.9
<i>Hypocenomyce scalaris</i>	1	0.3	2	9.1	8	36.4
<i>Hypogymnia physodes</i>	191	58.6	18	81.8	22	100

Вид	Встречаемость видов:					
	«соседи» <i>N. laureri</i> (в радиусе 10 см)		на ветвях ели		на коре и/или древесине ели	
	Число случаев	% (от 326)	Число ПП	% (от 22 ПП)	Число ПП	% (от 22 ПП)
<i>Hypogymnia tubulosa</i>	23	7.1	16	72.7	18	81.8
<i>Hypogymnia vittata</i>	13	4.0	8	36.4	15	68.2
<i>Japewia subaurifera</i>	3	0.9	14	63.6	17	77.3
<i>Japewia tornoenis</i>	1	0.3	7	31.8	7	31.8
<i>Lecanora pulicaris</i>	1	0.3	м	м	м	м
<i>Lecidea nylanderii</i>	53	16.3	16	72.7	18	81.8
<i>Lepraria jackii</i>	19	5.8	м	м	2	9.1
<i>Lopadium disciforme</i>	2	0.6	1	4.5	4	18.2
<i>Loxospora elatina</i>	13	4.0	м	м	4	18.2
<i>Micarea melaena</i>	1	0.3	1	4.5	6	27.3
<i>Micarea prasina</i>	3	0.9	м	м	2	9.1
<i>Microcalicium disseminatum</i>	1	0.3	2	9.1	6	27.3
<i>Mycoblastus affinis</i>	3	0.9	6	27.3	7	31.8
<i>Mycoblastus alpinus</i>	11	3.4	11	50.0	14	63.6
<i>Mycoblastus sanguinarius</i>	43	13.2	18	81.8	21	95.5
<i>Nephromopsis laureri</i>	17	5.2	5	22.7	6	27.3
<i>Ochrolechia androgyna</i> s. l.	9	2.8	м	м	м	м
<i>Ochrolechia microstictoides</i>	30	9.2	14	63.6	15	68.2
<i>Parmelia sulcata</i>	14	4.3	8	36.4	9	40.9
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	49	15.0	18	81.8	21	95.5
<i>Parmeliopsis hyperopta</i>	54	16.6	15	68.2	21	95.5
<i>Pertusaria albescens</i>	1	0.3	2	9.1	2	9.1
<i>Pertusaria amara</i>	2	0.6	8	36.4	9	40.9
<i>Platismatia glauca</i>	250	76.7	18	81.8	20	90.9
<i>Pseudevernia furfuracea</i>	2	0.6	8	36.4	10	45.5
<i>Trapeliopsis flexuosa</i>	1	0.3	1	4.5	4	18.2
<i>Tuckermannopsis chlorophylla</i>	23	7.1	17	77.3	17	77.3
<i>Usnea dasopoga</i>	56	17.2	14	63.6	18	81.8
<i>Usnea hirta</i>	1	0.3	1	4.5	1	4.5
<i>Usnea lapponica</i>	3	0.9	м	м	м	м
<i>Violella fucata</i>	15	4.6	10	45.5	15	68.2
<i>Vouauxiomyces santessonii</i>	1	0.3			1	4.5
<i>Vulpicida pinastri</i>	44	13.5	16	72.7	21	95.5

Наиболее частыми «соседями» *Nephromopsis laureri* оказались (расположены в порядке убывания относительной встречаемости) *Platismatia glauca*, *Hypogymnia physodes*, *Alectoria sarmentosa*, *Usnea dasopoga*, *Lecidea nylanderii*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Bryoria capillaris*, *Parmeliopsis ambigua*, *Bryoria fuscescens*, *Vulpicida pinastri*, *Mycoblastus sanguinarius*. Чаще всего в радиус 10 см попадают *Hypogymnia physodes* и *Platismatia glauca*, которые в большинстве случаев отмечены на всех древесных субстратах и обильно покрывают нижние ветви елей. Общая тенденция такова, что виды, часто отмеченные на ветвях елей, чаще

встречаются и в радиусе 10 см от таллома *Nephromopsis laureri*. Интересно, что такие виды как *Hypogymnia tubulosa*, *Japewia subaurifera*, *Mycoblastus alpinus*, *Parmelia sulcata*, *Pertusaria amara* и *Vulpicida pinastri* отмечены на многих ПП на ветвях, но рядом с *Nephromopsis laureri* встречаются редко: это может быть связано с тем, что, при стабильной встречаемости в сообществе, количество талломов данных видов на ветвях, тем не менее, относительно невелико. Виды, не отмеченные на ПП на ветвях, встречены как «соседи» на других субстратах (например, на коре стволов ели отмечен *Cliostomum leprosum*). Виды рода *Cladonia* отмечены на предпочитаемых *Nephromopsis laureri* субстратах (на ветвях) на ПП почти в половине случаев, однако редко оказываются в ближайшем окружении *Nephromopsis laureri*, что связано с разными предпочитаемыми условиями.

Из видов, отмеченных на ветвях елей, но не отмеченных в окружении *Nephromopsis laureri*, большинство встречается редко на этом субстрате (среди таких видов — *Acolium karelicum*, *Arthonia mediella*, *Arthothelium scandinavicum*, *Bryoria implexa*, *Calicium glaucellum*, *Chaenotheca chrysocephala*, *C. ferruginea*, *C. stemonea*, *C. subroscida*, *C. trichialis*, *Cladonia caespiticia*, *C. cornuta*, *C. fimbriata*, *C. norvegica*, *Evernia divaricata*, *E. mesomorpha*, *Haematomma ochroleucum*, *Lecanora hypopta*, *L. hypoptella*, *Lecidea albofuscescens*, *L. leprarioides*, *Lepraria incana*, *L. lobificans*, *Pycnora leucococca*, *Usnea glabrescens*, *U. subfloridana*, *Xylopsora caradocensis*, *X. friesii*). Исключение составляют *Lecidea turgidula* (встречена на ветвях 13 раз) и *Usnea diplotypus* (встречена 8 раз).

Вид *Usnea diplotypus*, в отличие от *Usnea dasopoga*, ни разу не встречен рядом с *N. laureri*, хотя в целом обнаружен на многих пробных площадях. Скорее всего, это связано с тем, что количество талломов *U. diplotypus* на ветвях значительно меньше, чем *U. dasopoga*, который обильно покрывает ветви елей в старовозрастных лесах Ленинградской области. Вид *Lecidea turgidula*, который отмечен больше, чем на половине ПП, является накипным лишайником с мелкими апотециями, который встречается преимущественно на древесине ветвей в условиях относительно высокого освещения. Возможно, тот факт, что этот вид не встречен рядом с *N. laureri*, связан с недостаточной освещенностью субстрата и изменением других характеристик микроместообитания, на котором выросли крупные листоватые лишайники. Встречаемость же остальных видов, не обнаруженных рядом с *N. laureri*, достаточно низка, что в общем соответствует описанной ранее тенденции.

Приведенные выше данные позволяют сделать вывод, что распределение видов ближайшего окружения *Nephromopsis laureri* в достаточной мере случайно среди видов, обладающих сходными эколого-субстратными предпочтениями.

## Выводы

1. *Nephromopsis laureri* в Ленинградской области находится на северо-западной границе европейской части ареала, распространён исключительно в восточных районах области. Вид наиболее часто встречается на северо-востоке региона, где на отдельных участках плотность популяции достигает 46.7 индивидов на гектар.

2. *N. laureri* в Ленинградской области тяготеет к малонарушенным сфагновым ельникам с угнетёнными медленно растущими деревьями, расположенными в небольших локальных понижениях, где за счёт высокой влажности и низкой ветровой нагрузки сохраняются достаточно стабильные условия микроклимата.

3. В исследованных сообществах *N. laureri* предпочитает поселяться на мёртвых нижних ветвях невысоких угнетённых елей, но может заселять и другие древесные субстраты: кору стволов живых елей, кору и древесину елового валежа, кору стволов берёз.

4. В сообществах с *N. laureri* обнаружено 147 видов лишайников, из которых 16 — специализированные и 10 — индикаторные виды старовозрастных малонарушенных лесов; 6 видов занесены в действующие Красные книги Российской Федерации и Ленинградской области, 11 — предложены к занесению в региональную Красную книгу; 3 вида являются новыми для Ленинградской области. Выявленный видовой состав лишайников свидетельствует о микроклиматической стабильности и высокой природоохранной ценности исследованных сообществ.

5. Распределение видов в ближайшем окружении *N. laureri* (в радиусе 10 см от таллома) в достаточной мере случайно и состоит из видов, обладающих сходными эколого-субстратными предпочтениями.

6. Морфологические особенности талломов *N. laureri* и отсутствие в популяции особей менее 2–3 мм в длину указывает на преобладание на северо-западной границе ареала вида вегетативного способа размножения путём фрагментации. Некротические изменения талломов сопряжены с естественным процессом вегетативного размножения.

7. Для исследованной части популяции показано, что большинство талломов находится в хорошем состоянии, размеры их при этом в основном меньше среднего для популяции, что может свидетельствовать о её стабильном или прогрессирующем состоянии.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Административно-территориальное деление Ленинградской области. СПб., 1997. 199 с.
2. Андреев М. П., Ахти Т., Войцехович А. А., Гагарина Л. В., Герасимова Ю. В., Гимельбрант Д. Е., Давыдов Е. А., Конорева Л. А., Кузнецова Е. С., Макрый Т. В., Надеина О. В., Рандлане Т., Сааг А., Соколова И. В., Степанчикова И. С., Урбанавичюс Г. П. Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников / Отв. ред. М. П. Андреев, Д. Е. Гимельбрант. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 392 с.
3. Andersson L., Алексеева Н. М., Кольцов Д. Б., Куксина Н. В., Кутепов Д. Ж., Мариев А. Н., Нешатаев В. Ю. Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 1. Методика выявления и картографирования / Отв. ред. Л. Андерссон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова. СПб., 2009. 238 с.
4. Большанин А. А., Соколова О. С., Тагирджанова Г. М., Степанчикова И. С., Кушневская Е. В., Сорокина И. А. Биологически ценные леса западного побережья Ивинского разлива (болотный массив Гладкое, Подпорожский район, Ленинградская область) // Материалы VII региональной молодежной экологической конференции «Экологическая школа в Петергофе — наукограде Российской Федерации: Экологические проблемы Балтийского региона, 29–30 ноября 2012 г., Санкт-Петербург, Старый Петергоф. СПб., Старый Петергоф: ВВМ, 2012. С. 153–162.
5. Большая Советская Энциклопедия. М., 1971. Т. 4. 600 с.
6. Борисова З. В. О границе между средней и южной тайгой на востоке Ленинградской области // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 8. С. 1277–1282.
7. Гагарина Э. И., Матинян Н. Н., Счастливая Л. С., Касаткина Г. А. Почвы и почвенный покров Северо-Запада России. СПб., 1995. 236 с.
8. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР / Под ред. В. Д. Александровой, Т. К. Юрковской. Л., 1989. 64 с.
9. Геология СССР. Том 1. Ленинградская, Псковская и Новгородская области. Геологическое описание. М., 1971. 504 с.
10. Геологический словарь / Под ред. А. Н. Криштофовича. М., 1955. Т. 1. 403 с.; Т. 2. 448 с.
11. Гимельбрант Д. Е., Мусякова В. В. Заметки о калициоидных лишайниках и грибах на островах Керетского архипелага // Вестн. С.-Петерб. ун-та, Сер. 3 (Биология). 2001. Вып. 4. N 27. С. 64–67.

12. Давыдова М. И., Каменский А. И., Неклюкова Н. П., Тушинский Г. К. Физическая география СССР. М., 1966. 848 с.
13. Дёмина А. В. Нефромопсис Лаурера (*Nephromopsis laureri*) // Красная книга Ленинградской области. Растения и грибы. 2017 (в печати).
14. Жданов И.С. Первые сведения о лишенофлоре центральносибирского биосферного заповедника (Красноярский край) // Новости систематики низших растений. 2010. Т. 44. С. 153–170.
15. Журавлева С. Е., Соломещ А. И., Байшева Э. З. Сообщества эпифитных лишайников с *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в старовозрастных лесах на Южном Урале // Растительность России. 2004. С. 15–22.
16. Ипатов В. С., Мирин Д. М. Описание фитоценоза: методические рекомендации. Учебно-методическое пособие. СПб, 2008. 71 с.
17. Исаченко Г. А. Путешествие длиной в 300 километров и 3 миллиарда лет // География. 2003. № 21. С. 3–5.
18. Кожаринов А. В. и др. Динамика растительного покрова и климата Западновинской низины (Тверская область) за последние 5000 лет // Бот. журн. 2003. Т. 88. №. 3. С. 90–102.
19. Конечная Г. Ю., Курбатова Л. Е., Потемкин А. Д., Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С., Змитрович И. В., Коткова В. М., Малышева В. Ф., Морозова О. В., Попов Е. С., Яковлев Е. Б., Andersson L., Кияшко П. В., Skujienė G. Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов / Отв. ред. Л. Андерссон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова. СПб., 2009. 258 с.
20. Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). М., 2008. 855 с.
21. Кузнецова, Е. С., Сказкина, М. А. К изучению лишайников Костромской области // Новости систематики низших растений. 2010. Т. 44. С. 200–209.
22. Лапшин В. А. Археологическая карта Ленинградской области. Часть 2. Восточные и северные районы. СПб., 1995. 232 с.
23. Нешатаева В. Ю., Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С., Чернядьева И. В. Ценогические, бриофлористические и лишенобиотические особенности коренных старовозрастных каменноберезовых лесов Юго-Западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Доклады III научной конференции. Петропавловск-Камчатский, 2003. С. 100–123.
24. Ниценко А. А. К вопросу о границе среднетаежной и южнотаежной подзон в пределах Ленинградской области // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 5. С. 684–694.

25. Ниценко А. А. Очерки растительности Ленинградской области. Л., 1959. 142 с.
26. Ниценко А. А. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. Биология. 1960а. № 9. Вып. 2. С. 5–16.
27. Ниценко А. А. Сосновые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. Биология. 1960б. № 21. Вып. 2. С. 22–32.
28. Ниценко А. А. Хозяйственно-геоботаническое районирование Ленинградской области. Л., 1964. 127 с. Попова Т. А., Березкина Л. И., Бычкова И. А., Леонтьева Е. В., Семенова Н. Н., Шубина М. А. Природный парк «Вепский лес». СПб., 2005. 344 с.
29. Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области / Под. ред. М. С. Боч, В. И. Василевича. СПб., 1992. С. 233–238
30. Последний европейский ледниковый покров / Под. ред. И. П. Герасимова. М., 1965. 220 с.
31. Почвы Ленинградской области / Под ред. В. К. Пестрякова. Л., 1973. 344 с.
32. Природа Ленинградской области и ее охрана. Л., 1983. 277 с.
33. Пыстина Т. Н., Херманссон Я. Редкие и охраняемые виды лишайников Печоро-Илычского заповедника // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала: Матер. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2006. 160–165 с.
34. Растительность Европейской части СССР / Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л., 1980. 430 с.
35. Сенников А. Н. Фитогеографическое районирование Северо-Запада Европейской части России (Ленинградская, Псковская и Новгородская область) // Биогеография Карелии. Труды Карельского научного центра РАН. Выпуск 7. Петрозаводск, 2005. С. 206–243.
36. Скирина И. Ф., Салохин А. В., Царенко Н. А., Скирин Ф. В. Новые местонахождения редких и охраняемых лишайников острова Сахалин // Turczaninowia. 2016. Vol. 19. № 2. С. 54–63.
37. Сорокина И. А., Гимельбрант Д. Е., Степанчикова И. С., Спиринов В. А., Ефимов П. Г., Кушневская Е. В., Кузнецова Е. С., Чиркова Г. А., Гагарина Л. В., Ликсакова Н. С., Большанин А. А., Тагирджанова Г. М. Добровольная лесная сертификация как механизм выявления и охраны биологически ценных лесов и исследования труднодоступных лесных участков востока Ленинградской области // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2013а. Вып. 32. № 31. С. 246–264.

38. Сорокина И. А., Степанчикова И. С., Ефимов П. Г., Гимельбрант Д. Е., Спирин В. А., Кушневская Е. В. Краткие очерки восьми предлагаемых ООПТ Ленинградской области // Бот. ж. 2013б. Том 98, № 2. С. 113–134.
39. Справочник по климату СССР. Вып. 3. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. Ч. 2. Температура воздуха и почвы. Л., 1965. 343 с. — Ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. Л., 1968. 328 с.
40. Сушков С. Ф. Основные этапы сельскохозяйственного освоения территории Ленинградской области // Проблемы комплексного изучения Северо-Запада РСФСР. Л., 1972. С. 26–27.
41. Тагирджанова Г. М., Дёмина А. В. Моделирование распространения *Nephromopsis laureri* с использованием биоклиматических данных // Тезисы докладов международной научно-практической конференции «Использование современных информационных технологий в ботанических исследованиях», г. Апатиты, Мурманская область, 28–31 марта 2017 г. Апатиты, 2017. С. 117–119.
42. Титов А. Н. Микокалициевые грибы Голарктики. М., 2006. 296 с.
43. Удра И. Ф. Расселение растений и вопросы палео-и биогеографии. Киев: Наукова думка, 1988. 195 с.
44. Урбанавичене И. Н. Первые сведения о лишайниках национального парка «Зюраткуль» (Челябинская область) // Новости систематики низших растений. 2011. Т. 45. С. 223–236.
45. Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. К флоре лишайников Окинского плоскогорья (Восточный Саян, Республика Бурятия) // Новости систематики низших растений. 2009. Т. 43. С. 229–245.
46. Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Конспект лишайников и лишенофильных грибов республики Карелия. Петрозаводск, 2007. 149 с.
47. Федорчук В. Н. Состояние, значение и проблемы охраны коренных лесов Ленинградской области // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: Материалы международной научно-практической конференции. Петрозаводск, 1999. С 61.
48. Федорчук В. Н., Нешатаев В. Ю., Кузнецова М. Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России: Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб., 2005. 382 с.
49. Финно-угры и Балты в эпоху средневековья (Археология СССР) / Под ред. В. В. Седова. М., 1978. 510 с.



50. Херманссон Я., Кудрявцева Д. И. Лишайники Печоро-Илычского заповедника // Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника. Екатеринбург, 1997. С. 211–325.
51. Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.
52. Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада Европейской части СССР // Труды геоморфологического института. 1932. Вып. 4. С. 1–377.
53. Czarnota P. The lichen genus *Micarea* (Lecanorales, Ascomycota) in Poland // Polish Botanical Studies. 2007. Vol. 23. P. 1–204.
54. Elfving, F. Anteckningar om vegetationen kring floden Svir // Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1878. Vol. 4. P. 113–170.
55. Foucard T. Svenska scorplavar och svampar som vaxer pa dem. Stockholm, 2001. 392 p.
56. Goudie R. I., Scheidegger C., Hanel C., Munier A., Conway E. New population models help explain declines in the globally rare boreal felt lichen *Erioderma pedicellatum* in Newfoundland // Endangered Species Research. 2011. Vol. 13. P. 181–189.
57. Halonen P., Hyvarinen M., Kauppi M. The epiphytic lichen flora on conifers in relation to climate in the Finnish middle boreal subzone // Lichenologist. 1991. Vol. 23. №1. P. 61–72.
58. Himelbrant D. E. The lichens and allied fungi from the Leningrad Region and Saint Petersburg in the lichen herbarium of the University of Tartu // Folia Cryptogamica Estonica. 2016. T. 53. C. 35–42.
59. Holien H. Influence of site and stand factors on the distribution of crustose lichens of the caliciales in a suboceanic spruce forest area in central Norway // Lichenologist. 1996. Vol. 28. № 4. P. 315–330.
60. Holien H. Lichens in spruce forest stands of different successional stages in central Norway with emphasis on diversity and old growth species // Nova Hedwigia. 1998. Vol. 66. P. 283–324.
61. Kuznetsova E., Ahti T., Himelbrant D. Lichens and allied fungi of the Eastern Leningrad Region // Norrlinia. 2007. Vol. 16. 62 p.
62. Krempelhuber, A. von. 1851. Einige neue Flechtenarten der südbayerischen Alpen // Flora (Regensburg). 1851. Vol. 34. P. 673–678.
63. Myllys L., Velmala S., Holien H. Bryoria // Nordic Lichen Flora. Volume 4. Parmeliaceae / Ed. by A. Thell, R. Moberg. Göteborg: Nordic Lichen Society, 2011. P. 26–36.
64. Nylander W. Mémoires de la Société Impériale des Sciences Naturelles de Cherbourg. 1855. Vol. 3. P. 172.

65. Nascimbene J., Martellos S., Nimis P. L. Epiphytic lichens of tree-line forests in the Central-Eastern Italian Alps and their importance for conservation // *The Lichenologist*. 2006. Vol. 38, № 4: 373–382.
66. Nascimbene J., Marini L. Caniglia G., Cester D. Nimis P. L. Lichen diversity on stumps in relation to wood decay in subalpine forests of Northern Italy // *Biodivers Conserv*. 2008. Vol. 17. P. 2661–2670.
67. Nordic Lichen Flora. Nordic Lichen Society: 1999. Vol. 1. 94 p.; 2002. Vol. 2. 116 p.; 2007. Vol. 3. 219 p.
68. Orange A., James P. W., White F. J. *Microchemical Methods for the Identification of Lichens*. London, 2001. 101 p.
69. Randle T., Thell, A., Saag, A. and Kärnefelt, I. The genus *Tuckneraria* Randle & Thell, a new segregation in the family Parmeliaceae // *Acta Botanica Fennica*. 1994. Vol. 150. P. 143–151.
70. Randle T., Saag A., Obermayer W. Cetrarioid lichens containing usnic acid from the Tibetan area // *Mycotaxon*. 2001. Vol. 80. P. 389–425.
71. Randle T., Saag A. Distribution patterns of some primary and secondary cetrarioid species // *Symb. Bot. Ups.* 2004. Vol. 34. № 1. P. 359–376.
72. Rose F. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands // *Lichenology: progress and problems* / Ed. by Brown D. H., Hawksworth D. L., Bailey R. H. Academic Press, London, 1976. P. 279–307.
73. Signalarter. Indikatorer på skyddsvärd skog. Flora över kryptogamer / Ed. by J. Nitare. Skogsstyrelsen, 2000. 384 p.
74. Smith C. W., Aptroot A., Coppins B. J., Fletcher A., Gilbert O. L., James P. W., Wolseley P. A. *The lichens of Great Britain and Ireland*. London, 2009. 1046 p.
75. Spribille T., Resl P., Ahti T., Perez-Ortega S., Tonsberg T., Mayrhofer H., Lumbsch H. T. Molecular systematics of the wood-inhabiting, lichen-forming genus *Xylographa* (Baeomycetales, Ostropomycetidae) with eight new species // *Symb. Bot. Ups.* 2014. Vol. 37. № 1. P. 1–87.
76. Stepanchikova I. S., Kuznetsova E. S., Himelbrant D. E. New records of lichens and allied fungi from the Eastern Leningrad Region // *Folia Cryptogamica Estonica*. 2009. Fasc. 46. P. 75–78.
77. Stepanchikova I. S., Kukwa M., Kuznetsova E. S., Motiejūnaitė J. & Himelbrant D. E. New records of lichens and allied fungi from the Leningrad Region, Russia // *Folia Cryptogamica Estonica*. 2010. Fasc. 47. P. 77–84.

78. Stepanchikova I. S., Gagarina L. V., Kataeva O. A. New and rare lichens and allied fungi from the Novgorod region, Russia // *Folia Cryptogamica Estonica*. 2013. Fasc. 50. P. 49–55.
79. Thell A. Anatomy and taxonomy of cetrarioid lichens // *Systematic Botany*. 1996. 60 p.
80. Thell A., Randle T., Saag A., Kärnefelt I. A new circumscription of the lichen genus *Nephromopsis* (Parmeliaceae, lichenized Ascomycetes) // *Mycological Progress*. 2005. Vol. 4. P. 303–316.
81. Tibell L. The lichen genus *Chaenotheca* in the Northern Hemisphere // *Symb. Bot. Upsal.* 1980. Vol. 23. № 1. 65 p.
82. Tibell L. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests // *Nord. J. Bot.* 1992. Vol. 12. P. 427–450.
83. Tibell L. Caliciales // *Nordic Lichen Flora. Volume 1* / Ed. by T. Ahti, P. M. Jørgensen, H. Kristinsson, R. Moberg, U. Söchting, G. Thor. Uddevalla: Nordic Lichen Society, 1999. P. 20–71.