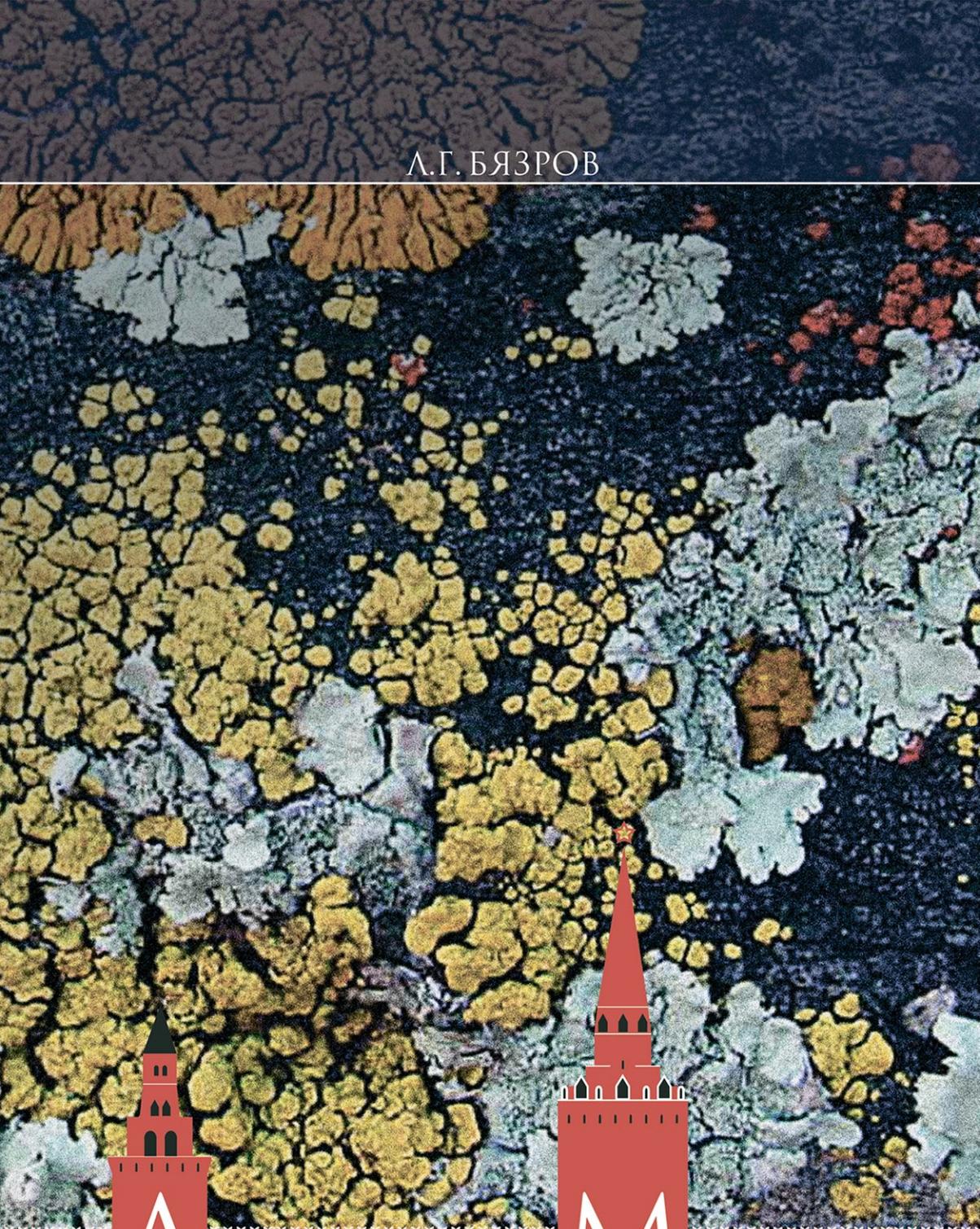


А.Г. БЯЗРОВ



ЛИШАЙНИКИ МОСКВЫ:

СОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова  
Программа фундаментальных исследований Президиума РАН  
«Биологическое разнообразие»

**Л. Г. Бязров**

**ЭПИФИТНЫЕ ЛИШАЙНИКИ Г. МОСКВЫ:  
СОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ВИДОВОГО  
РАЗНООБРАЗИЯ**



**Товарищество научных изданий КМК**

**Москва ❖ 2009**

**Л.Г. Бязров.** Эпифитные лишайники г. Москвы: современная динамика видового разнообразия. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2009. –146 С.

В книге изложены результаты сравнительного анализа видового разнообразия эпифитных лишайников территории столицы России г. Москвы по материалам, собранным автором в 1988–1991 гг. и в 2006 г. Содержится всесторонняя характеристика экологии выявленных в оба срока наблюдений видов лишайников. Установлены значительные изменения видового состава – число обнаруженных видов лишайников к 2006 г. увеличилось почти вдвое. Анализ причин выявленных изменений состава лишайнобиоты города основан на учете как естественных, так и социально-экономических факторов.

Книга предназначена для специалистов-экологов, работающих на урбанизированных территориях, научных сотрудников исследовательских учреждений, педагогов, студентов.

Рис. 10; табл. 38. Библ. 331 назв.

Ключевые слова: лишайники, экология, эпифиты. видовое разнообразие, лишайноиндикация, мониторинг, загрязнение, эвтрофикация, картографирование, Москва, здоровье экосистем

*Ответственный редактор:*

доктор географических наук А.Ю. Ретеюм

*Рецензенты:*

кандидат биологических наук М.П. Журбенко

доктор биологических наук А.В. Пчелкин

*Утверждено к печати:*

Ученым советом Института проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова РАН

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
A.N. SEVERTSOV INSTITUTE OF ECOLOGY  
AND EVOLUTION RAS  
Programme of RAS “Biological diversity”

**LEV G. BIAZROV**

**EPIPHYTIC LICHENS OF MOSCOW CITY:  
RECENT CHANGES OF SPECIES DIVERSITY**



**KMK Scientific Press**

**Moscow 2009**

**Biazrov Lev G.**

EPIPHYTIC LICHENS OF MOSCOW CITY: RECENT CHANGES OF SPECIES DIVERSITY. Moscow: KMK Scientific Press. 2009. 146 P.

The book contain the results of the comparative analysis of species diversity of epiphytic lichens of territory of Moscow – metropolitan city of Russia – on basic of materials collected by author in 1988–1991 and in 2006. It contain the detailed characteristic of ecology of the lichen species revealed in both term. The significant changes of the species composition are established – number of the discovered lichen species to 2006 has increased almost twice. The analysis of the reasons of the revealed changes of lichen biota composition of city is based on the account both natural and socio-economic factors.

Figs. 10; tables 38. Ref. 331.

*Editor:*

Prof. Dr. A. Yu. Reteyum

*Prepublication reviews:*

Dr. M.P. Zhurbenko

Dr. A.V. Pchelkin

ISBN 978-5-87317-621-2

© Biazrov L.G., 2009.  
© Reteyum A. Yu., 2009.  
© A.N. Severtsov Institute of Ecology  
and Evolution RAS, 2009.  
© KMK Scientific Press, 2009

*Памяти  
Нины Сергеевны Голубковой  
лихенолога, эколога, биогеографа,  
моей коллеги, соавтора, друга  
посвящается*

Нина Сергеевна Голубкова (28.01.1932–24.08.2009), памяти которой посвящена эта монография, сыграла исключительную роль в изучении видового разнообразия и экологии лишайников Московской области и в моем становлении как лихенолога. Я познакомился с ней летом 1965 г. на одном из симпозиумов, посвященном изучению споровых растений. На этот научный форум меня делегировали академик В.Н. Сукачев и Н.В. Дылис, решившие, что в недавно созданной лаборатории биогеоценологии и на комплексном биогеоценологическом стационаре «Малинки» под Москвой необходимо наличие специалиста по лишайникам, и это направление исследований они поручили освоить мне. Н.С. ранее (1962) защитила кандидатскую диссертацию "Флора лишайников Московской области", в которой обобщила разрозненные данные предшественников и обширные собственные материалы, собранные ею в нескольких районах области, в том числе и в окрестностях озера Глубокое. Она одобрила мой план изучения эпифитных лишайниковых синузий как компонентов лесных биогеоценозов и обещала содействие в освоении навыков идентификации лишайников. Мой подход к лишайниковым группировкам был основан на идеях В.Н. Сукачева о структуре биогеоценозов, новое для того времени направление лихенологических исследований. И с той поры я со своими материалами несколько месяцев в году проводил в лихенологическом гербарии отдела споровых растений Ботанического института им. В.Л.Комарова в Ленинграде, где работала Н.С. В этом институте она прошла путь от младшего научного сотрудника до заведующей лабораторией и отделом. Она помогала мне определять лишайники, ориентироваться в дебрях гербарных шкафов, знакомила с новинками научной литературы, поступающими в Ботанический институт и отсутствовавшими в Москве. Громадным подспорьем для изучения лишайников был опубликованный издательством «Наука» в 1966 г. «Определитель лишайников средней полосы Европейской части СССР», автором которого была Н.С.

С 1970-х объектом наших исследований стала территория Монголии - я изучал лишайниковые синузии на одном из стационаров Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР, а Н.С. в составе флористического отряда той же экспедиции объехала практически всю Монголию от таежного Прихубсугуля на севере до безводной пустыни Гоби на юге, от высокогорий Монгольского Алтая на западе до пограничной с Китаем реки Халхин-гол на востоке. Естественно, при наших встречах как в Монголии, так и в Ленинграде нам было что обсудить. Свои монгольские материалы она обобщила в двух монографиях, докторской диссертации (1983).

В 2000-е мы встречались крайне редко, но переписывались до той поры, когда её настиг тяжелый недуг. Борьба с ним была долгой... Теперь Н.С. нет. И посвящение её памяти монографии о лишайниках Москвы – знак признания вклада Н.С. в изучение лихенобиоты Московской области, моей благодарности ей, глубочайшего уважения этого доброжелательного и обаятельного человека, крупного ученого, любившей жизнь и ценившей её радости.

Л.Г. Бязров  
30 сентября 2009 г.

## Содержание

Предисловие .....	10
Введение .....	12
1. Понятие «лишайники», особенности их биологии и экологии .....	15
1.1. Микобионт .....	16
1.2. Фотобионт .....	18
1.3. Образование тела (слоевища, или таллома) лишайника .....	19
1.4. Систематика .....	20
1.5. Типы слоевищ и жизненные формы лишайников .....	21
1.6. Субстрат .....	22
1.7. Форофит .....	23
1.8. Отношение к свету, теплу .....	25
1.9. Водный режим, фотосинтез, дыхание лишайников .....	26
1.10. Улавливание и поглощение веществ лишайниками .....	28
1.10.1. Потребности в питательных веществах .....	28
1.10.2. Источники поступления элементов .....	28
1.10.2.1. Атмосферные источники .....	28
1.10.2.2. Субстратные источники .....	29
1.10.3. Исследования выпадений различных веществ с помощью лишайников .....	30
1.11. Рост лишайников .....	31
1.12. Влияние географического положения .....	32
1.13. Взаимоотношения с другими организмами .....	33
1.14. Влияние деятельности человека .....	33
2. Эколого-географические особенности Москвы .....	39
3. Лишайники территории города Москва (в пределах МКАД) .....	48
3.1. Видовой состав лишайников в период до 1988 г. ....	48
3.2. Результаты исследований в 1988–1991 гг. ....	50
3.2.1. Методика сбора материала .....	50
3.2.2. Особенности распространения лишайников в городе Москва в 1988–1991 гг. ....	51
3.2.3. Картосхемы загрязнения воздуха в городе, составленные на основе особенностей распространения эпифитных лишайников в 1988–1991 гг. ....	55
3.2.4. Сравнение различных способов деления территории города по степени опасности для эпифитных лишайников .....	66
3.2.5. Результаты наблюдений за трансплантатами .....	68
3.3. Изучение лишенобиоты города в середине 1990-х .....	71
3.3.1. Инвентаризация видов .....	71
3.3.2. Охрана редких видов лишайников. Обоснование проектов по реконструкции жилых кварталов .....	73
3.4. Результаты изучения лишенобиоты Москвы в 2006 г .....	77
3.4.1. Лишайники по трансектам на территории Москвы .....	77
3.4.2. Лишайники на деревьях Бульварного полукольца .....	89
3.4.3. Лишайники на деревьях садов «Эрмитаж» и «Аквариум», сквера «Патриаршьи пруды» .....	90

---

3.4.4. Видовой состав лишенобиоты основных лесных массивов .....	90
4. Причины выявленных изменений видового состава эпифитных лишайников	101
4.1. Естественные процессы .....	102
4.2. Деятельность человека .....	103
4.3. Когда в Москве началось расселение лишайников? .....	107
Заключение .....	111
Summary .....	115
Литература .....	124
Указатель латинских названий таксонов .....	142

## Contents

Preface .....	10
Introduction .....	12
1. Concept "the lichens", patterns of their biology and ecology .....	15
1.1. Mycobionts .....	16
1.2. Photobionts .....	18
1.3. Formation of a lichen body (thallus) .....	19
1.4. Taxonomy .....	20
1.5. Types of thalli and life forms of lichens .....	21
1.6. Substratum .....	22
1.7. Phorophyt .....	23
1.8. Solar radiation and heat dependence .....	25
1.9. Water relation, photosynthesis, respiration of lichens .....	26
1.10. Trapping and uptake by lichens of compounds .....	28
1.10.1. Nutrient requirements .....	28
1.10.2. Sources of compounds .....	28
1.10.2.1. Atmospheric sources .....	28
1.10.2.2. Substrate sources .....	29
1.10.3. Study of deposition of various pollutants with the help of lichens .....	30
1.11. The growth rates of lichens .....	31
1.12. A geographical situation .....	32
1.13. The mutual relations with others organisms .....	33
1.14. Influence of the human activity .....	33
2. Ecological and geographical features of Moscow city .....	39
3. The lichens of Moscow city territory (within of bound of Moscow Encircling Highway – MKAD) .....	48
3.1. The lichen species composition before 1988 .....	48
3.2. The results of study in 1988-1991 .....	50
3.2.1. Methods .....	50
3.2.2. The patterns of the lichen distribution in Moscow city in 1988-1991 .....	51
3.2.3. The skeleton maps of air pollution in city on basic of the patterns of the epiphytic lichens distribution in 1988-1991 .....	55
3.2.4. The comparison of different techniques of partition of city territory according to degree of danger for epiphytic lichens .....	66
3.2.5. The results of study of transplantantes .....	68
3.3. The study of lichen biota of city in middle of 1990th .....	71
3.3.1. The inventory of species .....	71
3.3.2. The conservation of rare species. The project of reconstruction of residential area appraisal .....	73
3.4. The results of study of lichen biota of Moscow city in 2006 .....	77
3.4.1. The lichens of line transects cross Moscow city territory .....	77
3.4.2. The lichens on trees of semicircular boulevard .....	89
3.4.3. The lichens on trees of "Hermitage", "Aquarium" and "Patriarchal ponds" public gardens .....	90

---

3.4.4. The lichen species composition of the principal forestries .....	90
4. The reasons of the revealed changes of epiphytic lichen species composition .....	101
4.1. The natural causes .....	102
4.2. The human activity .....	103
4.3. When started in Moscow city dispersion of lichens? .....	107
The conclusion .....	111
Summary .....	115
References .....	124
Index of taxons .....	142

## Предисловие

Вероятно, нет горожанина, который бы не задумывался о том, каким воздухом он дышит. В городах России с особо неблагоприятной экологической обстановкой (всего их насчитывается 89, согласно данным Росгидромета) проживают в настоящее время около 50 млн. человек. И, к сожалению, только жители мегаполисов Москвы и Санкт-Петербурга могут получать каждодневно информацию о качестве атмосферного воздуха. При этом сеть станций, ведущих мониторинг загрязнения, так редка, что регистрирует только общий фон. Между тем концентрации вредных веществ в соседних кварталах могут различаться в 2–3 раза и более в зависимости от расположения источников выбросов. Но для детей, стариков, инвалидов и представителей других групп населения, отличающихся повышенной уязвимостью и проводящих большую часть времени около одного дома, важны именно локальные превышения допустимых показателей.

Свой вклад в решение проблемы дефицита сведений о местных условиях проживания людей вносит биоиндикация. Автор этой книги, Л.Г.Бязров, 20 лет назад начал уникальное исследование – крупномасштабную съемку лишайников, результаты которой отразили состояние воздушного бассейна Москвы. В столице была обнаружена обширная лишайниковая «пустыня», свидетельствующая об очень сильном загрязнении атмосферы. Карта Бязрова, воспроизведенная в Экологическом атласе Москвы и других изданиях, получила широкую известность. Данные лишеноиндикации позволили сделать ряд выводов, могущих иметь практическое значение, например, о причинах аномалии смертности населения в центральных районах Москвы.

В последние 15 лет в Москве, как и в других российских городах, происходят серьезные изменения в характере источников загрязнения атмосферы, обусловленные ростом числа автомобилей на 5–7% ежегодно и свертыванием промышленного производства. В начале нового века объем выбросов вредных веществ от стационарных источников по сравнению с уровнем 1990 г. сократился более чем в 3 раза. Вклад автомобилей в загрязнение воздуха столицы между тем увеличивался и достиг почти 90%. Одновременно идут сдвиги в химизме атмосферы – существуют тенденции к уменьшению частоты кислотных дождей и снегопадов и замещению серы азотом в составе выпадений. Все эти явления создают новую экологическую обстановку в городе, за которой нужно наблюдать, дополняя методы слежения с помощью автоматических лабораторий, средствами биоиндикации. Вот почему Л.Г.Бязров взял на себя труд проведения повторного количественного анализа флоры лишайников в Москве.

Следует отметить, что автор книги, будучи опытным специалистом в области лишеноиндикации, достаточно осторожен в интерпретации собранного материала и далек от утверждений о полном соответствии между обилием лишайников, даже самых чувствительных, и степенью загрязнения атмосферы.

Выполненная работа представляет ценность в трех отношениях: во-первых, она указывает, хотя и косвенным образом, на современные территориальные различия в загрязнении воздуха – серьезнейшего фактора риска для здоровья москвичей, во-вторых, раскрывает картину экологических последствий развития городского хозяйства и, в-третьих, открывает возможность оптимизации размещения станций

инструментального мониторинга. Любознательный читатель может получить от нее пользу, после ознакомления с методом, обратив внимание на количество эпифитных лишайников в ближайшем дворе или сквере, чтобы составить собственное представление о качестве среды, окружающей его жилище.

После 2006 г., когда была сделана вторая съемка, судя по имеющейся информации, выбросы стабилизировались. Поэтому исследование Л.Г. Бязрова должно надолго сохранить свою актуальность.

А.Ю.Ретеюм

## Введение

Данные о видовом составе и распространении лишайников в последние десятилетия широко используются для оценки состояния среды. Это связано с установленной еще в середине 19 века негативной зависимостью их распространения в городах и промышленных регионах от загрязнения атмосферы. Результаты проведенных исследований были широко использованы для зонирования территорий по степени загрязнения воздуха. Были найдены корреляции между распространением некоторых заболеваний, например, рака легких у взрослых в Италии (Cislaghi, Nimis, 1997), респираторных инфекций у детей в Москве (Пчелкин, 2006) и зонами загрязнения, установленными по особенностям распространения эпифитных лишайников. Сведения о динамике признаков состояния лишайников, в т. ч. и их видового состава на конкретной территории, позволяют судить об эффективности проводимых мероприятий, способствующих улучшению качества воздушного бассейна и созданию более здоровых для человека условий жизни на обследованных территориях. Регистрация показателей представителей лишайнобиоты – часть программы наблюдений многих станций сети глобального мониторинга окружающей среды (Израэль и др., 1982; Предварительная программа..., 1985; Monitoring...2002). Каждый любознательный человек, в особенности проживающий там, где растут деревья, по отсутствию или наличию лишайников, их обилию на стволах и ветвях может получить общее представление о качестве воздуха в месте его пребывания: много лишайников – воздух чистый, мало или их нет – повод для сомнений в его качестве, правда, не во всех случаях оправданный.

Закон Российской Федерации «Об охране окружающей среды» от 10 января 2002 г. № 7-ФЗ (Российская газета за 12 января 2002 г., № 6) декларирует, что «... в соответствии с Конституцией Российской Федерации каждый имеет право на благоприятную окружающую среду, ... на получение достоверной информации о состоянии окружающей среды». В этом законе среди компонентов окружающей среды назван и атмосферный воздух, а одним из способов контроля состояния среды является мониторинг. Согласно тексту закона, «мониторинг окружающей среды (экологический мониторинг) – комплексная система наблюдений за состоянием окружающей среды, оценки и прогноза изменений состояния окружающей среды под воздействием природных и антропогенных факторов» (статья 1). Показателями состояния среды и ее компонентов могут быть и представители органического мира – растения, животные, грибы, бактерии, комплексные симбиотические ассоциации, к которым принадлежат и лишайники.

Определение свойств среды по особенностям ряда показателей лишайников называют лишайноиндикацией (от латинского – *Lichenes* – лишайники). Принципиально практически все живые организмы в той или иной степени пригодны для биоиндикации, естественно, если в деталях известны особенности их экологии. Лишайники, в частности, применяли для выявления почвенно-геологических и физико-географических параметров территорий (Викторов, 1956, 1960; Викторов, Джураева, 1979; Магомедова, 1980; Седельникова, 1982; Таисаев, Константинова, 1988; Урбанавичюс, 2002; Rosentreter, 1990), динамики поведения горных ледников (Мартин, 1967; Савоскул, 1995; Турманина, 1971; и др.), возраста наскальных изображений (петроглифов), оставленных нашими далекими предками (Седельникова, Чер-

мисин, 2001), степени пастбищной (Андреев, 1980; Бязров, 1976; Магомедова и др., 1991) и рекреационной (Малышева, 1978; Малышева, Толпышева, 1982; Рысин и др., 2004) нагрузок, влияния удобрений (Гордеева, Толпышева, 1978), и для других целей. Экологическая разведка в Вооруженных силах РФ ныне использует и показатели лишайников интересующей местности (Бадтиев, Кулёмин, 2001). Эти организмы широко применялись для определения радиоактивного загрязнения (Бязров, 2005). При изучении последствий применения в Косово (1999 г.) войсками НАТО снарядов со слабо обогащенным ураном использовали и лишайники (Sansone et al., 2001). Однако наиболее широко представителей лишайнобиоты, в особенности эпифиты, т.е. обитающие на деревьях и кустарниках, использовали для качественной оценки загрязнения воздуха в городах. Еще в середине 19 отмечалось, что экологические условия в городах, особенно в крупных, неблагоприятны для многих видов лишайников. Тогда в Южном Ланкашире (Англия) установили снижение видового разнообразия лишайнофлоры из-за увеличения загрязнения воздуха (Hawksworth, Rose, 1976), а классик лишайнологии – науки о лишайниках – В. Нюландер (W. Nylander, 1866) обратил внимание на постепенное исчезновение лишайников из Люксембургского сада в Париже (Франция) из-за использования новых видов топлива и газа для освещения городских улиц. Это дало ему основание назвать лишайники “гигиенометрами”, видовой состав и степень развития которых в городе или его частях в определенной степени отражают качество воздуха, комфортность условий проживания населения городов. К началу 1900-х этот «городской эффект» в отношении лишайников, т.е. их исчезновение в городах, был широко признанным феноменом, и поначалу его связывали с действием угольной сажи. Позднее основным токсичным для них агентом был признан бесцветный газ двуокись серы. Ныне список загрязнителей воздуха, негативно действующих на лишайнобиоту, много больше и включает HF, некоторые металлы, окислители и органические соединения. Здесь уместно упомянуть, что существовало и другое объяснение исчезновения лишайников в городах, а именно, более высокая сухость воздуха в городских поселениях (Rydzak, 1953, 1968), что не нашло подтверждения в многочисленных исследованиях по этой проблеме (Hawksworth, Rose, 1976; LeBlanc, Rao, 1973; Nash, 2008).

Различные аспекты лишайноиндикации загрязнения воздуха отражены в многочисленных публикациях. С 1974 по 2000 г. журнал «The Lichenologist» регулярно публиковал библиографию «Литература о загрязнении воздуха и лишайники (Literature on air pollution and lichens)», в 39 выпусках которой содержалось более 3000 названий. Поисковая система электронной базы данных в Интернете «Recent literature on lichens» (Culbertson et al. 2008), которая в октябре 2009 г. включала 39954 источников, на ключевое слово «pollution» нашла 2243 публикаций.

В 1988–1991 годах автор изучал особенности распространения эпифитных лишайников на территории г. Москвы в пределах Московской кольцевой автомобильной дороги (МКАД). Собранные материалы (Бязров, 1994, 1996а) в дальнейшем были использованы для зонирования территории города относительно качества воздушного бассейна (Бязров, 1996б, 1998а, 1998б, 1998в, 1999; 2002; Бязров и др., 1997; Максимова, Бязров, 2000).

В 2006 г. было проведено повторное аналогичное обследование части территории города. Результаты сравнительного анализа данных о составе эпифитных лишайников по материалам, собранным с интервалом в 15–17 лет, и обобщает предла-

гаемая вниманию читателей книга. При этом результаты, полученные в 1988-1991 гг., далее в тексте и таблицах для краткости обозначены 1990 г.

Вместе с тем в книге содержатся и сведения общего характера: трактовка лишайникового симбиоза, строение лишайников, их жизненные формы, особенности экологии и др. Номенклатура лишайников в книге в основном соответствует названиям, использованным в цитированных источниках. В некоторых случаях в скобках приведена и современная номенклатура таксона. Размерность величин также указана согласно цитированным источникам.

Работа выполнена в Институте проблем экологии и эволюции РАН. Считаю своим приятным долгом высказать признательность за содействие моим усилиям по написанию книги сотрудникам лаборатории, в штате которой я состою, доктору географических наук профессору А.Ю. Ретеюму (ИГ РАН), инициировавшему данную работу и редактировавшему рукопись, президенту Центра экологических инициатив (г. Москва) к.э.н. Е.Ю. Оселедец за материальную поддержку подготовки рукописи книги к изданию, моей дочери Анне, а также многочисленным отечественным и зарубежным коллегам за присланные ими недоступные в Москве публикации. Я благодарю доктора биологических наук А.В. Пчелкина (ИГКЭ Росгидромета и РАН) и кандидата биологических наук М.П. Журбенко (БИН РАН) за благожелательные отзывы на рукопись и сделанные замечания.

# 1. Понятие «лишайники», особенности их биологии и экологии

Предпосылкой для широкого использования эпифитных лишайников в качестве биомониторов загрязнения называют следующие их свойства (Heinrich, Remele, 2002; Seaward, 2002):

- наличие множества видов с обширными ареалами;
- независимость состояния организма от сезона;
- доступность в течение года;
- минеральное питание за счет веществ, поступающих из атмосферы;
- возможность использования организмов как для пассивного, так и активного мониторинга с применением стандартизированных методов экспонирования;
- простота сбора материала;
- низкая скорость роста большинства лишайников, что позволяет рассматривать эти организмы как аккумуляторы давних загрязнителей;
- пригодность для измерения содержания загрязнителей целых слоевищ и их частей;
- информативность молодых частей лишайников для определения недавно депонированных выпадений.

Так что же обозначают термином «лишайники»? Их природа широко обсуждалась в научной и популярной литературе (Голубкова, 1993; Hawksworth, 1988; Smith, 2001), однако многое еще не понято, и общепринятой трактовки объекта «лишайники» до сей поры нет. Многие современные лихенологии согласны, что «лишайник – это ассоциация между грибом, обычно аскомицетом, но в некоторых случаях базидиомицетом или дейтеромицетом, и одним (или более) фотосинтезирующим партнером – зеленой водорослью или цианобактерией. У всех лишайников гриб образует слоевище (таллом), которое может содержать вторичные вещества» (Ahmadjian, 1993). Таким образом, лишайник включает микобионт, фотобионт, слоевище (таллом) и вещества как продукт метаболизма партнеров. В этой симбиотической ассоциации гриб, видимо, паразитирует либо на зеленой водоросли, либо на цианобактерии (сине-зеленой водоросли), либо и на водоросли и на цианобактерии вместе.

Эукариотическая водоросль и прокариотическая цианобактерия являются фотосинтезирующими организмами и служат для гриба источником углеводов. Цианобактерии, кроме того, способны фиксировать молекулярный азот атмосферы, превращая его в соединения, пригодные для питания гриба. Поток питательных элементов от микобионта к фотобионту несравнимо меньший. Таким образом, через фотосинтез и фиксацию молекулярного азота атмосферы фотобионтами в важнейшие клеточные структуры лишайников проникают из воздуха различные загрязнители.

Другим следствием тесной физиологической интеграции является наличие в лишайниках обширного набора вторичных продуктов, так называемых лишайниковых веществ (Дембицкий, Толстикова, 2005; Huneck, 2001). Большинство их неизвестны в свободно живущих грибах (или других организмах) и потому их наличие – дополнительное свидетельство уникальности лишайникового симбиоза.

Каждое слоевище лишайника предстает перед нами как отдельный организм, хотя фактически такой таллом представляет собой морфологическое выражение взаимодействия двух, а то и трех организмов из разных царств органического мира (грибов, зеленых растений, цианобактерий). С позиций генетики и эволюции лишайники, конечно, нельзя рассматривать как индивиды. Вероятно, следует согласиться с мнением, что фактически дискретное слоевище лишайника представляет собой миниатюрную экосистему (Farrar, 1976a). Как отмечала Н.С. Голубкова (1993), с биологической точки зрения лишайник – это трактуемый в широком смысле симбиоз двух или более организмов, генетически обособленных, основанный на метаболических потребностях одного из них. И я согласен с заключением R. Honegger (2009), что лишайники представляют собой фенотип трофически специализированных грибов (микобионты), которые получают углерод, и в некоторых случаях азот, от своих водорослевых или цианобактериальных симбионтов (фотобионты).

## 1.1. Микобионт

Грибы, формирующие лишайники, не представляют единую таксономическую группу. Грибной компонент лишайникового симбиоза, или микобионт, у большинства видов (98%) лишайников принадлежит к различным семействам отдела сумчатых грибов (*Ascomycota*), у немногих – к базидиомицетам (*Basidiomycota*), у единичных видов – к дейтеромицетам (*Deuteromycota*) и грибоподобным протистам, чье систематическое положение пока точно не установлено. Все грибы, участвующие в формировании лишайников, называют лишенизированными, а процесс образования лишайника – лишенизацией. Общее между ними – пищевая специализация, и их общее обозначение «лишайники» или «лишенизированные грибы» имеет такой же смысл, как названия «микоризные грибы», «фитопатогенные грибы». Примерно около 20% всех известных видов грибов являются лишенизированными, а среди сумчатых таких видов около 50%.

Долгое время полагали, что в свободном состоянии, вне лишайниковой ассоциации, без фотобионтов, лишенизированные грибы живут очень непродолжительное время, и потому считали, что для нормального существования таких грибов лишенизация обязательна (или облигатна). И если в природе иногда встречали представителей анатомически подобных видов грибов, часть которых нормально функционировала без фотобионтов, как сапротрофы, а другие существовали в ассоциации с водорослями или цианобактериями, т.е. как лишайники, такие грибы систематики относили к разным таксонам, несмотря на их морфолого-анатомическое сходство. Фактически в таких случаях основанием для их разделения был лишь способ питания. Например, в бореальных лесах Европы на осинах (*Populus tremula*) встречаются представители грибного семейства *Stictidaceae*, объединяющего большую группу мелких, нередко не замечаемых, главным образом сапротрофных дискомицетов. Среди них, наряду с другими, выделяли лишенизированный сапротрофный род *Stictis* и род корковых лишайников *Conotrema*, хотя детальные анатомические исследования, проведенные в 1960-х, давали основание предполагать, что *Conotrema* и *Stictis*, вероятно, принадлежат к одному роду (Gilenstam, 1969).

Исследование свежесобранного материала *Stictidaceae* с осин в бореальных лесах северной Скандинавии, в котором для различения таксонов этого семейства ис-

пользовали молекулярно-генетические маркеры, ныне нередко применяемые в геосистематике грибов и других организмов, показало наличие в многообразном материале как среди *Conotrema*, так и среди *Stictis* представителей трех видов, ранее не известных науке (Wedin et al., 2004). Однако лишенизированные и нелихенизированные экземпляры не образовывали отдельных групп. Маркеры не опознавали экземпляры видов рода *Conotrema* как лишенизированные, отличающиеся от представителей соответствующих сапротрофных видов рода *Stictis*. Все три вида, лишенизированные и нелихенизированные, принадлежали к одному роду, который, согласно Кодексу ботанической номенклатуры, следует именовать *Stictis*, поскольку это название было узаконено раньше, чем *Conotrema*. Микроскопическое изучение субстрата показало, что собранные с нее нелихенизированные экземпляры не имели связи с водорослью, подтверждая, что эти колонии не взаимодействуют с водорослями, скрытыми в древесине.

Результаты указанного исследования свидетельствуют, что три вида грибов развиваются в сапротрофную фертильную колонию, если споры прорастают на древесине, или формируют лишайниковый симбиоз на коре, если там присутствуют совместимые фотобионты. Таким образом, впервые было обнаружено, что один и тот же вид гриба, в зависимости от условий, может жить и размножаться как сапротроф (на древесине) и как лишайник, т.е. в ассоциации с зеленой водорослью (на коре), что расширяет его экологический диапазон. Все описанные случаи наблюдали на субстрате, создаваемом осиной, быстро растущей древесной породой, которая играет важную средообразующую роль в бореальных лесах.

Необязательная лишенизация может быть выгодной стратегией для выявленных трех видов *Stictis*. Между ними есть экологические различия. Лишенизированные представители одного из них, встречающегося чаще других, были собраны главным образом с молодых, тонких и гладкокорых стволов осины. С увеличением возраста деревьев часть сучьев отмирает, лишается коры. Этот новый субстрат пригоден для организмов, способных к сапротрофии, и его заселяют представители того же вида грибов, но уже не в симбиотической ассоциации с водорослью.

Лишенизированные особи двух других видов растут в глубоких трещинах коры и вокруг них на толстых и сравнительно старых стволах осин. Сначала они поселились как сапротрофы на лишенных коры сучьях молодых деревьев осины, а затем, с утолщением стволов, появлением в их коре трещин, они закрепились на коре в симбиозе с зелеными водорослями, т.е. как лишайники.

Итак, представители одной популяции гриба для своего выживания могут выбирать способ питания – либо как сапротрофы на древесине, либо в симбиозе с водорослью на коре. Это позволяет грибу использовать как различные ниши на самом дереве в ходе роста последнего, так и различные возрастные стадии осинников. Подобная жизненная стратегия, по мнению авторов исследования, может иметь место у других грибов, приспособившихся к жизни в изменяющихся в пространстве и времени условиях их местообитаний.

Установленная необязательная лишенизация дает основание полагать, что в ходе эволюции грибов переход их к жизни в симбиотической ассоциации с водорослями и цианобактериями в шкале геологического времени свершился за гораздо более короткий период, чем оценивали ранее. Это открывает новые перспективы для обсуждения возможной роли лишайникового симбиоза в развитии грибов и в колонизации суши.

Кроме того, подтверждается правильность сделанной в 1959 г. Международным ботаническим конгрессом интеграции классификационных систем лишенизированных и других грибов, в результате чего научное название лишайников определяется по микобионту (Hawksworth, 2005).

Если открытая шведскими учеными необязательность лишенизации в семействе *Stictidaceae* будет найдена и у других групп грибов, уместен вопрос: а существуют ли лишайники как таксономическая единица, если лишенизация - всего лишь один из видов жизненной стратегии грибов?

У большинства лишайников практически все слоевище (до 98% от общей массы) – это гриб, представленный очень тонкими, обычно 3–10 мкм в диаметре, простыми или разветвленными нитями, называемыми гифами. Эти нити разделены поперечными перегородками на клетки. Микобионт образует множество веществ, некоторые из которых как, например, пигменты (зеленый, синий, фиолетовый, красный, коричневый) – видоспецифичны. Их наличие или отсутствие является важным диагностическим признаком таксонов.

## 1.2. Фотобионт

Фотосинтезирующий автотрофный компонент лишайникового симбиоза, или фотобионт, представлен эукариотическими зелеными водорослями и прокариотическими цианобактериями. Последние по традиции нередко все еще именуют синезелеными водорослями. В научных публикациях до 1950-х годов фотобионт называли гонидиями, позднее – фикобионтом. В настоящее время известны представители 44 родов водорослей и цианобактерий, участвующих в формировании лишайников (Tschermak-Woess, 1988), причем представители многих их таксонов существуют и в свободном состоянии, т.е. вне симбиоза с грибом. Примерно 85% лишенизированных аскомицетов ассоциированы с одноклеточными или нитчатыми зелеными водорослями. Такие лишайники предлагалось называть фиколишайниками (phycolichens), однако более правильным их обозначением следует признать термин «хлоролишайники» (chlorolichens) (Ahmadjian, 1989; Lange, Wagenitz, 2003, 2004). У около 10% видов лишайников фотобионт принадлежит к цианобактериям, и такие виды называют цианолишайниками (cyanolichens). Примерно 3–4% всех видов лишайников называют фотосимбиодемами – в их слоевищах наряду с микобионтом представлены как зеленые водоросли, так и цианобактерии (Honegger, 2001). Таким образом, по наличию в слоевище фотобионта современные лишайники подразделяют на двухбионтные хлоролишайники (гриб + зеленая водоросль), двухбионтные цианолишайники (гриб + цианобактерия) и трехбионтные фотосимбиодемы (гриб + зеленая водоросль + цианобактерия). В отложениях раннего девона, возраст которых около 400 млн. лет, обнаружен ископаемый представитель другой формы трехбионтных цианолишайников – гриб + нитчатая цианобактерия + коккоидная цианобактерия (Каратыгин и др., 2009). Среди современных лишайников подобная форма симбиоза не представлена, во всяком случае, до сей поры не обнаружена. Более того, микобионт девонского лишайника *Winfrenatia reticulata* близок к порядку *Glomeromycota* царства грибов. А современные виды этого порядка лишайников не образуют. Названные результаты исследования российских ученых документально подтверждает неоднократно выдвигаемые гипотезы о глубокой древности лишай-

никовоподобных симбиотических ассоциаций. В настоящее время наиболее древними ископаемыми лишайниками признают тесную ассоциацию грибных гиф с коккоидными цианобактериями, обнаруженную на юге Китая в морских докембрийских фосфоритах, возраст которых 551–635 млн. лет (Yuan et al., 2005)

Один и тот же вид водоросли и цианобактерии может участвовать в формировании разных видов лишайников, а один гриб может образовывать сходные морфотипы, паразитируя на разных видах фотобионтов (Голубкова, 1993). Степень облигатности (обязательности) лишайникового симбиоза для участвующих партнеров варьирует в широких пределах. Опыты по изоляции бионтов из слоевищ показали, что лишенизированные грибы или умеренно специфичны, т.е. участвуют в симбиозе с несколькими родственными видами фотобионтов, или высоко специфичны, т.е. участвуют в симбиозе только с одним видом фотобионта (Honegger, 1998). Это характерно, в частности, для грибов, у которых фотобионтами являются виды рода зеленой водоросли *Trebouxia*. Представители этого рода отмечены примерно у 50% лишенизированных аскомицетов, но их редко находили в свободноживущем состоянии (Friedl, Budel, 1996; Honegger, 2001). Наоборот, такие роды водорослей как *Gleocapsa*, *Nostoc*, *Scytonema*, *Trentepohlia* встречаются обычно как в лишенизированном, так и в свободноживущем состояниях. Наконец, в некоторых случаях как свободноживущие, так и лишенизированные популяции присутствуют в одних и тех же местообитаниях, такие как свободноживущие *Nostoc*, *Scytonema* в пустынных почвах и их лишенизированные двойники, соответственно, в напочвенных лишайниках родов *Collema*, *Peltula*. Степень встречаемости одних и тех же видов фотобионтов как в свободноживущем, так и в лишенизированном состояниях точно оценить в настоящее время невозможно, поскольку относительно мало лишайниковых водорослей были идентифицированы до уровня вида, да и в целом систематика на уровне видов многих цианобактерий и одноклеточных зеленых водорослей изучена еще недостаточно полно (Friedl, Budel, 1996). Однако предполагается, что фитобионты лишайников могут быть показателями филогенетического родства таксонов различного ранга (Rambold et al., 1998).

### 1.3. Образование тела (слоевища, или таллома) лишайника

Слоевище, или таллом лишайника может формироваться как из споры, так и вегетативно. Споры у лишайников большей частью сосредоточены в плодовых телах, называемых **апотециями**, если они расположены на поверхности, и **перитециями**, если плодовые тела погружены в слоевище. Располагаются плодовые тела либо по всей поверхности слоевища, либо в определенных его частях (край, центр и др.). Созревшая спора гриба, выброшенная из апотеция или перитеция, попав в благоприятные условия влажности и тепла, начинает прорастать и через некоторое время образует гифы **проталлуса** (мицелия), в котором еще отсутствуют водоросли или цианобактерии. Если их нет на том субстрате, где разрастается проталлус, или условия для гриба неблагоприятные, то последний обычно скоро отмирает. Если же мицелий гриба встречает водоросль или цианобактерию, то гифа проталлуса просовывается под клетку водоросли или цианобактерии, отделяет ее от субстрата и обвивает своего будущего

хозяина. Затем гифа, вероятно, через выделение гормонов, вызывает деление клетки водоросли или цианобактерии. Эти дочерние клетки также обвиваются гифами гриба, в результате чего образуется зачаток лишайника, из которого постепенно развивается слоевище лишайника. Различают несколько стадий формирования таллома в зависимости от морфологического типа последнего (Окснер, 1974).

Вегетативное образование слоевища происходит как из фрагментов материнского слоевища, так из особых образований таллома, в которых уже имеются и микобионт, и фотобионт. К числу основных таких образований относятся соредии и изидии. **Соредии** представляют собой крохотные шаровидные тельца на слоевище лишайника, которые состоят из одной или нескольких клеток фотобионта, окруженных рыхлым сплетением короткоклеточных гиф гриба. Эти гифы корового слоя не образуют. Располагаются соредии на поверхности слоевища либо диффузно, либо собраны компактно в виде соралей разной формы. **Изидии** представляют собой маленькие разнообразной формы (зернистые, коралловидные, цилиндрические, булавовидные и др.) выпячивания или выросты на верхней поверхности таллома. Их строение соответствует строению слоевища лишайника, т.е. они могут быть с коровым слоем, если он развит у лишайника, или у изидий коровой слой будет отсутствовать, если у лишайника нет верхнего корового слоя (Толпышева, 2007). Эти вегетативные образования могут сравнительно легко отпадать от слоевища. Отделившись от таллома и попав в благоприятные условия, соредии, изидии или другие его фрагменты развиваются в новые слоевища.

## 1.4. Систематика

Согласно Международному коду ботанической номенклатуры, научное название лишайника дается по его грибному компоненту. Число их видов оценивают от 13500 (Hawksworth, Hill, 1984) до примерно 17000 (Hale, 1974) и даже 26000 (Окснер, 1974). С 1931 по 2000 г. в среднем за год описывалось по 175 новых для науки видов (Sipman, Artrout, 2001). Но в то же время ревизия ряда таксономических групп привела к сведению многих видов в синонимы уже описанных, и число признаваемых ныне видов, например, среди калициевых уменьшилось на 61% (Sipman, Artrout, 2001). Поскольку многие регионы мира остаются слабо обследованными, возможно, реально число видов лишайников около 20000. Наибольшее их количество принадлежит к сумчатым грибам *Ascomycota*, причем фактически почти половина описанных аскомицетов лишенизированы (Tehler, Wedin, 2008). Также имеются несколько представителей лишенизированных базидиальных грибов *Basidiomycota* (около 20 видов) и неопределенных грибов *Deuteromycota*. Последняя группа является искусственным классом, в котором представлены стерильные виды. Эти лишайники находили свое место среди аскомицетов или базидиомицетов, или если у них устанавливали плодовые структуры, или по результатам использования методов геносистематики. Например, до недавнего времени виды рода *Lepraria* относили к несовершенным лишайникам, а теперь они входят в состав семейства *Stereocaulaceae*, которое включает роды *Lepraria*, *Stereocaulon* и, возможно, *Squamarina* (Ekman, Tonsberg, 2002; Miadlikowska et al., 2006). Наряду с другими признаками, у представителей этих родов фотобионтами являются одноклеточные зеленые водоросли рода *Asterochloris*.

## 1.5. Типы слоевищ и жизненные формы лишайников

Лишайники чрезвычайно разнообразны по своему внешнему виду. Их талломы бывают самой различной формы, размера, строения, консистенции, окраски. По цвету слоевищ они представляют вариацию оранжевого, желтого, красного, зеленого, серого, коричневого и черного. Размеры их слоевищ от менее чем 1 мм<sup>2</sup> до длинных, простертых форм, которые свисают более чем на 2 м с ветвей деревьев. Наряду с деревьями и другими растениями, на которых они растут как эпифиты и эндофиты,

**Таблица 1.1.** Классификация жизненных форм лишайников Монголии (Голубкова, Бязров, 1989) (в скобках – латинское буквенное обозначение единицы классификации)

Отдел	Тип	Класс	Группа	
Эндогенные (En)	Плагитропные (Pl)	Накипные (Ct)	Эндофлеодные (Eph)	
			Эндолитные (El)	
Эпигенные (Ep)	Плагитропные (Pl)	Накипные (Ct)	Однообразнонакипные (Ct)	
			Диморфные (Dm)	
			Чешуйчатые (Sq)	
	Плагии- ортотропные (Pl - Or)	Бородавчато- или чешуйчато- кустистые (Sqf)	Умбиликатные (Um)	Умбиликатнонакипные (Uc)
				Умбиликатнолистоватые (Uf)
				Листоватые (Fl)
	Плагии- ортотропные (Pl - Or)	Листовато- кустистые (Lf)	Листоватые (Fl)	Широколопастные ризоидальные (Ll)
				Рассеченнолопастные ризоидальные (Sl)
				Вздутолопастные неризоидальные (Cl)
	Ортотропные (Or)	Накипные (Ct)	Ортотропные (Or)	Шило- или сцифовидные (Sc)
Кустисто-разветвленные (Fr)				
Ортотропные (Or)	Кустистые (Fc)	Ортотропные (Or)	Листовато-кустистые повисающие (Lfp)	
			Карликово-кустистые (Pf)	
			Кустистые прямостоячие (Fe)	
Свободноживущие (Lb)	Кустистые (Fc)	Свободноживущие (Lb)	Кустистые повисающие (Fp)	
			Кустистые стелющиеся (Fd)	
			Эгагропильные (Lag)	
			Листоватые (Llb)	
Свободноживущие (Lb)	Листоватые (Llb)	Свободноживущие (Lb)	Листоватые рассеченнолопастные (Lsl)	
			Листоватые пластинчатые (Lla)	
			Кустистые (Lf)	
Свободноживущие (Lb)	Кустистые (Lf)	Свободноживущие (Lb)	Кустистые разветвленные (Lfr)	

лишайники часто заселяют голую почву (эпигейды) и поверхности горной породы. На камнях большинство обычных лишайников встречаются как эпилиты на поверхности, но другие встречаются как эндолиты, т.е. внутри поверхностного слоя породы. В тропиках и субтропиках некоторые быстро растущие лишайники даже заселяют поверхности листьев как эпифилы. В умеренных широтах представителей последних иногда можно встретить на старой хвое. Хотя большинство лишайников наземные, некоторые виды встречаются в водных потоках рек, в озерах, а некоторые были отмечены в приливно-отливной зоне морей и океанов.

По внешней форме слоевища обычно различают три основных морфологических типа лишайников: 1) наиболее простые **накипные** (иногда называемые корковыми), к которым относят и чешуйчатые, 2) **листоватые**, более сложные в анатомо-морфологическом отношении, и 3) **кустистые** с наиболее высоко развитым типом слоевища. Каждая из этих основных групп также далеко не однородна, и имеются виды с промежуточным типом строения талломов.

Многообразие форм роста лишайников обусловило создание различных классификаций жизненных форм лишайников, из которых отечественные лишенологи чаще других применяют предложенную Н.С. Голубковой (табл. 1.1).

## 1.6. Субстрат

Лишайники растут на самых разных субстратах [скалы и камни, грунт и почва, живые и отмершие органы растений, кости животных, металлические поверхности, в том числе и свинец (Nickmott, 1980), стекло, шифер, полиэтиленовая пленка и многие другие]. Чаще всего по приуроченности к субстрату среди лишайников выделяют: (1) **эпилиты**, т.е. обитающие на горных породах, (2) **эпигейды**, т.е. растущие на грунте или почве, (3) **эпифиты**, т.е. растущие на живых органах растений, (4) **эпифитореликвиты**, т.е. растущие на мертвом органическом субстрате, (5) **эврисубстратные**, т.е. обитающие на разных субстратах. Существуют и более детальные классификации. Например, виды, растущие на листьях или хвое, называют **эпифильными**, на древесине – **эпилигнофитами**, а лишайники, растущие на мохообразных – **эпибриофитами**, на других лишайниках – **эпилихенофитами**. Детальность классификаций зависит от задач, решаемых конкретным исследованием, особенностей изучаемого региона или объекта.

При проведении лишеноиндикационных исследований крайне желательно учитывать особенности химического состава субстрата лишайников, его кислотность. Среди эпилитных видов различают лишайники силикатных и щелочных горных пород. Кора деревьев также неодинакова по богатству элементами минерального питания. Выделяют богатую (зольность 5–12%), средне богатую (2–5%) и бедную (0.4–2.7%) кору (Barkman, 1958). Различна и кислотность коры разных древесных пород (табл. 1.2)

Часть видов лишайников встречается как на бедном, так и богатом субстратах, другие приурочены лишь к субстрату с определенным составом минеральных веществ. Неодинаково лишайники относятся и к наличию соединений азота. Еще в начале 20 века было установлено, что 25-дневное опрыскивание слоевищ раствором куриного помета различно влияло на представителей разных видов лишайников (Sernander, 1912). Обогащение субстратов в результате деятельности человека

**Таблица. 1.2.** Актуальная кислотность (рН) коры (К) и древесины (Д) некоторых древесных пород (Barkman, 1958)

Древесная порода	Кора	Древесина
Ольха клейкая ( <i>Alnus glutinosa</i> )	4.2 – 5.0	3.9 – 4.7
Ольха серая ( <i>Alnus incana</i> )	4.9 – 6.2	-
Береза бородавчатая ( <i>Betula verrucosa</i> )	3.7 – 4.4 (4.9)	2.6 – 5.7
Ель обыкновенная ( <i>Picea abies</i> )	3.8 – 4.5 (6.0)	3.3 – 5.6
Сосна обыкновенная ( <i>Pinus sylvestris</i> )	3.4 – 3.8 (4.3)	3.4
Осина ( <i>Populus tremula</i> )	3.9 – 7.9	-
Дуб черешчатый ( <i>Quercus robur</i> )	3.7 – 5.0	3.3 – 5.6
Ива ( <i>Salix sp.</i> )	5.0 – 5.2	4.1 – 6.2
Рябина обыкновенная ( <i>Sorbus aucuparia</i> )	4.6 – 5.2	3.7
Липа сердцевидная ( <i>Tilia cordata</i> )	4.8 – 6.2	4.2 – 6.1

соединениями азота и другими веществами, следствием чего стало мощное развитие на них представителей ряда видов лишайников, обусловило появление термина «гипертрофикация» для обозначения этого явления (Seaward, 2004).

Аналогично отношению лишайников к кислотности субстрата. По реакции на этот показатель среди них различали: **ацидофилы** – рН=4.0, **ацидофиты** – рН=4.5–5.5, **нейтрофиты** – рН=5.5–7.0, и **базифиты** – рН >7.0 (Работнов, 1936; Barkman, 1958). Имеется и более детальная классификация отношения вида как к кислотности субстрата, так и богатству элементами питания, в которой выделяется по 9 групп, обозначенных баллами от 1 до 9 (Wirth, 1991). Однако значительное число видов встречается на субстратах с довольно широкой амплитудой величины рН. Последние были названы **эврионикиами**, а с узкой – **стеноионикиами**, причем число видов последних меньше (Du Rietz, 1932).

Лишайники сами могут менять кислотность среды. Известны данные, что участки коры дуба, покрытые лишайниками, имели рН=4.1, а участки коры без лишайников имели рН=4.5 (Barkman, 1958). Было показано, что кора деревьев одной породы (*Picea abies*) в разных условиях имела различную концентрацию элементов и показатели кислотности, что сказалось на распределении эпифитов (Hauck et al., 2001a, 2001b).

## 1.7. Форофит

Для целей лишайноиндикации чаще применяют эпифитные лишайники, т.е. использующие в качестве субстрата поверхности растений, обычно – деревьев и кустарников, что дает основание отдельно рассмотреть особенности этого местообитания. Растение, на котором растут эпифиты, первоначально называли растением-хозяином. Однако этот термин широко применялся для растений, на которых живут паразиты, поэтому позднее деревья-носители эпифитов чаще стали называть **форо-**

**фитами** (Barkman 1958; Peciár, 1965), хотя были предложены и другие термины, например, **фитофор** (LeBlanc, 1963).

Эпифитизм представляет одну из форм взаимоотношений между организмами (Бязров, 1978; Bronstein, 1994) при неодинаковом значении друг для друга каждого из партнеров взаимодействия: влияние эпифита на форофит минимально, тогда как последний определяет среду эпифита, заставляет его адаптироваться к этой среде и, соответственно, к себе. Поверхность деревьев и кустарников – далеко не идеальное местообитание для растений, лишайников. Условия жизни здесь экстремальные ввиду чрезвычайной сухости (Barkman, 1958). Среда на форофите меняется как во времени, так и в пространстве. В процессе своего роста дерево предоставляет эпифитам новые площади для заселения посредством утолщения, образования новых ветвей, их удлинения, растрескивания и отслаивания коры. Но одновременно дерево механически воздействует на покрывающие ствол слоевища лишайников, разрывая их и сбрасывая вместе с корой, отмершими сучьями. Неровности коры создают особый микроклимат для эпифитов, благоприятствуют аккумуляции пыли, закреплению диаспор. Особые местообитания с соответствующим видовым составом представляют места прикрепления ветвей к стволу дерева, вблизи повреждений коры (Бязров, 1970; Barkman, 1958).

Лишайники на форофите должны приспособиться к вертикальному положению и цилиндрической форме большинства стволов деревьев. Достаточно давно уже было установлено, что на вертикально расположенном субстрате наблюдается эксцентрический рост слоевищ вследствие неравномерного распределения влажности, а у талломов *Hypogymnia physodes* на концах лопастей, обращенных к поверхности почвы, отмечалось повышенное соредиеобразование (Bitter, 1901). Поэтому рост слоевищ в этом направлении вообще прекращается, тогда как с боков и сверху наблюдалось сильное ветвление лопастей. В таких условиях имеет значение любое отклонение от вертикального положения.

Ввиду сравнительно значительной протяженности дерева по вертикали, разные его части создают неодинаковые условия для эпифитов. Надземная часть форофита состоит из ствола и кроны, микроклимат которых различен. На форофите выделяют 4–5 зон поселения эпифитов, соответствующие (1) основанию ствола, (2) стволу, (3) подкроновой части, (4) кроне, (5) листьям, хвое, шишкам (Barkman, 1958; Peciár, 1965). Границы между названными зонами довольно неопределенные. Более ясно выражена зона основания ствола, охватывающая граничащую с почвой часть ствола и выступающие из почвы части корней (так называемые корневые лапы). Зона нижней части ствола, расположенная выше основания, выделяется не столь отчетливо, особенно ее верхняя граница, но изучена хорошо. Собственно, большинство исследований эпифитных лишайников, как и в данной работе, ограничено именно этими двумя нижними зонами как наиболее доступными. Было установлено, что одни виды эпифитных лишайников предпочитают определенные зоны, а другие встречаются в нескольких зонах поселения на форофите (Бязров, 1969б; Голубкова, 1959; Barkman, 1958; Culberson, 1955; Hale, 1955; Koskinen, 1955).

Для эпифитов превалирующее значение имеет доступность влаги. Вероятно, настоящие эпифиты следует считать ксерофитами. Кора деревьев – главный субстрат эпифитных лишайников – влаги получает мало: на стволы деревьев попадает

незначительная часть дождевой воды вследствие перехватывания ее кроной, а попавшая на ствол вода быстро стекает и испаряется. Влагоемкость же коры деревьев разных пород в целом невысокая (Бязров, 1969а; Nauck et al., 2000).

При проведении лишеноиндикационных исследований крайне важно учитывать особенности форофитов в местах наблюдений.

## 1.8. Отношение к свету, теплу

Свет – одна из форм энергии, который можно превратить в работу, тепло, энергию пищи. Солнце – единственный его источник для земной биосферы. Как отмечал Ю.Одум (1975), по сути, экология изучает связь между светом и экологическими системами и способы превращения энергии внутри системы. Все живые организмы Земли, в том числе и лишайники, существуют благодаря наличию света и зависят от него. В открытых для солнца местообитаниях на экспонированных и затененных поверхностях однородного субстрата формируются лишайниковые группировки разного состава. В старых лесных сообществах или в глубоких ущельях, где преобладает рассеянный свет, части стволов деревьев или скальные поверхности разной экспозиции, по видовому составу лишайников практически не отличаются (Бязров, 1974, 1993б).

При оценке влияния световых условий на лишайники необходимо учитывать, помимо прямого воздействия на фотосинтез, зависимость температуры и испарения от освещения. Зачастую трудно определить, является ли лишайник светолубивым или термофильным. А. Юницкий (1909), О.Клемент (Klement, 1951) указывали, что отдельные виды могут служить индикаторами световых условий в лесу. По их данным, *Xanthoria parietina*, вид, обычный для деревьев Москвы, встречается в хорошо освещенных прямыми солнечными лучами местах. Однако я неоднократно встречал представителей этого вида на стволах деревьев в старых тенистых лесах Голарктики. Только окраска слоевищ не была ярко-оранжевой как в освещенных местах. Весьма теневыносливыми являются представители рода *Lepraria* (Barkman, 1958; Jarosh, 1964). Последний автор изучал изменчивость представителей *Lepraria* в условиях пещеры, где они проникали до пределов распространения фотосинтезирующих организмов. Ослабление симбиоза между фотобионтом и микобионтом не наблюдалось, однако менялась структура слоевища в благоприятную для водорослевого компонента сторону. С уменьшением интенсивности освещения микобионт становился более рыхлым и прозрачным, а клетки водоросли при слабом освещении располагались в талломе ближе к поверхности.

Разные виды лишайников, как и растений, требуют для нормального развития разной интенсивности освещения. Для характеристики их отношения к свету используют термины «**фотофильные**», «**скиофильные**», «**фотофиты**», «**гелиофиты**», «**ангелиофиты**», «**скиотолерантные**» и др. (Barkman, 1958; Hultengren et al., 1991; Wirth, 1995). Отношение видов лишайников к освещенности местообитаний характеризуют и баллами от 1 до 9 (Wirth, 1991). Однако выделение названных групп затруднено, поскольку представители одного вида лишайника, в зависимости от конкретных условий местообитания и времени наблюдения, в одних случаях выступают как световые, а в других – как теневые, или теневыносливые. Возможно, уместнее обсуждать теневую или световую структуру слоевищ.

Воздействие тепла на лишайники нередко опосредованно окружающим сообществом, а в случае эпифитов – форофитом. Также трудно решить, действует ли тепло на слоевище прямо или косвенно. Лишайники, не выносящие прямой солнечной радиации, иногда называют ангелиофитами, но по отношению к колебаниям температуры их можно назвать термофобными. Еще в 1950-х годах было установлено, что в сухих местообитаниях могут происходить быстрые и значительные изменения температуры – на 14°C за 2 минуты (Lange, 1954). Тогда же была зафиксирована температура 69.6°C у слоевища напочвенного лишайника *Cladonia pocillum* (Lange, 1953), причем разница с температурой окружающего воздуха достигала 40°C. Но такую высокую температуру могут выдержать только сухие слоевища. В сыром состоянии талломы наиболее теплоустойчивого вида погибали при температуре 50°C через 1 минуту. Было найдено, что лишайники тенистых и солнечных местообитаний значительно отличаются по теплоустойчивости – у первых интенсивность дыхания уменьшалась наполовину после получасового нагрева при температуре 70°C, а у вторых – при 100°C (Lange, 1953). В некоторых местах температура слоевища может превысить предел, выдерживаемый отдельными чувствительными к теплу видами лишайников, и их перегрев может ограничивать распространение таких видов. Прямого действия температуры на рост лишайников не установлено (Beschel, 1954), но существует зависимость дыхания и фотосинтеза от тепловых условий (Lange, 1992).

## 1.9. Водный режим, фотосинтез, дыхание лишайников

Большинство цветковых и голосеменных растений имеют в своих телах емкости для удержания воды в их листьях или хвое на достаточных и относительно постоянных уровнях и в определенной степени могут регулировать свой водный режим. Такие организмы называют **гомогидридными**. Лишайники принадлежат к **пойкилогидридным** организмам, которые не имеют таких образований как эпидермис, устьица, восковая кутикула для регулирования газо- и водообмена и потому их водный режим варьирует пассивно в зависимости от содержания воды в окружающей среде. К пойкилогидридным организмам также относятся водоросли, мохообразные, а среди сосудистых некоторые папоротники и ряд других примитивных растений. Водообмен у них – чисто физический процесс, они пассивно поглощают воду из окружающей среды, и испаряют ее с той или иной скоростью в зависимости от погоды, если содержание влаги в окружающей среде достигает величины меньшей, чем ее содержание в талломе (табл. 1.3). Такую воду можно назвать свободной в отличие от биологически связанной воды, входящей в состав тканей организмов. Каждый из этих пойкилогидридных организмов относительно быстро высыхает и поэтому наличие доступной влаги имеет первостепенное значение для их выживания и объясняет особенности их встречаемости (Farar, 1976b, 1976c). По особенностям водного режима среди лишайников, как и у растений, выделяют группы ксерофитов, мезофитов, гигрофитов и др. (Блюм, 1965).

Пойкилогидридная природа лишайников позволяет им влиять на гидрологический цикл даже в экосистемах, где их биомасса мала. В Арктике и Субарктике, где лишайники сплошным ковром перекрывают почву, они препятствуют испарению из почвы (Kershaw, Rose, 1971). Даже эпифитные лишайники могут изменять водный баланс эко-

**Таблица 1.3.** Изменение содержания воды (г/г сух.веса) в слоевищах *Hurogymnia physodes* после дождей в июле 1968 г. на Малинском биогеоценологическом стационаре, Московская область

Погода	пасмурно				ясно	ясно			
	02.07.68		03.07.68			04.07.68	14.07.68	15.07.68	
Дата	02.07.68		03.07.68		04.07.68	14.07.68	15.07.68		
Время (час)	12	17	12	17	12	12	10	19	
На березе	2.64	1.86	1.39	0.54	0.18	1.37	0.75	0.17	
На сосне	1.47	0.70	0.75	0.26	0.16	1.03	0.55	0.18	

системы. Например, в дубовом лесу Калифорнии они перехватывали 7.5% осадков, поступивших за трехлетний период (Nash, 2008). В низкогорном тропическом лесу Эквадора объем перехватываемых криптогамными эпифитами, в т.ч. и лишайниками, осадков был сопоставим с аналогичным показателем для поверхности листьев древесного яруса (Fleischbein et al., 2005). Хотя количественных данных нет, можно полагать, что перехват воды тумана и росы лишайниками в прибрежных пустынях может составлять значительную долю в общем водном балансе этих экосистем, особенно в таких регионах как пустыня Атакама в Ю. Америке, где осадки случаются редко (Lange, 1992). В континентальных аридных и полуаридных регионах лишайники встречаются обычно как часть корки слоевищных растений (такры в Средней Азии), которая особенно широко развита на ненарушенных почвах (Джураева, 1979). Эти корки не только перехватывают осадки, но также препятствуют инфильтрации воды в почву, которая, при отсутствии криптогамов, часто имеет непроницаемый слой  $\text{CaCO}_3$  на или вблизи поверхности почвы (Eldridge, 2000; Eldridge et al., 2000).

Следствием пойкилогидрии является прекращение в сухом состоянии всех процессов жизнедеятельности лишайников. Поэтому довольно продолжительное воздействие на сухие слоевища как очень низких ( $-196^\circ\text{C}$ ), так и высоких ( $+100^\circ\text{C}$ ) температур существенно не влияло на фотосинтез и дыхание талломов при естественных для их местообитаний температурах после соответствующего увлажнения этих слоевищ (Lange, 1992). Аналогичное воздействие на влажные талломы приводило к быстрой их гибели.

Таким образом, условия Земли практически не ограничивают развитие лишайников (лишайников) на нашей планете. Об этом свидетельствует и обнаружение в Антарктиде южнее  $80^\circ$  ю.ш. представителей 23 видов лишайников (Ovstedal, Lewis Smith, 2001), из которых ближе других к Южному полюсу приблизились представители *Carbonea vorticosa*, *Lecidea cancifformis*, *Sarcogyne privigna* ( $86^\circ 29'$  ю.ш.), немного от них отстали *Acarospora gwynnii* ( $86^\circ 20'$  ю.ш.), *Buellia frigida* ( $86^\circ 09'$  ю.ш.), *B. grisea*, *Rhizoplaca melanophthalma* ( $86^\circ 07'$  ю.ш.), причем *C. vorticosa*, *R. melanophthalma*, *S. privigna* входят в состав лишайнобиот регионов Северного полушария, а *R. melanophthalma* использовали как биомонитор при изучении воздействия на среду тепловой электростанции в штате Аризона на юге США (Belnap, Harper, 1990).

## 1.10. Улавливание и поглощение веществ лишайниками

Доступность как макро-, так и микроэлементов минерального питания, жизненно важных для осуществления физиологических функций, лимитируют рост и развитие лишайников также, как и других организмов. У сосудистых растений поглощение из почвы воды и питательных веществ осуществляет корневая система. У лишайников корни отсутствуют, что обуславливает зависимость их снабжения элементами минерального питания от атмосферных источников взамен почвенных запасов, эксплуатируемых сосудистыми растениями, хотя кое-что может поступать и из почвы, например, в напочвенные виды рода *Peltigera* (Goyal, Seaward, 1981, 1982a, 1982b).

Поскольку атмосферные источники минеральных веществ, в сравнении с почвой, относительно скудны, решающими для жизни лишайников являются механизмы концентрирования элементов из атмосферы. Факт наличия таких механизмов привел в свое время к широкому научному интересу к лишайникам как рецепторам атмосферных выпадений, в частности, последствий накопления радионуклидов в телах коренных жителей Арктики в 1950-х и 1960-х годах после испытаний ядерного оружия (Бязров, 2005). Позднее интерес к этому явлению привел к использованию лишайников для изучения региональных атмосферных выпадений других загрязнителей (Hawksworth, Rose, 1976).

### 1.10.1. Потребности в питательных веществах

Точные величины концентраций элементов питания, необходимых для нормального роста лишайников, остаются пока не установленными (Вайнштейн, 1982). Имеются лишь косвенные свидетельства, в частности, высокая степень специфичности некоторых видов лишайников относительно субстрата (Brodo, 1973). Есть данные о питательных веществах, требуемых для роста отдельных симбионтов при их выращивании в лаборатории (Ahmadjian, 1993). Установлено, что водоросль *Trebouxia*, обычный фотобионт лишайников, является факультативным гетеротрофом, и что она, при доступности для нее органических источников питания, некоторое время способна расти в темноте. Также предполагается, что питательные вещества в слишком высоких концентрациях могут стать причиной нарушения равновесия между партнерами симбиоза.

### 1.10.2. Источники поступления элементов

#### 1.10.2.1. Атмосферные источники

Атмосферные выпадения доходят до лишайников либо в жидком состоянии: осадки (дождь, снег) и потенциальные или скрытые осадки (главным образом туман, роса), либо в сухом: седиментация аэрозолей, пыли, давление и поглощение газов (Knops et al., 1991). Как источники питательных веществ и воды очень важны для лишайников потенциальные (скрытые) осадки, в которых концентрации питательных веществ и загрязнителей могут быть существенно выше, чем в дождевой воде. Также минеральные вещества могут попадать в лишайники в виде пыли, содержащей все важнейшие элементы в т.ч. P, N, K, Ca (Каурри, 1980). Могут они использо-

вать и некоторые соединения азота и аммония ( $\text{NH}_4^+$ ), находящиеся в воздухе, например, углекислый аммоний, образующийся при разложении богатых мочевиной продуктов животного происхождения. Лишайники с цианобионтом могут фиксировать атмосферный азот. Сведения об измерениях газов в слоевищах лишайников ограничены, но в случае  $\text{SO}_2$  поглощение этого газа арктическим лишайником *Cladina rangiferina*, по меньшей мере, на порядок выше, чем у типичных сосудистых растений тундры (Winner et al., 1988).

Поглощение и накопление лишайниками элементов из атмосферы хорошо документировано (Nash, 2008). Показана тесная корреляция между количеством металлов в золе накипных лишайников и содержанием их в сухом остатке осадков. С учетом медленного роста и гидролабильности лишайников, полагают, что атмосферные источники играют доминирующую роль в определении состава химических элементов таллома (Вайнштейн, 1982).

#### 1.10.2.2. Субстратные источники

Многие лишайники встречаются на почве или камнях и потому тесно контактируют с литосферными источниками элементов питания. Содержание элементов в лишайниках иногда довольно точно отражает их геохимическое распределение в минералах районов поселения лишайников (Erdman, Gough, 1977), но в большинстве случаев корреляция между содержанием элементов в лишайниках и составом субстрата более сложная (Вайнштейн, 1982). Так, напочвенные лишайники рода *Cladonia* из района угольных разработок в Огайо накапливали P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn, Al, Mo в количествах, намного превышающих их концентрации в субстратах (Lawrey, Rudolph, 1975).

Лишайники, видимо, каким-то образом могут регулировать поглощение некоторых элементов, избыточных в субстрате. Лишайники рода *Cladina*, растущие на сфагновых болотах, бедных железом, и на почвах, богатых железом, имели одинаковый уровень железа в слоевищах (Lounamaa, 1965). Лишайники, растущие на известняках, ограничивают поступление кальция, избыточного в субстрате (Бобрицкая, 1950). Интересно, что у мхов и лишайников, развивающихся на бедных микроэлементами субстратах, отмечался более высокий коэффициент биологической аккумуляции микроэлементов и естественных радиоактивных элементов, чем у тех, которые росли на богатых ими субстратах (Горбанов, Хаджиатанасов, 1973).

Большинство лишайников, особенно встречающихся на почве и камнях, подвержены влиянию переносимой ветром пыли, источником большей части которой являются незакрепленные поверхности почвы. Эти почвенные частицы могут легко внедриться в межклеточное пространство в лишайниках и, как результат, относительно высокая концентрация Al, Fe, Sc, Ti, других элементов литосферного происхождения в слоевище. Растворимые соединения их являются потенциальным источником элементов минерального питания, но процесс растворения медленный, и большинство элементов из этих частиц, вероятно, остаются недоступными.

Для эпифитных лишайников дополнительным источником питания являются вещества, вымываемые водой из деревьев и кустарников, поскольку большинство элементов способно вымываться дождем из кроны. Элементы типа K довольно быстро вымываются из листвы и, соответственно, могут поступить в тела эпифитов.

Двухвалентные катионы (Mn, Zn) вымываются легче, чем трехвалентные (Fe). Таким образом, вода, стекающая вдоль стволов деревьев во время дождя, содержит более высокие концентрации минеральных и растворенных органических веществ (включая углеводы), чем дождевая вода, выпадающая из атмосферы.

На некоторых деревьях, особенно наклоненных, часто сток по стволу во время осадков происходит по одной стороне ствола, на которой образуются своеобразные, более темные в сравнении со всей остальной корой, полосы. И представители ряда видов лишайников приурочены именно к этим высоко обогащенным элементами питания участкам ствола (Barkman, 1958). Вполне возможно, что эпифитные лишайники удовлетворяют потребности в питательных веществах в основном из дождевой воды, стекающей по стволам деревьев, что было показано для эпифитов горных лесов в полевых и лабораторных опытах (Lang et al., 1976).

Получают ли эпифитные лишайники питательные вещества дополнительно непосредственно из богатого органикой субстрата? Анализ содержания N, P, Ca, K и некоторых других элементов в коре деревьев и слоевищах лишайников на этой коре (Kuziel, 1973) не обнаружил между ними связи. Возможность поступления фосфора из дерева в растущий на нем лишайник изучена в опыте с живыми ветками дуба *Quercus suber* и растущими на них слоевищами лишайников нескольких видов, опущенными в раствор радиоактивного фосфата калия (Trotet, 1969). Для сравнения в такой же раствор помещали мертвые ветки, также обросшие лишайниками. Через четыре дня по всей длине живых веток обнаруживалась сильная радиоактивность, в лишайниках же она не отмечена, в мертвых ветвях она обнаруживалась в 1-2 см от срезанного конца, вероятно, за счет капиллярного подъема. Этот опыт позволил сделать вывод, что эпифитные лишайники не поглощают фосфор из тканей дерева-носителя.

Наблюдаются большие различия в составе элементов питания коры деревьев разных пород. Их доступность для лишайников, как и на горных породах, зависит от величины pH коры. Результатом этого эффекта является различный состав лишайниковых сообществ, встречающихся на деревьях с нейтральной корой (*Fraxinus*, *Tilia*) в сравнении с деревьями с кислой корой (*Betula*, *Picea*, *Pinus*). Источники загрязнения также могут изменять свойства коры, как добавлением элементов, так и изменением величины pH. Кислые выпадения часто понижают величину pH коры, что приводит к изменению лишайниковых сообществ, встречавшихся ранее на нейтральном субстрате, а выпадения кальция, ассоциируемые с цементными предприятиями, или соединений азота, выбрасываемых автомобилями, могут увеличить значение pH и, как следствие, происходит смена лишайникового сообщества, свойственного кислому субстрату, на сообщество, характерное для нейтрального субстрата (Мартин, 1984; Wolseley et al., 2006).

### **1.10.3. Исследования выпадений различных веществ с помощью лишайников**

Перехват лишайниками взвешенных в атмосфере веществ происходит во всех экосистемах, где представлены эти организмы, поскольку первичные источники таких веществ находятся преимущественно вне конкретной экосистемы. Например,

в Калифорнии в дубовом лесу при сравнении состава стоков с 20 стволов деревьев, с которых предварительно были содраны слоевища доминирующего эпифитного лишайника *Ramalina menziesii*, с составом стоков с 20 деревьев, где лишайники оставались на стволах, было установлено, что соответственно 2.85 и 0.15 кг/га в год азота и фосфора захватывалось лишайниками из источников вне экосистемы (Nash, 2008). Хотя значения этих величин явно невелики по отношению к выпадениям этих элементов в других экосистемах, они свидетельствуют о поступлении элементов питания в экосистему извне. Во всяком случае, в изученном сообществе перехват лишайниками минеральных веществ втрое превышал измеренные значения их седиментации.

Изучение особенностей частиц, попавших на поверхность слоевищ *Hypogymnia physodes*, с применением сканирующего электронного микроскопа и рентгено-структурного анализа, собранных в окрестностях Карабашского медеплавильного завода на Урале, показало, что размер оседающих частиц колеблется от менее 200 нм до более чем 30 мкм (Williamson et al., 2004). Часть содержащихся в этих частицах веществ в ионной форме с растворами попадает внутрь слоевища.

Нередко бывает трудно определить происхождение элемента в лишайниках. Вещества, вымытые из листьев кроны, могут быть далее поглощены слоевищами эпифитных лишайников, растущими ниже на стволе или ветвях. В то же время в них поступают жидкие и сухие выпадения извне (Knops et al., 1991). Лишайники особенно эффективны при поглощении влаги росы и тумана, которая часто обогащена минеральными элементами.

Сухие выпадения включают осаждение крупных аэрозолей (крупнее, чем 2-10 мкм в диаметре), касания более мелких аэрозолей, и поглощение газов. Результатом седиментации может быть внедрение частиц в лишайниковые слоевища. Касания понимают как столкновение аэрозолей с поверхностью лишайника. В случае серных газов, довольно много известно о поглощении  $\text{SO}_2$  (Блум, 1984; Winner et al., 1988), высвобождении  $\text{H}_2\text{S}$  и других газов (Gries et al., 1994, 1995, 1997). Скорости поглощения двуокиси серы лишайниками могут существенно превосходить такой процесс у сосудистых растений, закрытые устьица которых ограничивают поглощение газов. Обобщение опубликованных данных позволяет заключить, что именно высокие концентрации двуокиси серы приводят к обеднению видового состава лишайников, а иногда и их исчезновению. Широко изучалась фиксация атмосферного азота лишайниками (Nash, 2008), но о действии других газообразных соединений азота ( $\text{NO}$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ ,  $\text{NO}_2$  и т.д.) сведения гипотетические (табл. 1.4).

## 1.11. Рост лишайников

Синтезируемые вещества лишайники используют в процессе роста на построение своего тела. Растут они чрезвычайно медленно и неравномерно (Инсарова, Инсаров, 1987). У представителей большинства видов годичный прирост их размеров невелик (доли миллиметра или миллиметры). Неодинаков он и в течение жизни таллома: наибольший он в первые годы жизни слоевища, затем он постепенно уменьшается и достигает некой постоянной величины. Вначале величина прироста пропорциональна площади слоевища, а позднее – объему последнего (Beschel, 1958). На темпы приро-

**Таблица 1.4.** Соединения азота и их возможное влияние на местообитание эпифитных лишайников (по: van Herk, 2004)

Вещество	Химическая формула	Источник	Возможное влияние на местообитание
Аммиак	$\text{NH}_3$	Домашний скот, распад растительных и животных останков	Щелочное вещество, повышает как величину pH коры деревьев, так и содержание азота в коре
Аммоний	$\text{NH}_4^+$	Атмосфера	Не влияет на величину pH коры деревьев, но повышает содержание азота в коре
Окиси азота	$\text{NO}_x$	Автотранспорт	Кислые, но лишь частично поглощаются корой деревьев
Нитрат	$\text{NO}_3^-$	Атмосфера	Увеличивает содержание азота в коре деревьев
Пыль		Автотранспорт, промышленность	Часто щелочная, увеличивает как величину pH коры деревьев, так и содержание азота в коре

ста влияют условия местообитания – освещенность, наличие доступной влаги и питательных веществ, свойства субстрата, и другое (Beschel, 1958; Frey, 1959; Steiner, 1965). Величина прироста лишайников должна учитываться при использовании лишайников как биомониторов, особенно при многолетнем изучении динамики содержания загрязнителей в слоевищах после выброса их в окружающую среду.

Лишайники принадлежат к многолетним представителям биоты. Возраст большинства экземпляров, встречаемых в средних широтах на стволах взрослых деревьев или почве, составляет не менее 20–50 лет. Некоторые особи накипных видов, обитающих на поверхностях скал, предположительно живут очень долго – около 4500 лет (Beschel, 1961; Duke, 1990). Отдельные авторы увеличивают эту величину вдвое. Такие данные получены косвенно, по соотношению размеров диаметров слоевищ и годового прироста. Однако сведения о столь внушительном возрасте у лишайников вызывают сомнения, поскольку нельзя исключить возможность слияния соседних слоевищ, которые развивались на одной скальной поверхности.

## 1.12. Влияние географического положения

Географическое положение изучаемой территории для лишайников имеет как экологическое, так и историческое значение. Большую роль играет приуроченность участка к склону той или иной экспозиции (Бязров и др., 1989; Седельникова, 1994). Существенное значение для них имеет и ориентация поверхности субстрата (Окнер, 1961; Седельникова, 1994; Armstrong, 1991; Link, Nash, 1984; Pentecost, 1979). Топографические различия сказываются на распространении видов. Состояние лишайников зависит от того, находится ли вид в данной местности на пределе своего ареала или он обитает в области оптимального развития. Наличие или отсутствие того или иного субстрата также сказывается на особенностях видового состава лишайников.

Далеко не всегда совпадают ареалы форофита и связанных с ним эпифитов, что, с одной стороны, определяет особенности варьирования видового разнообразия эпифитов на форофите в разных частях ареала, с другой – встречаемость данного эпифита на разных видах форофитов.

### 1.13. Взаимоотношения с другими организмами

Лишайники, в отличие от большинства сосудистых растений, не имеют корней, соответственно, у них отсутствует корневая конкуренция, значение которой велико в лесных и травянистых сообществах. У лишайников конкуренция сводится к механическому давлению, борьбе за свет, воздействию химическими выделениями. Во взаимоотношениях между ними есть элементы как внутривидовой, так и межвидовой борьбы за жизненное пространство (Окснер, 1961; Armstrong, 1988). А.Н. Окснер установил, что наиболее часто наблюдается перерастание одного слоевища другим. Большую роль в конкуренции между видами играет скорость роста слоевищ (Окснер, 1961; Barkman, 1958), которая зависит от возраста таллома и особенностей местообитания. Известны многочисленные факты гибели мхов под лишайниками, но нередки и обратные случаи, когда лишайники вытеснялись мохообразными (Абрамова и др., 2002; Толпышева и др., 1984). Вероятно, результаты борьбы зависят от особенностей местообитания, положения вида в пределах его ареала.

Считается, что кустистые лишайники более конкурентноспособны, чем листоватые, а последние побеждают в борьбе с накипными (Barkman, 1958). Изучение конкурентной способности разных видов лишайников показало, что субординации среди них по конкурентной силе нет (Мартин, 1967). Лишайники ведут себя различно с разными соседями по группировкам. Взаимодействия между видами организмов являются одной из причин **сукцессий**, т.е. смен лишайников. Кроме конкуренции причиной смен бывает и трансформация условий местообитания.

### 1.14. Влияние деятельности человека

Прямое воздействие человека связано с его деятельностью в экосистемах с участием лишайников и использованием их для своих нужд. Например, вырубка лесов, или туризм. Технические возможности ныне обеспечивают людям возможность осваивать ранее самые недоступные территории, а свободное время провести в любой точке Земли и даже за ее пределами (космический туризм). Так, Антарктиду, континент, не имеющий постоянного населения, ежегодно посещает около 10000 туристов (Vodopivec et al., 2001), что, несомненно, сказывается и на биоте этого региона. Из сосудистых растений в составе местной флоры были известны лишь два вида - *Deschampsia antarctica* и *Colobanthus quitensis*; однако летом 1985/86 г. здесь обнаружили интродуцированный мятлик *Poa annua* (Olech, 1996). Лихенобиоту этого континента составляют более 400 видов лишайников (Ovstedal, Lewis Smith, 2001), причем вместе с людьми сюда проникли и обитающие на древесине лишайники *Lecanora symmicta*, *Lecidella elaeochroma*, *Parmelia sulcata* (Lindsay, 1973; Olech, 1996). Эти виды представлены и в лихенобиоте Москвы.

Мусор, строения и технические сооружения, создаваемые для обслуживания отдыхающих, спортсменов являются новым для представителей ряда местных видов лишайников субстратом. В той же Антарктиде около 10% видов лишайников континента признаны апофитами, т.е. аборигенными организмами, перешедшим с естественных местообитаний на субстраты, связанные с деятельностью человека - древесина, бетон, металл, стекло, пластик и др., которых ранее в Антарктике не было (Olech, 1996).

Отсутствие дорожного покрытия в Арктике – не препятствие для современных транспортных средств. Перемещение тяжелой техники по целине тундры приводит к сведению лишайникового покрова, нарушению установившегося здесь хрупкого баланса между компонентами биоценоза, уничтожению кормовой базы оленеводства (Андреев, Перфильева, 1979). Моторизованные туристы прокладывают маршруты своих путешествий и через пустыни Америки, Австралии, Африки, Азии, разрушая тонкую биологическую корку пустынных почв, образованную цианобактериями, лишайниками, водорослями (Belnap, Lange, 2003).

Можно привести примеры и иного воздействия мест отдыха на лишайники. Исследования, проведенные в горах Норвегии, показали, что наличие зимнего курорта отпугивает оленей, других животных, кормящихся лишайниками, в результате чего запас массы напочвенных лишайников вблизи курорта (в радиусе 0–5 км) почти в 5 раз выше, чем в более удаленных (15–25 км) от курорта местах – 250 и 1200 г/м<sup>2</sup>, соответственно (Nelleman et al., 2000). Таким образом, наличие зимнего курорта, с одной стороны, благоприятствует развитию лишайников вблизи него, с другой – приводит к перевыпасу пастбищ на расстоянии более 10 км от курорта.

Поддавляющая часть населения для отдыха использует все же территорию своего населенного пункта или его ближайших окрестностей. Посещение лесных массивов вызывает уплотнение почвы, механическое повреждение живого напочвенного покрова, частью которого являются лишайники (Малышева, Рогова, 1978). Нарушается водный режим сообщества, что приводит к снижению прироста древостоя, изменению структуры сообщества и т.д. (Реуцкая, 2004; Таран, 1985).

В лесных сообществах Московской области с заметным участием в напочвенном покрове лишайников (сосняки лишайниковые и сосняки мохово-лишайниковые), в зависимости от степени рекреационной нагрузки, выделяют 5 стадий нарушенности (Полякова и др., 1981). Так, стадии дигрессии сосняка лишайникового (Орехово-Зуевский район) имели следующие признаки: I – тропиноподобная сеть отсутствует, в напочвенном покрове доминируют кустистые прямостояче (Fe) лишайники *Cladonia mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia uncialis*, *Cetraria islandica* (общее покрытие поверхности почвы лишайниками 80%), покрытие почвы мхами – 1–2%; II – тропиноподобная сеть занимает до 10% площади, видовой состав лишайников на почве не меняется, только вдоль троп заметны подстилки плагио-ортотропного бородавчато- или чешуйчато-кустистого шило- или сцифовидного (Sc) вида *Cladonia gracilis*, покрытие лишайниками почвы снижается до 60%; III – тропиноподобная сеть занимает 20–30% площади, покрытие почвы лишайниками снижается до 30–40%, уменьшается доля кладин, возрастает роль в покрове *Cetraria islandica* и представителей плагио-ортотропных бородавчато- или чешуйчато-кустистых шило- или сцифовидных (Sc) видов *Cladonia cenotea*, *C. cervicornis ssp. verticillata*, *C. gracilis*, доля мхов в напочвенном покрове увеличивается; IV – тропиноподобная сеть занимает 50–

60% площади, лишайники (*Cetraria islandica*, *Cladonia mitis*, *C. stellaris*, *Cladonia gracilis*, *C. pyxidata*, *C. uncialis*) сосредоточены главным образом вблизи оснований деревьев, покрытие ими почвы до 20%, покрытие мохообразных – 5%; V – сбой достигает 90% площади, лишайники (*Cladonia foliacea*, *C. gracilis*, *C. pyxidata* и другие представители группы плагио-ортотропных бородавчато- или чешуйчато-кустистых шило- или сцифовидных (Sc) видов) покрывают менее 5% поверхности почвы.

Разные стадии дигрессии сосняков мохово-лишайниковых (Луховицкий и Серпуховский районы) имели следующие признаки: I – тропиночная сеть отсутствует, в напочвенном покрове доминируют кустистые прямостояче (Fe) лишайники *Cladonia mitis*, *C. rangiferina*, *Cetraria islandica* (общее покрытие поверхности почвы лишайниками 60–70%); II – тропиночная сеть занимает до 10% площади, видовой состав лишайников на почве не меняется, но покрытие лишайниками почвы снижается до 40–50%; III – тропиночная сеть занимает 20% площади, покрытие почвы лишайниками снижается до 30%, возрастает роль в покрове *Cetraria islandica* и представителей плагио-ортотропных бородавчато- или чешуйчато-кустистых шило- или сцифовидных (Sc) видов *Cladonia foliacea*, *C. gracilis*, *C. pyxidata*; IV – тропиночная сеть занимает 50% площади, лишайники (*Cetraria islandica*, *Cladonia foliacea*, *C. gracilis*, *C. pyxidata* и др.) покрывают лишь 10–20%, поверхности почвы; V – сбой достигает 70–80% площади, лишайники (*Cladonia foliacea*, *C. gracilis*, *C. pyxidata* и другие представители группы плагио-ортотропных бородавчато- или чешуйчато-кустистых шило- или сцифовидных (Sc) видов) покрывают менее 5% поверхности почвы.

Таким образом, в сосняках лишайниковых и мохово-лишайниковых по мере усиления степени рекреационной нагрузки в форме вытаптывания происходит смена доминирующих в напочвенном покрове представителей группы кустистых прямостоячих (Fe) лишайников видами из группы бородавчато- или чешуйчато-кустистых шило- или сцифовидных (Sc), а затем и практически полное сведение лишайникового покрова. Это определяется свойствам лишайников, поскольку в результате вытаптывания вначале повреждаются подошвы, а первичное чешуйчатое слоевище к вытаптыванию достаточно устойчиво и может заселять края троп (Lange et al., 1998).

Подобные смены в результате рекреационной нагрузки можно наблюдать во многих типах бореальных лесов Голарктики, поскольку лишайники в них однообразны по составу – преобладают кустистые кладины (Ahti, Oksanen, 1990). В пустынях устойчивость компонентов биологической корки почвы к механическим нагрузкам уменьшается в следующей последовательности: цианобактерии > желатинозные лишайники > чешуйчатые, корковые лишайники; мхи > листоватые лишайники (Belnap, Eldridge, 2001).

В результате вытаптывания происходит механическое разрушение слоевищ, особенно сухих. Эксперименты в сосновых лесах Подмосквы показали, что влажные талломы более устойчивы к вытаптыванию, чем сухие. Для последних предельной нагрузкой в эксперименте были 500 шагов/ м<sup>2</sup>, тогда как для влажных слоевищ этот показатель составлял 4000 шагов/ м<sup>2</sup> (Мальшева, 1978). Чем интенсивнее была нагрузка, тем медленнее происходило восстановление лишайникового покрова (Мальшева, Толпышева, 1982). С другой стороны, экспериментальное разрушение напочвенного лишайникового покрова в мохово-лишайниковом сосняке способствовало улучшению показателей возобновления сосны (табл. 1.5). Однако есть данные,

**Таблица 1.5.** Всхожесть семян сосны в мохово-лишайниковом сосняке при разной степени вытаптывания лишайникового покрова (по: Толпышева, Мальшева, 1986)

Нагрузка (шагов/ м <sup>2</sup> )	Контроль	250	4000	10000
Всхожесть (%)	-	20.0	40.0	56.3

свидетельствующие, что удаление лишайникового покрова с почвы отрицательно сказывается на образовании основного самосева из-за сильного испарения и, соответственно, иссушения поверхностного слоя почвы (Aarke, 1966).

Вытаптывание, помимо механического разрушения слоевищ, особенно сухих, вызывает изменения и самих талломов. В частности, в сосновых лесах Московской области по мере увеличения рекреационной нагрузки уменьшалась высота кустиков напочвенных лишайников и запас их массы (табл. 1.6).

Эксперименты в тундрах Урала и Ямала также показали, что прохождение по кустарничково-лишайниково-моховому сообществу как транспортных средств (болотоход с шириной колеи 60 см), так и людей вызывает деструкцию лишайникового покрова, иногда необратимую (Андреяшкина, Пешкова, 1997а, 1997б). Нагрузка в 800 шагов/м<sup>2</sup> приводит к почти полному разрушению кустистых лишайников. В опытах в низовьях р. Индигирки (Якутия) установлено, что транспортные средства с различной шириной гусениц оказывают примерно одинаковое воздействие на ли-

**Таблица 1.6.** Высота (Н, см) и запас массы (Р, г/м<sup>2</sup>) кустистых лишайников в лишайниковых сосняках разной стадии дигрессии в результате рекреации (по: Полякова и др., 1981)

Лишайники	I		II		III		IV		V	
	Н	Р	Н	Р	Н	Р	Н	Р	Н	Р
<i>Cladina mitis</i>	3.9	3.8	212.0	2.5	108.5	1.9	43.2	-	2.6	
<i>C. rangiferina</i>	4.1	3.5	35.5	2.6	17.8	2.2	-	-	-	
<i>C. stellaris</i>	4.2	3.9	32.7	2.5	92.0	2.2	9.6	1.5	-	
<i>Cladonia uncialis</i>			45.6		2.8		2.8		1.9	
<i>C. gracilis</i>			41.8		5.5		2.3		0.8	
<i>Cetraria islandica</i>		3.3	2.3	2.5	12.3	2.5	2.0	-		
Другие виды			0.5							
Всего			370.4		238.9		59.9		5.3	

**Таблица 1.7.** Влияние вытаптывания на ряд показателей симбионтов лишайников (по: Горышина, 1983, с изменениями)

Место-обитание	Толщина слоя, мкм		Ф:М	Диаметр, мкм	
	Фотобионта (Ф)	Микобионта (М)		Клеток фотобионта	Гиф микобионта
<i>Nephroma arcticum</i>					
Вне тропы	28.1	162.2	0.17	3.2	4.1
На тропе	36.7	120.8	0.30	4.1	3.2
<i>Peltigera canina</i>					
Вне тропы	78.5	531.3	0.15	3.9	11.9
На тропе	83.2	386.5	0.22	4.1	6.8

шайниковый покров, однако вездеходы с более широкими гусеницами при движении по целине тундры повреждают, соответственно, более значительные площади (Андреев, Перфильева, 1979). Колея, которая образуется вслед за таким средством передвижения, заполняется водой, и поврежденный лишайниковый покров не восстанавливается.

Изучение лишайников *Nephroma arcticum* и *Peltigera canina*, представляющих группу листоватых видов, собранных на тропах и вне троп в сосновом лесу на острове Средний в Кандалакшском заливе Белого моря, также свидетельствует, что в результате вытаптывания размеры талломов снижаются (Горышина, 1983). Меньше становится и толщина слоевищ, причем за счет грибного компонента (табл. 1.7). Размер клеток фотобионта в лишайниках с тропинок не уменьшался, тогда как размеры гиф в них были заметно меньше, чем в слоевищах, собранных вне тропы. Отмечено конвергентное сходство реакций на вытаптывание у талломов крупнолистоватых лишайников и листьев цветковых травянистых растений – у представителей лишайнобиоты и цветковых сохранялись фотосинтезирующие структуры при сокращении площадей листовидных пластинок (Горышина, 1983).

Арктические регионы, где лишайники играют заметную роль в формировании биогеоценозов и являются важным источником кормов для домашних и диких копытных, богаты запасами углеводов. Их разведка, добыча и транспортировка наносят непоправимый ущерб местной природе. Наблюдения на Аляске (США) в местах добычи нефти показали, что лишайники принадлежат к наиболее уязвимой группе организмов, формирующих тундровые сообщества. Учеты, проведенные через один год после разлива сырой нефти и дизельного топлива, не обнаружили живых представителей видов лишайников (*Cetraria*, *Cladina*) в сообществах, где они прежде доминировали (Walker et al. 1978).

Освоение территорий и строительство всегда сопровождаются уничтожением лишайников.

Некоторые виды лишайников раньше заготавливали для парфюмерной, фармацевтической, пищевой промышленности, применяют их и для крашения текстиля, оформления помещений, витрин, композиций из цветов, а иногда и как экзотическую добавку к пище, табаку и т.д. (Бязров, 2000; Kreisel. 2005; Scholz, 1996). Рассматривают их и как источник пестицидов (Dayan, Romagni, 2002). Во всяком случае, лишайниковое сырье является предметом международной торговли (Kauppi, 1993).

Необходимо отметить, что исчезновению лишайников способствует и коллекционирование их специалистами-лихенологами и любителями (Nash, Dibben, 1979). В Англии было документально восстановлен ход изменения видового разнообразия криптогамов исторической местности Вилд (Weald) за почти 300 лет – с 1688 по 1984 г. (Pentecost, Rose, 1985). Из 90 видов встречавшихся здесь лишайников исчезли представители 18 видов. Среди причин этого явления названо, прежде всего, неумеренное коллекционирование, а затем загрязнение воздуха, разрушение субстрата, сильное затенение в результате разрастания деревьев и кустарников.

Более значимы, чем прямое воздействие человека на лишайники, побочные последствия его деятельности. В урбанизированных районах воздух загрязняется пылью и выбросами токсичных веществ, губительных для лишайников. Это приводит либо к полному исчезновению лишайников и образованию так называемых «лишайниковых пустынь» вокруг промышленных предприятий и центров городов с

большой концентрацией автомобильного транспорта, либо к значительному обеднению видового состава организмов. Реакция лишайников на загрязнение привела к использованию их в индикации и мониторинге загрязнения среды (Hawksworth, Rose, 1976; Cvijan et al., 2008). В Румынии было установлено, что при частой обработке плодовых яблоневых садов пестицидами видовое разнообразие эпифитных лишайников уменьшалось (Bartok, 1999).

Вместе с тем, деятельность человека способствует расселению лишайников или сохранению. Например, перемещение на большие расстояния заготавливаемой необработанной древесины вместе с сохранившимися на коре бревен эпифитными лишайниками обогатило видовое разнообразие лишайников Гренландии (Alstrup, 1977). В США отмечено переселение ряда видов рода *Physcia*, характерных для восточных частей страны, в Калифорнию вместе с пересаженными деревьями (Thomson, 1963). Аналогично, при озеленении городских территорий в Москве вместе с деревьями, выросшими в лесу или питомнике где-то вдали от города, могут переселиться и эпифитные виды лишайников. Выживание этих организмов в городской среде будет зависеть, с одной стороны, от степени изменения условий жизни для них, например, из затененного леса на открытое пространство в городе, с другой, от реакции видов на бесполезную для деревьев побелку нижних частей стволов, на загрязнение.

Известны успешные опыты по реинтродукции представителей ряда видов в местности, где они прежде обитали (Gilbert, 1991; Scheidegger, Goward, 2002). Положительными были исследования по восстановлению покрова напочвенных лишайников (*Cladina mitis*) на лесных площадях после промышленных рубок в Швеции (Roturier et al., 2007). Эксперименты по пересадке лишайников в удаленные от места отбора их слоевищ регионы, как правило, успеха не имели (Бязров, 2002). А.В. Пчелкин, воодушевленный обнаружением им в Сухумском ботаническом саду представителя тропического базидиального лишайника *Dactylonema glomeratum* (Sprengel) D.Hawksw. (= *Cora pavonia* E. Fries), попытался интродуцировать под Тарусой (Калужская область) доставленные из Крыма слоевища *Parmelia submontana* Nadv. ex Hale. Но все они, как сообщает А.В. Пчелкин на своем сайте, в Тарусе погибли (<http://www.lichenhouse.narod.ru/000/index.htm>).

Есть мнение, что слоевища *Parmelia sulcata* на о. Южная Георгия в Субантарктике завезены китобойными судами (Lindsay, 1973). Кроме того, создавая лесополосы в степях и полупустынях, человек способствует образованию здесь и нового субстрата, пригодного для поселения лишайников (Добровольский, Гаевая, 1985), а введение в культуру древесных пород, не свойственных данной местности, разнообразит набор форофитов. Например, в Москве эпифитные лишайники обычны на повсеместно встречающемся в городе клене ясенелистом (*Acer negundo* L.), родина которого Северная Америка. Рукотворные субстраты из металла, пластика, других материалов, сопровождающих человека от полюса до полюса и до самых высоких горных вершин, также осваиваются лишайниками.

## 2. Эколого-географические особенности Москвы

Москва - один из крупнейших городов мира и самый большой город России. В пределах Московской кольцевой автодороги (МКАД) площадь города составляет 886.5 км<sup>2</sup>. Эта величина более чем в четыре раза превышает ее площадь в начале века (История Москвы, 1978). Москва-река разделяет территорию города на меньшую юго-западную и большую северо-восточную части. Кроме нее в пределах города протекают реки Яуза, Сетунь, Сходня и ряд других, а также протягивается канал, соединяющий Москву с Волгой.

Город находится на стыке трех крупных форм рельефа разного происхождения: северо-западная часть занимает склон Клинско-Дмитровской моренной гряды, восточные и юго-восточные районы расположены в пределах Мещерской песчаной равнины, юго-западная часть города построена на эрозионной Теплостанской возвышенности, которая, обрываясь к реке Москва, образует Воробьевы (Ленинские) горы.

Климат города характеризуется как умеренно-континентальный. Зима здесь умеренно-холодная, а лето – умеренно-теплое, в среднем положительная температура воздуха в течение года наблюдается более 190 суток, отрицательная – немногим более 100 суток. Среднегодовая температура за период наблюдений с 1901 по 2000 г. составляла 4.5° С, за 1961–2000 гг – 5.2° С, а за 1991–2000 гг – 5.8° С, что свидетельствует о потеплении (Справочник..., 2003). Средняя годовая амплитуда температуры воздуха составляет 28° С. Преобладают западные ветры атлантического происхождения (Климат Москвы..., 1989). Количество осадков довольно значительно – за период наблюдений с 1901 по 2000 г в среднем за год выпадало 658 мм, за 1961–2000 гг – 688 мм, за 1991–2000 гг – 702 мм (Справочник..., 2003). Климат города существенно отличается от климата Подмосковья. Это как бы «остров тепла» среди моря более холодного воздуха. Максимальная разница между значениями температуры воздуха в городе и его окрестностях зимой при ясной погоде достигает 14.5° С, а в среднем за год составляет 2–4.5° С (Безуглая и др., 1991). В пос. Немчиновка, расположенном сразу за МКАД западнее Москвы зима в среднем на 1.5° С, а лето на 1.7° С холоднее, чем в центре Москвы (Справочник..., 2005).

Территория Москвы расположена в подзоне широколиственно-хвойных лесов (Алехин, 1947) и до настоящего времени здесь еще сохранились остатки естественных растительных сообществ: суходольные и пойменные луга, болота, реки и водоемы в естественных берегах, лесные массивы, превращенные в лесопарки – Лосиный остров, Серебряный бор, Измайловский, Битцевский, Кузьминки и др. Всего на территории города имеется более 30 обособленных лесных массивов. Самые крупные из них расположены преимущественно по окраинам Москвы. Площадь зеленых насаждений общего пользования (лесопарки, скверы) составляет в пределах МКАД более 160 км<sup>2</sup> или около 18% от площади города. Кроме того, существуют внутридворовые скверы, насаждения вдоль улиц и дорог, кладбища, долины ручьев, овраги и т.п. В озеленении Москвы наиболее часто используется около 50 видов деревьев, среди которых, прежде всего, следует назвать липу, тополя, клены, березы, ивы, вязы, каштан, и ряд других. В сохранившихся лесных массивах представ-

лены дуб, липа, клен, сосна, ель, осина, ольха, береза, ивы, лещина и другие древесные породы и кустарники.

С конца 1980-х годов отмечается сокращение общей площади озелененных территорий города, обеднение ассортимента состава древесных и кустарниковых насаждений. Площадь зеленых насаждений города с 45,0 тыс.га в 1993 году уменьшилась к 2001 г. до 35,1 тыс.га (Доклад...).

Москва, как и другие крупные города, исторически представляет собой неустойчивую конечную стадию развития населенного пункта; промежуточными этапами ее развития были поселение или укрепление, мелкий и средний город (История Москвы, 1978). Соответственно, постепенно изменялась и степень воздействия города на природную среду местности, где он был основан (Битюкова, 2003). Ошибочно было бы рассматривать современную территорию Москвы как единую экосистему – фактически это мозаика различных биотопов, экологическое своеобразие которых зависит, прежде всего, от использования их человеком в ходе исторического развития города (рис.2.1).

Административно территория города в пределах МКАД поделена на 9 округов. Частью Москвы считается и город Зеленоград, расположенный примерно в 25 км от МКАД. Также в Москву входят и ряд муниципальных районов, прилегающих к внешней стороне МКАД

Вслед за Б.Клауснитцером (1990), городские местообитания лишайников можно разделить на две большие группы: «внешняя оболочка строений» и «отдельные зеленые насаждения» и «озелененные городские территории».

Стрoения (стены и крыши зданий, поверхности заборов, монументов) – наиболее характерные для города местообитания, в современной Москве лишайниками практически не заселены, исключая остатки некогда сельских поселений в

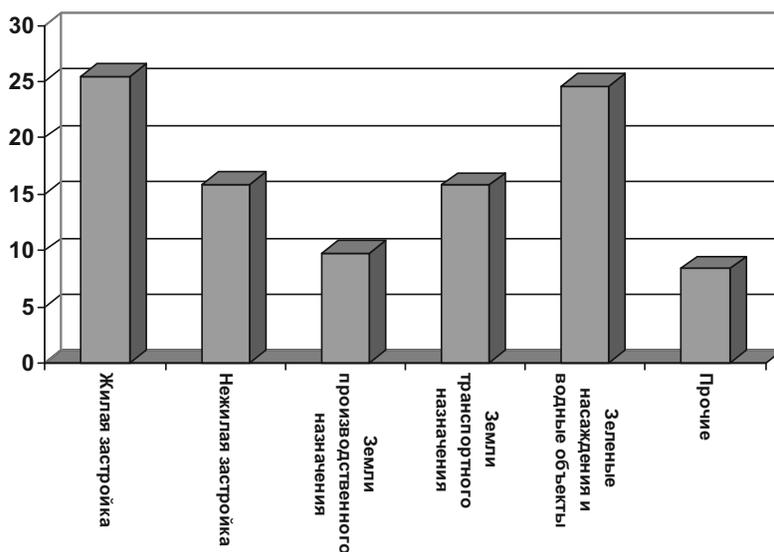


Рис. 2.1. Структура территории г. Москвы в пределах МКАД по способу использования, % (Доклад...)

районах новой застройки, заборы из неокрашенной древесины вблизи больших пустырей, а также монументы в старых парках и на ряде кладбищ, опоры линий связи и электросетей.

Отдельные зеленые насаждения – это одиночные деревья, посадки вдоль транспортных магистралей, улиц и внутри дворов, аллеи и живые изгороди. Они встречаются во всех частях города, от центра, района старой застройки, до окраинных новостроек, сформированы довольно разнообразным по составу набором древесных и кустарниковых пород, иногда экзотических, посаженных организованно или стихийно, при преобладании липы, клена ясенелистного и тополей. Лишайники на них встречаются, но далеко не повсеместно, и видовой состав их беден.

Озелененные площади представлены в городе парками, ботаническими садами, садовыми участками, кладбищами, насаждениями на территориях крупных спорткомплексов, ряда больниц, пустырями, а также остатками негородских экосистем (леса и лесопосадки, рощи, берега рек, прудов и др). Система озелененных территорий включает 34 лесных массива, около 96 парков, 14 садов (в т.ч. 4 ботанических сада), более 400 скверов и 160 бульваров. В последние годы, как отмечалось ранее, наблюдается устойчивая тенденция сокращения занятых растительностью площадей. Городские леса довольно разнообразны по составу древесных и кустарниковых пород, обогащенному либо не свойственными естественным лесам видами как клен ясенелистный, либо нитрофильными растениями как бузина черная. Этим местообитаниям свойственно наибольшее разнообразие видов лишайников в городе, они же могут рассматриваться как рефугиумы для расселения лишайников в другие городские территории при создании на них благоприятных для лишайников условий.

Распределены зеленые насаждений по административным округам города крайне неравномерно. Самый зеленый – Восточный округ (ВАО). Площадь зеленых насаждений здесь составляет 6,27 тыс. га, т.е. более 30% от общей территории, при достаточно высокой обеспеченности каждого жителя (21 м<sup>2</sup>/чел. при средней для города 18 м<sup>2</sup>/чел. и нормативе 24 м<sup>2</sup>/чел.) Наименее озелененными являются Центральный и Южный административные округа, где площадь зеленых насаждений составляет менее 15% территории (Доклад...).

Численность постоянного населения Москвы превышает 10 млн. человек, т. е. на 1 жителя города приходится 0,01 га территории, включая 18 м<sup>2</sup> зеленых насаждений.

Генеральный план развития Москвы, принятый в 1971 г., обозначил наличие и развитие в городе более 60 промышленных зон, к которым относятся части городской территории, предназначенные для размещения промышленных и автотранспортных предприятий, научно-исследовательских учреждений, коммунально-складских и других объектов (Бязров и др., 1997; Битюкова, Слободской, 2002).

В 1980-х в атмосферу города ежегодно выбрасывалось около 1100 тыс. т вредных веществ (Безуглая и др., 1991; Москва в цифрах. 1987), т. е. более 1 ц на 1 жителя за год. В те годы примерно 30–40% загрязнителей воздуха поступало от стационарных источников и около 60–70% – от автотранспорта. Среди загрязнителей тогда преобладали окиси углерода (60% от суммарных выбросов), окислы азота (14%), углеводороды (13%), двуокись серы (9%).

В настоящее время источниками загрязнения атмосферы являются 31 тыс. промышленных и строительных объектов (в том числе, 2,7 тыс. автотранспортных хозяйств), 13 электростанций, 63 районных и квартальных тепловых станций, более тысячи мелких отопительных котельных, которые выбрасывает в воздух более 500 видов вредных веществ.

В Москве сосредоточено более 3.5 млн. автомобилей, и их количество ежегодно увеличивается быстрыми темпами. Именно автотранспорт и выступает сейчас главным загрязнителем атмосферы.

К 2006 г., когда было проведена ревизия биоты лишайников, выбросы вредных веществ от стационарных источников удалось сократить до 95 тыс. т. Тем временем объем загрязнений от автомобилей увеличивается и уже превысил 1800 тыс. т/год.

В 2005 г. суммарный выброс в атмосферный воздух в г. Москве составил сопоставимую с 1980-ми годами величину в 1084 тыс. т загрязняющих веществ, в т. ч. 81 тыс. т от стационарных источников и 1003 тыс. т от автотранспорта (Рахманин и

**Таблица 2.1.** Динамика выбросов загрязняющих веществ в атмосферный воздух г. Москвы (Бюллетень...; Государственный доклад...2004)

Год	Количество выбросов (тыс. т) от стационарных и передвижных источников загрязнения воздуха		
	Всего выбросов	Стационарные источники	Передвижные источники, г.о. автотранспорт
1986	1100	450 (41%)	650 (59%)
1994	1285	227 (18%)	1058 (82%)
1995	1828	186 (10%)	1642 (90%)
1996	1845	177 (10%)	1668 (90%)
1997	1852	152 (8%)	1700 (92%)
1998	1569	141 (9%)	1428 (91%)
1999	1577	129 (8%)	1448 (92%)
2000	1625	111 (7%)	1514 (93%)
2001	1885	108 (6%)	1777 (94%)
2002	1328	93 (7%)	1235 (93%)
2003	1169	97 (8%)	1072 (92%)
2004	1138	91 (8%)	1047 (92%)
2005	1084	81 (8%)	1003 (92%)

др., 2007). Таким образом, ныне загрязнение атмосферного воздуха в городе на 92-94 % обусловлено выбросами передвижных источников – автотранспорта (табл. 2.1). В выбросах автомобилей 73% составляет оксид углерода, 14% – оксиды азота, 12% – углеводороды (Государственный доклад...2004). Кроме того, в результате стирания автомобильных шин о дорожное покрытие от каждого эксплуатируемого автомобиля в атмосферу города ежегодно поступает 5–8 кг резиновой пыли (Справочник..., 2005). Даже если в городе постоянно работает треть автомобильного парка, то за год накопление этой резиновой пыли превысит 5 тысяч тонн, а если ее собрать для утилизации, то для транспортировки потребуется более 1 тысячи грузовиков средней грузоподъемности или 3 грузовика ежедневно.

Структурные изменения состава выбросов в атмосферный воздух связаны как с резким ростом численности автотранспорта, так и с сокращением объема производства вследствие экономического кризиса, банкротства многих предприятий, изменения структуры используемого в теплоэнергетике топлива в пользу природного газа, использования на ряде предприятий технологий, менее опасных для окружающей среды, выведения некоторых производств за пределы Москвы.

Территория Москвы в отношении экологической ситуации, главным образом состояния воздушной среды, может анализироваться как на региональном, так и на локальном уровнях. В первом случае Москва, с одной стороны, выступает как единый крупнейший источник загрязнения для прилегающих к ней районов, воздействие которого простирается на несколько десятков километров от города в толще воздуха до 200 м от поверхности (Обухов, 1982), с другой – ее обширная площадь подвержена влиянию трансграничного переноса, главным образом с запада и северо-запада. А в регионах, расположенных в названных направлениях также значительно изменилась экологическая ситуация. Это связано и с экономическим спадом в соседних областях и странах ближнего зарубежья, и с эффективностью мер, принятых в 1960–1980-х правительствами стран Западной Европы для улучшения качества воздуха, предотвращения кислых (кислотных) осадков. В результате как значительного снижения выбросов от стационарных источников в Москве и соседних регионах, так и изменения свойств воздушных масс, поступающих в город с запада

**Таблица 2.2.** Среднегодовые величины кислотности (pH) осадков на Метеорологической обсерватории Московского государственного университета с 1980 по 2002 г. (Еремина, 2004)\*.

Год	pH								
1980	5.0	1985	5.1	1990	4.9	1995	5.3	2000	5.2
1981	5.1	1986	4.7	1991	4.8	1996	4.8	2001	5.6
1982	4.6	1987	4.2	1992	5.1	1997	5.2	2002	6.2
1983	4.7	1988	4.9	1993	5.0	1998	5.0		
1984	5.0	1989	4.9	1994	5.2	1999	5.3		

\* – величины pH определены автором с графического рисунка мелкого масштаба в указанном источнике

и северо-запада, в Москве к началу 2000-х годов значительно изменилась величина кислотности выпадающих осадков (табл. 2.2).

Кислотными называют атмосферные осадки, величина рН проб которых  $< 5.0$ , ибо углекислый газ атмосферы и ряд кислотообразующих веществ естественного происхождения могут понижать величину рН незагрязненных осадков до 5.0 (Еремина, 2004; Справочник..., 2005). Данные табл. 2.2 свидетельствуют, что с 1997 г. на территории Москвы кислотные осадки были редки, а в 2002 г. их не было совсем (Еремина, 2004).

Понятие «загрязнение» в экологической интерпретации имеет санитарно-гигиеническое происхождение, поскольку его употребление, прежде всего, связано со

**Таблица 2.3.** Значения ( $мг/м^3$ ) ПДК<sub>мр</sub>, ПДК<sub>сс</sub>, ОБУВ и код наиболее часто измеряемых ингредиентов согласно Общероссийскому классификатору ингредиентов выбросов вредных веществ, класс их опасности

Код	Вещество	Класс опасности	ПДК <sub>мр</sub>	ПДК <sub>сс</sub>	ОБУВ
301	Азота диоксид	2	0,085	0,04	
303	Аммиак	4	0,2	0,04	
602	Бензол	2	0,3	0,1	
703	Бенз(а)пирен	1		0,1	
110	Ванадий пятиокись	1		0,02	
616	Ксилол	3	0,2	0,2	
326	Озон	1	0,16	0,03	
183	Ртуть металлическая	1		0,0003	
328	Сажа	3	0,15	0,5	
184	Свинец и его соединения	1		0,0003	
185	Свинец сернистый	1		0,0017	
192	Тетраэтилсвинец				0,000003
330	Сернистый ангидрид (серы диоксид)	3	0,5	0,05	
332	Серы хлорид				0,01
333	Сероводород	2	0,008	-	
334	Сероуглерод	2	0,03	0,005	
329	Селена диоксид	1	0,1	0,05	
621	Толуол	3	0,06	0,6	
337	Углерода оксид	4	5	3	
1071	Фенол	2	0,01	0,003	
1325	Формальдегид	2	0,035	0,003	
325	Хром шестивалентный	1	0,0015	0,0015	
2901	Пыль древесная				0,1
2907	Пыль неорганическая	3	0,15	0,05	
2918	Пыль цементного производства	3		0,02	
304	Оксид азота	3	0,4	0,06	
401	Углеводороды суммарные	4	5.	1,5	0
410	Метан	-	50		50
616	Ксилол	3	0,2	0,2	
620	Стирол	2	0,04	0,002	
627	Этилбензол	3	0,02	0,02	
708	Нафталин	4	0,003	-	
2902	Взвешенные вещества	3	0,5	0,15	
342	Фтористые соединения газообразные (фтористый водород)	2	0,02	0,005	

здоровьем человека. Постепенно оно стало иметь более широкое толкование, и ныне загрязнением принято считать поступление в природную среду веществ разного происхождения в количестве, вызывающем неблагоприятное воздействие на состояние живых организмов разных таксономических групп и биогеоценозов в целом, а также на материалы, оборудование, здания, сооружения. В цитированном во Введении Законе об охране окружающей среды загрязнение определяется как «поступление в окружающую среду вещества и (или) энергии, свойства, местоположение или количество которых оказывают негативное воздействие на окружающую среду», а загрязнителем среды считается «вещество или смесь веществ, количество и (или) концентрация которых превышают установленные для химических веществ, в том числе радиоактивных, иных веществ и микроорганизмов нормативы и оказывают негативное воздействие на окружающую среду» (ст.1).

Таким образом, загрязнением обозначают процесс поступления в среду различных веществ после того, как их содержание в среде достигает некоторой нормируемой критической величины – предельно допустимой концентрации (ПДК), превышение которой негативно проявляется на деятельности обитателей Земли. Нормирование осуществляют государственные органы.

Для оценки степени загрязнения атмосферы используют следующие гигиенические критерии качества воздуха:

**ПДК (предельная допустимая концентрация) загрязняющего вещества в атмосферном воздухе** – концентрация, не оказывающая в течение всей жизни прямого или косвенного неблагоприятного действия на настоящее или будущее поколения, не снижающая работоспособности человека, не ухудшающая его самочувствия и санитарно-бытовых условий жизни.

**ПДК<sub>мр</sub>** – предельно допустимая максимальная разовая концентрация химического вещества в воздухе населенных мест, мг/м<sup>3</sup>. Эта концентрация при вдыхании в течение 20–30 мин не должна вызывать рефлекторных реакций в организме человека.

**ПДК<sub>сс</sub>** – предельно допустимая среднесуточная концентрация химического вещества в воздухе населенных мест, мг/м<sup>3</sup>. Эта концентрация не должна оказывать на человека прямого или косвенного вредного воздействия при неопределенно долгом (годы) вдыхании.

**ОБУВ** – ориентировочно-безопасный уровень воздействия (ОБУВ) мг/м<sup>3</sup>, используемый при отсутствии ПДК

**Класс опасности** – показатель, характеризующий степень опасности для человека веществ, загрязняющих атмосферный воздух. Вещества делятся на следующие классы опасности:

- 1 класс – чрезвычайно опасные;
- 2 класс – высоко опасные;
- 3 класс – опасные;
- 4 класс – умеренно опасные.

**ИЗА** – комплексный индекс загрязнения атмосферы, учитывающий несколько примесей, представляющий собой сумму концентраций выбранных загрязняющих веществ (в долях ПДК), деленную на количество рассматриваемых ингредиентов.

С января 2007 г в распространяемой Гидрометеослужбой официальной информации (Ованесянц и др., 2007) качество воздуха в Москве характеризуют по таким показателям как стандартный индекс (СИ) – наибольшая измеренная за короткий

период времени концентрация примесей, деленная на  $\text{ПДК}_{\text{МР}}$ , и наибольшая повторяемость ( $\text{НП, \%}$ ) превышения  $\text{ПДК}_{\text{МР}}$ . Уровень загрязнения воздуха оценивают по четырем градациям значений СИ и НП:

- низкий – при СИ = 0–1, НП = 0%;
- повышенный – при СИ = 2–4, НП = 1–19%;
- высокий – при СИ = 5–10, НП = 20–49%;
- очень высокий – при СИ > 10, НП > 50% .

Если СИ и НП попадают в разные градации, то уровень загрязнения воздуха оценивают по наибольшему значению из этих двух показателей (Ованесянц и др., 2007). Согласно официальной информации, ежемесячно публикуемой в журнале «Метеорология и гидрология», на большей части территории города уровень загрязнения воздуха постоянно характеризуется как повышенный, а в отдельных его частях (Нагатино, Верхние Котлы и другие) как высокий и очень высокий.

Поскольку в сообщаемой средствами массовой информации сведениях о состоянии воздуха в городе сообщают об уровнях ПДК различных веществ, в таблице 2.3 показаны величины концентрации наиболее часто измеряемых ингредиентов воздуха, соответствующие принятым в настоящее время ПДК.



Рис. 2.2. Сеть наблюдательных станций ГПУ Мосэкомониторинг (<http://www.mosecom.ru>).

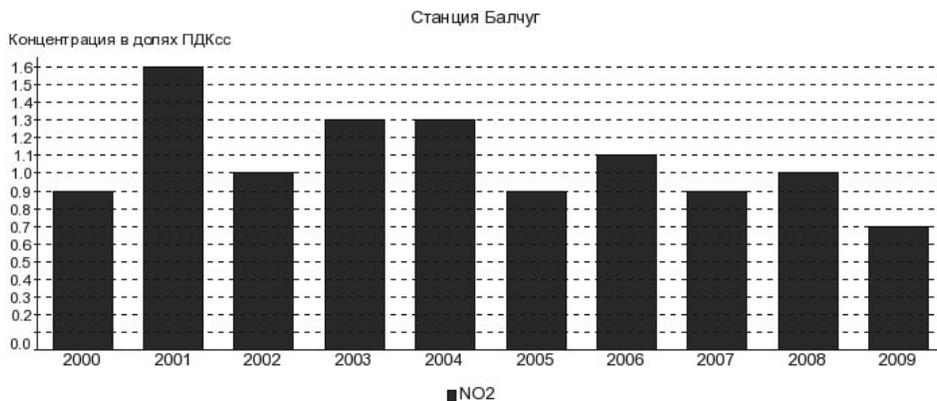


Рис. 2.3. Динамика среднегодовой концентрации двуоксида азота в центре Москвы (станция Балчуг) (<http://www.mosecom.ru>).

По данным государственного природоохранного учреждения «Мосэкомониторинг», основанном на результатах наблюдений на сети автоматизированных станций (рис. 2.2), уровень загрязнения атмосферного воздуха в городе в последние годы оценивается как высокий. Индекс загрязнения атмосферы (ИЗА) в 2003 г. составлял 12.3 (стандартная величине ИЗА=5.0). Наибольшее его загрязнение зафиксировано в Южном, Юго-Восточном и Центральном административных округах. Атмосферный воздух города наиболее загрязнен оксидами азота, бенз(а)пиреном, аммиаком, формальдегидом. Средняя за год концентрация диоксида азота в целом по городу в 2003 г. составляла 1.6 ПДК, бенз(а)пирена – 2.8 ПДК, фенола – 1.3 ПДК, формальдегида – 2.3 ПДК (Государственный доклад...2004).

Годовой ход примесей в воздухе характеризуется летним максимумом аммиака и формальдегида и весенне-осенним максимумом диоксида и оксида азота, при этом концентрация оксидов азота составляют 2.8-3.5 ПДК, а концентрация оксида углерода ПДК не превышает. В последние годы отмечается стабилизация содержания оксидов азота в городской атмосфере (рис. 2.3).

### 3. Лишайники территории города Москва (в пределах МКАД)

#### 3.1. Видовой состав лишайников в период до 1988 г.

Автор начал изучение лишайнобиоты города Москва (в пределах МКАД) в 1988 г. До этого времени основные сборы лишайников, проведенные на современной территории города, за некоторыми исключениями, были сделаны в то время, когда местности, в которых проводилось коллекционирование лишайников, в черту города не входили. Составленный мною список лишайников, найденных в разное время до 1988 г. на территории Москвы в пределах МКАД (Бязров, 1996), был основан на опубликованных данных [(Анненков) Annencoff, 1849, 1850, 1851; Буткевич, 1985; Голубкова, 1962, 1966; Доктуровский, 1905; Elenkin, 1901, 1904а, Еленкин, 1904б, 1906, 1907, 1911; Петров, 1909; Слука, Абрамова, 1984], а также результатах изучения коллекций гербариев Московского университета им. М.В. Ломоносова и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Он включал 72 вида [знаком \*отмечены виды, представители которых автор не встретил при сборе данных о составе лишайнобиоты Москвы в 1988–1991 гг.; синонимы указаны для видов, приведенных в книге Н.С. Голубковой (1966) и последующих публикациях других авторов под иными названиями]:

\**Anaptychia ciliaris* (L.) Kцгб. – Богородское, Кунцево, Сокольники, Царицыно; \**Bryoria implexa* (Hoffm.) Brodo and D. Hawksw. = (*Alectoria implexa* (Hoffm.) Nyl.) – Сокольники; \**Buellia punctata* (Hoffm.) A.Masal. = (*Amandinea punctata* (Hoffm.) Sorpins et Scheid.) – Петровско-Разумовское; *Caloplaca cerina* (Ehrh.ex Hedw.) Th.Fr.- Лосиный остров; *C. citrina* (Hoffm.) Th.Fr. – Петровско-Разумовское; *C. holocarpa* (Hoffm.ex Ach.) A.E.Wade = (*C. pyracea* (Ach.) Th.Fr.) – Сокольники, Царицыно; \**Candelaria concolor* (Dicks.) Stein. – Петровско-Разумовское, Сокольники; *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Мьлл. Arg. – Петровско-Разумовское; Сокольники; \**C. xanthostigma* (Ach.) Lettau = (*C. vitellina* (Hoffm.) Мьлл.Arg. var.*xanthostigma*) – Петровско-Разумовское, Сокольники; \**Cetraria islandica* (L.) Ach. – Богородское, Ходынское поле, Хорошево; \**Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W.L.Culb.and C.F.Culb. = (*Parmelia cetrarioides* (Duby) Nyl.) – Царицыно; \**Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb. = (*Cladonia silvatica* auct.) – Кунцево, Кусково, Сокольники, Царицыно; \**C. portentosa* (Duf.) Follm. = (*Cladonia impexa* Harm. ssp.*spumosa* Флцрке) – Москва?; \**C. rangiferina* (L.) Nyl. = (*Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg. – Богородское; *Cladonia cariosa* (Ach.) Spreng.- Екатеринбург; *C. chlorophaea* (Флцрке ex Sommerf.) Spreng. – Лосиный остров, ТСХА, Ясенево; *C. coniocraea* (Флцрке) Spreng.– Кусково, Лосиный остров, Останкино; *C. fimbriata*(L.) Fr.– Богородское, Кунцево, Кусково, Останкино, Сокольники, Царицыно; \**C. macilenta* Hoffm. ssp. *macilenta* = (*C. bacillaris* (Leight.) Arnold) – Лосиный остров; \**C. parasitica* (Hoffm.) Hoffm.– ТСХА; \**C. pyxidata* (L.) Hoffm.– Воробьевы горы; \**C.ramulosa* (With.)J.R.Laundon = (*C. pityrea* (Флцрке) Fr.) – Лосиный остров; \**C.squamosa* Hoffm.- Богородское; \**C. subulata* (L.) Weber ex F.H.Wigg.=(*C. cornutoradiata* (Vain.) Zopf f.*cornutoradiata*) – Коптево; \**C. turgida* Hoffm. – Кунцево; \**Dibaes baeomyces* (L.fil.)

Rambold and Hertel = (*Baeomyces roseus* Pers.) – Кунцево, Ходыньское поле; *Evernia prunastri* (L.) Ach.- Богородское, Кунцево, Сокольники, Царицыно; *\*Flavoparmelia caperata* (L.) Hale = (*Parmelia caperata* (L.) Ach.) – Кунцево, Царицыно; *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.- Богородское, Кунцево, Лосиный остров, Сокольники, ТСХА, Царицыно; *\*Lecania dubitans* (Nyl.) A.L.Sm.= (*L. dimera* (Nyl.) Th. Fr.) –Cr- Кунцево; *\*Lecanora albella* (Pers.) Ach. = [*L. pallida* (Schreb.) Rabenh.var. *cinerella*] – Востряково; *L. albelula*(Nyl.) Th.Fr. = [*L. piniperda* Korb.; *L. glauccella* (Flot.) Nyl.] – Сокольники; *L. allophana* Nyl.-Cr- Богородское, Востряково, Петровский парк, Сокольники; *\*L. carpinea* (L.) Vain.– Кунцево, Сокольники, Петровско-Разумовское; *\*L. intumescens* (Rebent.) Rabenh.– Востряково; *\*L. rugosella* Zahlbr.– Сокольники; *L. symmicta* (Ach.) Ach. = (*Lecidea symmicta* (Ach.) Ach.=*Biatora symmicta* Ach.) – Петровско-Разумовское, Сокольники; *L. umbrina* (Ach.) A. Massal.– Сокольники; *Lecidella euphorea* (Florke) Hertel = (*Lecidea glomerulosa* (DC.) Steud.) – Сокольники; *Lepraria incana* (L.) Ach.= (*L. aeruginosa* auct.) – Лосиный остров; *\*Melanelia olivacea* (L.) Essl.= (*Parmelia olivacea* (L.) Ach.) – Богородское, Востряково, Кунцево, Царицыно; *\*Opegrapha varia* Pers.= (*O. diaphora* Ach.) – Москва?; *\*Parmelia saxatilis* (L.) Ach. – Богородское; *P. sulcata* Taylor – Кунцево, Сокольники, Царицыно; *\*Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale = (*Parmelia scortea* (Ach.) Ach., *P. tiliacea* Hoffm.) Ach.) – Петровско-Разумовское, парк ТСХА; *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl.- Петровский парк; *P. hyperopta* (Ach.) Arnold – с.Всехсвятское, Сокольники; *\*Peltigera canina* (L.) Willd. – Богородское, Воробьевы горы; *\*P. didactyla* (With.) J.R.Laundon = (*P. spuria* (Ach.) DC. f.*spuria*) – Воробьевы горы; *\*P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln.= (*P. aphthosa* (L.) Willd. f. *variolosa* A. Massal.) – Кунцево; *\*P. polydactyla* (Neck.) Hoffm.– Богородское; *\*P. praetextata* (Florke ex Sommerf.) Zopf = (*P. canina* (L.) f. *subcanina* (Gyeln.) Oxn.) – Москва?; *\*P. rufescens* (Weiss) Humb.– Кунцево; *\*P. venosa* (L.) Hoffm.- Москва; *\*Pertusaria albescens* (Huds.) M.Choisy and Werner = (*P. globulifera* (Turner) A.Massal.) – Кунцево; *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg = (*Physcia ciliata* (Hoffm.) Du Rietz) – Востряково; *P. orbicularis* (Neck.) Moberg = (*Physcia virella* (Ach.) Flagey) – Петровско-Разумовское; *Physcia aipolia* (Ehrh.ex Humb.) Furnr.- Востряково, Лосиный остров; *\*P. dubia* (Hoffm.) Lettau = (*P. teretiuscula* (Ach.) Lyngé) – Петровско-Разумовское; *P. stellaris* (L.) Nyl. – Богородское; *\*P. tenella* (Scop.) DC. in Lam. and DC.= (*P. hispida* auct.) – Петровско-Разумовское; *P. tribacia* (Ach.) Nyl.– Сокольники; *\*Physconia distorta* (With.) J.R.Laundon = (*Physcia pulverulenta* (Hoffm.) Furnr.) – Воробьевы горы, Востряково, Кусково, пос. Мещерских, Петровско-Разумовское, Сокольники, Царицыно; *P. grisea* (Lam.) Poelt = (*Physcia grisea* (Lam.) Zahlbr.) – Воробьевы горы; *\*Ramalina pollinaria* (Westr.) Ach. – с.Всехсвятское, Кунцево, Петровско-Разумовское; *\*Stereocaulon tomentosum* Fr. – Богородское, Кунцево; *\*Strangospora moriformis* (Ach.) Stein.= (*Biatorella moriformis* (Ach.) Th. Fr.) – Петровский парк, Петровско-Разумовское; *\*Usnea hirta* (L.) Weber ex F.H.Wigg.- Богородское, Царицыно; *Vulpicida pinastris* (Scop.) J.-E. Mattsson and M.J.Lai = (*Cetraria pinastris* (Scop.) Gray) – Богородское, Сокольники; *\*Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr.= (*X. lychnea* (Ach.) Th.Fr.) – Сокольники; *X. parietina* (L.) Th.Fr.- Богородское, Кунцево, Нескучный сад, Сокольники, Царицыно; *X. polycarpa* (Hoffm.) Th.Fr. ex Rieber – Воробьевы горы, с. Всехсвятское, Петровско-Разумовское, Ходыньское поле.

Позднее этот список видов лишайников, встреченных на территории Москвы до 1988 г., по литературным и фондовым материалам был дополнен А.В. Пчелкиным

(1998б, 2003) – \**Cladonia botrytes* (K.G.Hagen) Willd., \**C. foliacea* (Huds.) Willd., \**C. furcata* (Huds.) Schrad., \**Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.= (*Sticta pulmonacea* L.), \**Ramalina farinacea* (L.) Ach. и Г.Э.Инсаровым и Е.Э.Мучник (2007) – *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd., *Chaenotheca furfuracea* (L.) Tibell [= *Coniocybe furfuracea* (L.) Ach.], *Ch. stemonea* (Ach.) Mull.Arg., *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo [= *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda], *Cladonia coccifera* (L.) Willd., *C. digitata* (L.) Hoffm., *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach.= (*L. pinastri* H. Magn.), *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl.= [*Parmelia exasperatula* Nyl.; *P. papulosa* (Anzi) Vain.], *M. subaurifera* (Nyl.) Essl.= [*Parmelia subaurifera* Nyl.], *Mycobilimbia hypnorum* (Lib.) Kalb & Hafellner = [*Biatora sanguineoatra* (Wulf.) Tuck.; *B. fusca* (Schaeer.) Stein.], *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., \**P. malacea* (Ach.) Funk., \**Physconia enteroxantha* (Nyl.) Poelt [= *Physcia pulverulacea* (Hoffm.) Elenk. var. *leucoleptes* Tuck. f. *isidiosa* Elenk.], *Placyntiella uliginosa* (Schrad.) Coppins & P.James [= *Biatora uliginosa* (Schrad.) Fr.], *Platismatia glauca* (L.) W.L.Culb. et C.F.Culb. [= *Cetraria glauca* (L.) Ach.], *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf [= *Evernia furfuracea* (L.) Monn.], \**Usnea florida* (L.) Weber ex F.H.Wigg., \**U. glabrescens* (Nyl.ex Vain.) Vain., *U. subfloridana* Stirt.= (*U. comosa* ssp. *similis* Mot.). Однако уместно отметить, что из 19 видов, дополненных Г.Э. Инсаровым и Е.Э. Мучник (2007), представителей большинства их в пределах МКАД до 1988 г. не находили – образцы 9 видов (*Buellia disciformis*, *Chaenotheca stemonea*, *Lecanora pulicaris*, *Melanelia exasperatula*, *M. subaurifera*, *Peltigera aphthosa*, *Platismatia glauca*, *Pseudevernia furfuracea*, *U. subfloridana*) И. П. Петров собрал в Черкизово на Клязьме, т.е. в Пушкинском районе Московской области. Представителей 4-х видов (*Chaenotheca furfuracea*, *Cladina stellaris*, *Cladonia coccifera*., *C. digitata*) Н.А. Комарницкий и Титов собрали в Котельниках (ныне город областного подчинения восточнее Москвы). Два вида (*Mycobilimbia hypnorum* и *Placyntiella uliginosa*) были найдены в Крюково, т.е. на современной территории Зеленограда, до которого от МКАД на северо-запад более 20 км. Названные 15 таксонов в данной работе я исключаю из перечня видов лишайников, зафиксированных на территории Москвы до 1988 г.

## 3.2. Результаты исследований в 1988-1991 гг.

### 3.2.1 Методика сбора материала

Для выявления особенностей распространения лишайников в качестве картографической основы была использована изданная в 1989 г. карта Москвы масштаба 1:38000 или в 1 дюйме 1 км. Территория города на этой карте была покрыта сетью квадратов размером 1 × 1 км, общее число которых составило 908. В каждом таком квадрате были осмотрены от 100 до 400 стволов деревьев и кустарников, поверхности других субстратов – почва, древесина, мраморные или гранитные монументы, надгробия во дворах и лесопарках, вдоль улиц, на территориях кладбищ и предприятий, в садах, парках, на берегах различных водотоков и водоемов. Деревья обследовались от основания до высоты 2.5 м, как пряморастущие, так искривленные и наклоненные, и наличие лишайников фиксировалось на всей видимой поверхности ствола. Одновременно отмечалось покрытие (%) слоевищами каждого вида обсле-

дованной поверхности субстрата. Средние показатели покрытия и встречаемость определялись относительно всего числа обследованных в квадрате стволов деревьев независимо от наличия (или отсутствия) на них слоевищ лишайников.

Идентификация лишайников проведена традиционными для лихенологии методами с использованием соответствующего руководства (Голубкова, 1966). Номенклатура лишайников уточнена на основе сведений, опубликованных в Интернете.

Помимо изучения видового состава лишайников и картографирования их распространения, для выявления воздействия городских условий был использован и метод трансплантации слоевищ из относительно чистого района Подмосковья на территорию города. Для этого в окрестностях платформы 73 км Рижской железной дороги в лесу со стволов березы вместе с субстратом были отобраны талломы *Hypogymnia physodes* диаметром около 5 см. Они были прикреплены к специально изготовленным фанерным щитам, которые были размещены в 10 различных точках города, а также в лесу в месте отбора образцов для трансплантации. Предполагалось через определенные промежутки времени снимать с этих щитов по 10 слоевищ и подсчитывать на 10 поперечных срезах каждого таллома с помощью микроскопа долю поврежденных водорослевых клеток, а также определить содержание нескольких элементов в каждом слоевище. К сожалению, из-за вандализма отдельных представителей населения города и области большинство щитов с трансплантатами было довольно быстро уничтожено. Дольше других (около 8 месяцев) экспонировались слоевища в центре города, во дворе здания бывшего музея М.И.Калинина между Библиотекой им. В.И.Ленина и Боровицкой башней Кремля. Более 4 месяцев экспонировались талломы в массиве Лесной опытной дачи ТСХА примерно в 9 км на СЗ от Кремля. Из-за вандализма неудачей закончился и эксперимент с трансплантацией лишайников на территорию Москвы и у А.В. Пчелкина (<http://www.lichenhouse.narod.ru/000/index.htm>)

### **3.2.2. Особенности распространения лишайников в городе Москва в 1988–1991 гг.**

В пределах МКАД мною в 1988–1991 гг было обследовано 908 квадратов (Бязров, 1994). На деревьях (кора, древесина) были встречены представители 43 видов лишайников (табл. 3.1). Кроме того, один вид (*Cladonia cariosa*) был обнаружен на нарушенной поверхности почвы, а три вида (*Caloplaca citrina*, *Lecanora muralis*, *L. umbrina*) – на надгробных плитах старых монастырских кладбищ и на памятниках дворцовых парков. Двадцать из этих видов ранее для территории Москвы в пределах МКАД не указывались.

В 1988–1991 гг. не удалось обнаружить представителей 53 из 81 видов, ранее отмечавшихся на территории Москвы в пределах МКАД и перечисленных в предыдущем (3.1) параграфе, т.е.65%. Совсем не встретились лишайники таких жизненных форм как листоватые широколопастные ризоидальные, бородавчато- или чешуйчато-кустистые кустисто-разветвленные, листовато-кустистые повисающие, кустистые прямостоячие. Исчезло три четверти видов кустистых повисающих лишайников. Если слоевища ряда видов, возможно, были мною пропущены (*Cladonia macilentata*, *C. pyxidata*, *C. subulata*), то отсутствие остальных видов представляется закономерным. Практически все сборы лишайников на обследованной территории

**Таблица 3.1.** Встречаемость (% квадратов от общего числа квадратов) лишайников в пределах Московской кольцевой автодороги (МКАД), Окружной железной дороги (ОЖД), Садового кольца (СК) и Бульварного полукольца (БК), Центрального (Ц), Северо-Западного (СЗ), Северного (С), Северо-Восточного (СВ), Восточного (В), Юго-Восточного (ЮВ), Южного (Ю), Юго-Западного (ЮЗ) административных округов Москвы в 1988–1991 гг.

Вид	МКАД	ОЖД	СК	БК	Ц	СЗ	С	СВ	В	ЮВ	Ю	ЮЗ	З
<i>Caloplaca cerina</i>	1.5	-	-	-	-	1.3	-	2.0	5.6	-	0.8	-	3.3
<i>C. citrina</i>	1.5	0.5	-	-	1.5	-	-	1.0	0.8	-	0.8	-	-
<i>C. holocarpa</i>	1.8	-	-	-	-	-	-	1.0	7.4	-	-	2.1	3.3
<i>Candelariella vitellina</i>	3.2	0.4	-	-	-	1.3	-	3.0	1.4	0.8	3.2	5.4	11.5
<i>Cetraria sepincola</i> **	2.6	0.4	-	-	-	7.4	-	2.0	2.2	-	0.8	3.2	5.5
<i>Cladonia caespitica</i> **	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.8	-	-
<i>C. cariosa</i>	0.1	0.4	-	-	-	-	-	-	0.8	-	-	-	-
<i>C. chlorophaea</i>	2.9	-	-	-	-	3.7	9.3	1.0	7.4	0.8	0.8	-	0.8
<i>C. coniocraea</i>	17.4	7.7	-	-	-	21.7	7.2	13.6	40.2	9.1	6.9	24.8	19.7
<i>C. digitata</i> **	0.9	0.4	-	-	-	-	-	1.0	5.6	-	-	-	-
<i>C. fimbriata</i>	12.2	-	-	-	-	16.6	7.2	10.8	30.0	5.9	3.2	14.4	13.6
<i>C. ochrochlora</i> **	1.2	-	-	-	-	4.8	-	-	-	-	3.2	-	3.3
<i>Evernia prunastri</i>	0.2	-	-	-	-	1.3	-	-	-	-	-	-	0.8
<i>Graphis scripta</i> **	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	-
<i>Hypocnemomyce scalaris</i> **	3.4	0.4	-	-	-	2.6	-	4.0	14.0	3.4	-	-	0.8
<i>Hypogymnia physodes</i>	25.7	15.0	-	-	2.9	46.5	22.8	22.9	42.1	12.8	11.1	33.3	30.6
<i>Lecanora allophana</i>	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.1	-
<i>L. hagenii</i> **	8.4	4.7	-	-	2.9	3.7	7.2	6.0	5.6	0.8	9.4	11.4	21.0
<i>L. muralis</i> **	1.5	0.5	-	-	1.5	-	-	0.8	0.8	-	0.8	-	-
<i>L. piniperda</i>	0.7	-	-	-	-	4.8	-	2.0	-	-	-	-	0.8
<i>L. symmicta</i>	0.7	0.9	-	-	-	1.5	5.0	-	-	-	-	-	-
<i>L. umbrina</i>	1.5	0.5	-	-	1.5	-	-	1.0	0.8	-	0.8	-	-
<i>L. varia</i>	8.4	4.7	-	-	2.9	3.5	6.9	5.7	5.3	0.8	9.1	11.1	20.9
<i>Lecidea erythrophaea</i> **	1.8	0.9	-	-	-	1.5	-	-	-	-	2.6	5.0	5.2
<i>Lecidella euphorea</i>	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.0	-
<i>Lepraria incana</i>	9.1	-	-	-	-	10.5	4.0	5.7	14.0	5.0	6.5	15.1	12.7
<i>Melanelia exasperata</i> **	0.2	-	-	-	-	1.5	-	-	-	-	-	-	1.6
<i>M. exasperatula</i> **	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.8	-	-
<i>Opegrapha atra</i> **	10.0	0.4	-	-	-	7.0	1.0	4.0	20.0	-	6.5	17.2	19.7
<i>O. rufescens</i> **	0.8	1.3	-	-	-	-	2.0	1.0	11.0	3.4	-	-	-
<i>Parmelia sulcata</i>	38.8	23.6	3.2	-	10.3	53.5	36.6	35.5	55.3	18.4	22.2	45.4	49.2
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	2.6	-	-	-	-	12.8	-	-	5.9	-	-	3.0	4.5
<i>P. hyperopta</i>	0.2	0.9	-	-	-	-	2.0	-	-	-	-	-	-
<i>Phaeophyscia ciliata</i>	0.7	-	-	-	-	2.5	-	1.0	-	-	-	-	2.2
<i>P. nigricans</i> **	1.2	0.9	-	-	1.5	-	1.0	2.0	-	-	1.6	-	3.0
<i>P. orbicularis</i>	47.4	38.2	35.5	58.3	41.2	67.5	42.8	50.5	43.5	24.0	36.0	54.5	68.7
<i>Physcia aipolia</i>	0.4	-	-	-	-	1.3	-	-	-	-	-	2.0	0.8
<i>P. caesia</i> **	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.8	-	-
<i>P. stellaris</i>	54.7	21.5	-	-	16.2	73.5	31.8	39.0	66.4	26.5	53.0	74.0	83.6
<i>P. tribacia</i>	0.8	-	-	-	-	1.5	-	-	-	-	0.8	-	5.2
<i>Physconia grisea</i>	1.4	1.3	-	-	1.5	1.5	4.0	3.0	-	-	0.8	-	3.7
<i>Scoliosporum chlorococcum</i> **	38.4	16.0	-	-	5.9	52.5	26.0	35.7	29.6	7.2	34.6	77.7	68.7
<i>Tuckermanopsis chlorophylla</i> **	0.3	-	-	-	-	1.3	1.1	2.0	-	-	-	-	-
<i>Vulpicida pinastri</i>	7.9	2.6	-	-	-	8.4	-	6.0	13.5	1.6	2.0	22.2	12.0
<i>Xanthoria fallax</i> **	0.3	-	-	-	-	-	-	-	1.5	-	-	-	0.8
<i>X. parietina</i>	6.6	0.4	-	-	-	3.8	-	4.0	14.0	0.8	4.0	7.2	16.6
<i>X. polycarpa</i>	0.3	-	-	-	-	1.5	-	-	-	-	0.8	-	1.6
Встречаемость всех видов	67.0	46.8	38.7	58.3	45.6	89.3	55.8	59.8	79.0	31.3	64.8	91.9	84.7
Число видов	47	25	2	1	10	31	18	29	27	16	29	22	32

Примечание: \*\* – виды, ранее 1988–1991 гг. не указываемые для территории Москвы

Москвы, исключая данные начала 1980-х (Слука, Абрамова, 1984; Буткевич, 1985), относятся к 19 и началу 20 столетий. Местности, где коллекционировались лишайники (Жунцево, Петровско-Разумовское, Троицкое, Царицыно, Петровский парк, Сокольники и др.), в то время в черту города не входили или были его самыми дальними окраинами. Здесь еще можно было нередко встретить старые не вытоптанные естественные леса. Например, судя по этикеткам одного из основных коллекторов московских лишайников И.П. Петрова (значительнейшая часть его сборов хранится в гербарии МГУ), в 1910 г. у Ходынского поля находился сосновый бор, в напочвенном покрове которого была обильно представлена *Cetraria islandica*, можно было встретить *Dibaeae baeyomyces* = (*Baeyomyces roseus*). Сейчас эта территория занята жилыми домами, торговыми комплексами, спортивными сооружениями, а ранее здесь был аэродром. Население Москвы и пригородов было намного меньше, индустриализация территории была не столь высока, практически отсутствовал автомобильный транспорт и, соответственно, все с ним связанное (густая сеть дорог, мобильность населения, губительные выхлопы двигателей, нефтеперерабатывающий завод, и многое др.). Иной был образ жизни, иным было отношение к природе. Поэтому с удивлением узнаешь о находках в наши дни представителей таких заметных напочвенных макролишайников как виды родов *Cladina*, *Peltigera* или вид *Cetraria islandica*, поскольку во многих лесных участках, видимо, нет квадратного дециметра, по которому бы не ступала нога человека, а вытаптывание, как было показано ранее (1.14) весьма негативно действует на лишайники. Отсутствие нормально развитых слоевищ эпифитных лишайников родов *Bryoria*, *Usnea* и ряда других связано с сильным загрязнением воздушного бассейна столицы, поскольку представители этих родов отрицательно реагируют даже на незначительную примесь в воздухе таких загрязнителей как двуокись серы, оксиды азота, углерода и другие. И, конечно же, как причину исчезновения многих видов лишайников следует назвать уничтожение их местообитаний, застройку обширных площадей жилыми домами, предприятиями, прокладку дорог и др. Процесс этот продолжается и ныне.

В пределах МКАД в 1988–1991 гг. лишайники были найдены в 609 квадратах, что составляло примерно 67% от их общего числа (табл. 3.1). Встречаемость представителей конкретных видов гораздо меньше: *Physcia stellaris* зафиксирована в 497 квадратах, а *Cladonia cariosa* на почве, *Evernia prunastri*, *Graphis scripta* и ряд других на деревьях и кустарниках – всего лишь в 1–2 квадратах (табл. 3.1). Среднее число видов лишайников в квадрате несколько более трех при варьировании этого показателя от полного их отсутствия до 18 видов на деревьях Филевского парка на склоне правого берега Москвы=реки, однако треть территории города приходится на квадраты с 1–3 видами (рис. 3.1).

По мере удаления от центра города видовое разнообразие лишайников увеличивалось. Так, в пределах Бульварного полукольца встречен представитель одного вида (*Phaeophyscia orbicularis*), в пределах Садового кольца – 2 вида (плюс *Parmelia sulcata*), а в пределах Московской окружной железной дороги – 25 видов (табл. 3.1). В то же время на некоторых окраинах города (Капотня, Братеево, Дегунино) эпифитные лишайники тогда отсутствовали. В северной и южной половинах города отмечено по 40 видов лишайников, встреченных в 68 и 66% квадратов соответственно. Более заметны различия между западной и восточной частями города – 42 вида в 78% квадратов в западной и 33 вида в 56% квадратов в восточной. В северо-запад-

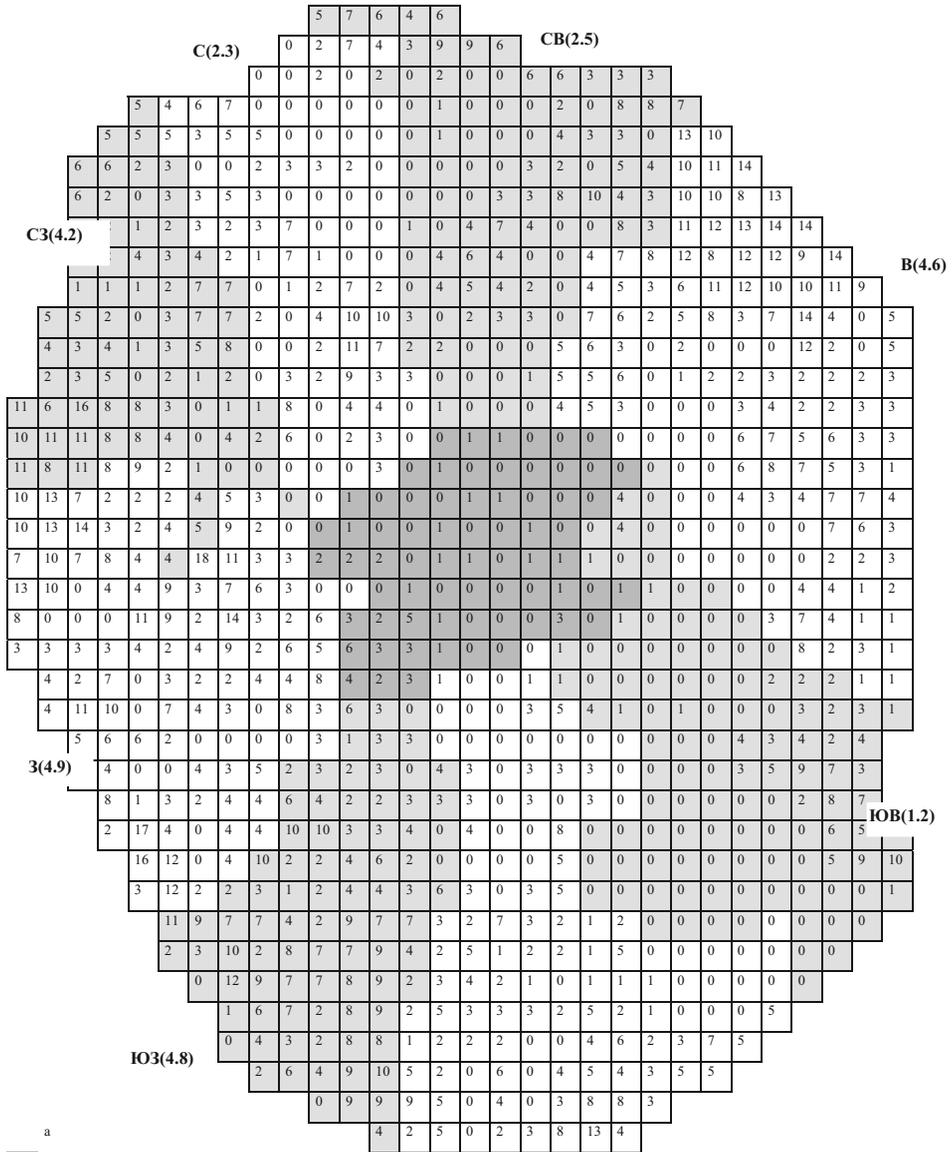


Рис.3.1. Число видов эпифитных лишайников в квадрате в 1988–1991 гг. (вслед за обозначением административного округа в скобках среднее число видов в квадрате; в Центральном округе среднее число видов в квадрате 0.8; для всей территории города среднее число видов в квадрате – 3.2); а – сторона квадрата 1 км.

Ю(2.3)

ном секторе города обнаружено 34 вида, встречаемость 70%, в юго-западном секторе – 32 вида, встречаемость 86%; по 29 видов в северо-восточном и юго-восточном секторах, встречаемость 65% и 49%, соответственно. Среди административных округов города наименьшее число видов лишайников было встречено в Центральном (10 видов), Юго-Восточном (16) и Северном (18), тогда как в Западном (32) и Северо-Западном (31) число видов в 2–3 раза было выше (табл. 3.1). При этом следует отметить, что показатель видового разнообразия Центрального округа “улучшен” территорией Лужников. Таким образом, по состоянию на начало 1990-х годов, юго-восточная часть города (от шоссе Энтузиастов до Варшавского), а также территория в пределах Садового кольца и примыкающих к нему кварталов были наименее благоприятны для поселения лишайников.

Наиболее пригодными для лишайников в городе территории в те годы были сохранившиеся крупные лесные массивы. Серебряный бор с Филевским парком, Лосиный остров, Битцевский лесопарк выделялись относительно большим видовым разнообразием растущих на деревьях лишайников (Бязров, 1994). Эти естественные лесные массивы можно назвать своеобразными рефугиумами эпифитной лишайниковой биоты, где еще в особых микроместообитаниях существовали условия для сохранения в черте города представителей ряда видов лишайников: *Graphis scripta*, *Evernia prunastri*, *Melanelia exasperata* и некоторых др. Отсюда же, в случае улучшения состояния воздушного бассейна в городе, лишайники могли продвинуться в районы, расположенные ближе к центру города. Такого рода подвижки были зафиксированы в Лондоне, Париже уже через несколько лет после введение в действие законов, направленных на улучшение состояния воздушного бассейна (Hawksworth, McManus, 1989; Letrouit-Galinou et al., 1992).

### **3.2.3. Картограммы загрязнения воздуха в городе, составленные на основе особенностей распространения эпифитных лишайников в 1988-1991 гг.**

Результаты картографирования распространения эпифитных лишайников по квадратам  $1 \times 1$  км стали основой для составления картограмм, отражающих экологическую ситуацию на территории города, главным образом качество воздушного бассейна. Территория Москвы в этом отношении может анализироваться как на региональном, так и на локальном уровнях. В первом случае Москва, с одной стороны, выступает как единый крупнейший источник загрязнения для прилегающих к ней районов, воздействие которого простирается на несколько десятков километров от города в толще воздуха до 200 м от поверхности (Обухов, 1982), с другой – ее обширная площадь подвержена влиянию трансграничного переноса, главным образом с запада и северо-запада. В локальном аспекте на территории Москвы неравномерно рассредоточено множество источников загрязнения в виде промышленных объектов различного назначения, автотранспорта и др., с той или иной степенью нагрузки на окружающую их городскую территорию. Поскольку расстояния между этими источниками часто невелики, во многих частях города наблюдается перекрестное воздействие нескольких источников. Представленные здесь материалы касаются локального уровня проблемы. При этом считаю необходимым оговорить, что

целями проведенного растрового картографирования распространения лишайников были изучение состава лишайнобиоты и особенностей распространения видов на обследованной территории, а не составление карты загрязнения воздуха по признакам лишайнобиоты. В последнем случае и методы сбора материала были бы ориентированы на решение этой задачи. Идея преобразовать полученные данные в карту, отражающую состояние воздуха, появилась позже, в ходе обсуждения результатов растрового картографирования на нескольких научных форумах.



Рис.3.2. Схема деления территории Москвы (материалы 1988–1991 гг.) по числу видов эпифитных лишайников на 1 кв. км: 1 – “лишайниковая пустыня” (0–1 видов), катастрофически опасные участки; 2 – критически опасные участки (2–5 видов); 3 – крайне опасные участки (6–10 видов); 4 – опасные участки (>10 видов); а – сторона квадрата 1 км.

Первым вариантом такого преобразования стала схема (рис. 3.2), составленная на основе сведений о числе видов эпифитных лишайников в квадрате-растре (Бязров, 1996а). Основанием для такой модификации были многочисленные свидетельства о прямой связи снижения видового разнообразия эпифитных лишайников с увеличением уровня загрязнения воздуха (Wetmore, 1988). Схема показывает, что “лишайниковая пустыня” в начале 1990-х простиралась почти сплошь с север-северо-запада через центр, где она заметно расширена, до крайнего юго-востока города. На нее приходилось более 40% территории города. Чуть более 38% площади занимали участки с крайне критическими условиями для лишайников, 17% – с критическими, и лишь 4.5% территории занимали участки с относительно умеренными условиями для лишайников, где число видов в квадрате более 11. Последние были сосредоточены главным образом на северо-востоке (Лосиный остров), западе (Себряный бор, Фили) и юго-западе города.

Следующим шагом преобразования результатов растрового картографирования распространения эпифитных лишайников стала схема, составленная с учетом отношения отдельных видов лишайников к загрязнению (Бязров и др., 1997; Максимова, Бязров, 2000). Известно, что реакция представителей разных видов на такое воздействие далеко не одинакова. Для некоторых регионов разработаны шкалы с разным числом классов, ранжирующих лишайники по чувствительности к загрязнению среды. Имеются обобщения опубликованных сведений по этой проблеме (Инсарова, Инсаров, 1989; Wirth, 1991). Как правило, количественные сведения о концентрации загрязнителей в среде, характеризующие шаги предлагаемых шкал, не указываются. Видимо, разработать шкалу чувствительности лишайников, ориентируясь на конкретные величины концентрации разных загрязнителей в среде, пока практически невозможно. С одной стороны, действие загрязнителя на организм зависит от других свойств среды, прежде всего влажности, температуры. С другой – загрязнителей чрезвычайно много, и наличие в среде других токсикантов может как усиливать негативное воздействие данного загрязнителя, так и ослаблять его. Поэтому при анализе видового состава встреченных на территории Москвы лишайников в отношении их чувствительности к загрязнению я ориентировался на качественную пяти-ранговую шкалу, базируясь как на материалах уже цитированных обобщений, так и опыте многолетней работы автора в разных регионах. Первый класс этой шкалы составили виды, толерантные к высокому уровню загрязнения. Это *Lecanora hagenii*, *Lepraria incana*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia stellaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*. Представители этих видов в Москве встречались относительно часто и во всех ее частях (табл. 3.1). Ко второму классу были отнесены виды, выдерживающие довольно высокий уровень загрязнения. Это *Caloplaca cerina*, *Candelariella vitellina*, *Lecanora varia*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia nigricans*, *Physcia tribacia*, *Physconia grisea*, *Xanthoria polycarpa*. Они встречались в городе реже, но также во всех его частях (табл. 3.1). Третий класс шкалы образовали виды, выдерживающие средний, достаточно ощутимый уровень загрязнения. Это *Caloplaca holocarpa*, *Cladonia coniocraea*, *C. fimbriata*, *Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora allophana*, *L. piniperda*, *Lecidea erythrophaea*, *Lecidella euphorea*, *Melanelia exasperatula*, *Phaeophyscia ciliata*, *Physcia aipolia*, *P. caesia*, *Xanthoria fallax*. Их представители встречались в Москве редко (табл. 3.1). Четвертый класс составили виды, выдерживающие умеренное загрязнение. Это *Cetraria sepincola*, *Cladonia*

*caespitica*, *C. chlorophaea*, *C. digitata*, *C. ochrochlora*, *Evernia prunastri*, *Graphis scripta*, *Lecanora symmicta*, *Melanelia exasperata*, *Opographa atra*, *O. rufescens*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Tuckermanopsis chlorophylla*, *Vulpicida pinastri*. Встречались они в городе, за некоторым исключением, единично (табл. 3.1) и главным образом в лесопарках. Лишайники, представляющие пятый класс наиболее чувствительных к загрязнению видов, на обследованной территории города в конце 1980-х – начале 1990-х годов автор не обнаружил.

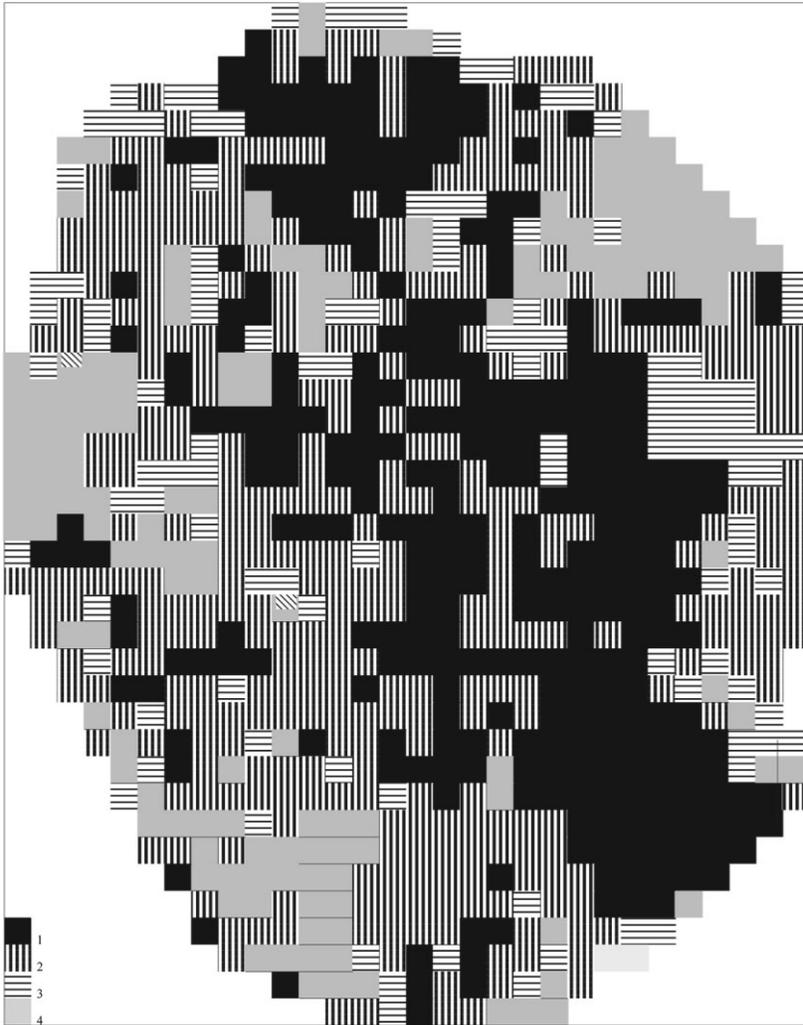


Рис.3.3. Схема деления территории Москвы (материалы 1988–1991 гг.) по присутствию в квадрате-растре лишайников определенного класса чувствительности: 1 – “лишайниковая пустыня”, катастрофически опасные участки; 2 – критически опасные участки; 3 – крайне опасные участки; 4 – опасные участки.

Схема деления города по степени загрязнения была составлена на основе присутствия в квадрате лишайников определенного класса чувствительности или толерантности (рис. 3.3). “Лишайниковая пустыня”, т. е. участки, где лишайники отсутствуют, отражала районы города с опасно высоким уровнем загрязнения. Она в те годы занимала почти 33% площади Москвы. Участки, где были представлены исключительно лишайники первого класса, т.е. наиболее толерантные к загрязнению виды, отражают очень высокий уровень загрязнения. Они занимали около 25% территории города, среднее число видов в квадрате 2.5. Участки, где наряду с представителями первого класса были отмечены лишайники также и второго класса чувствительности, но отсутствовали виды третьего и четвертого, отражают районы с высоким уровнем загрязнения. Это почти 13% площади города, среднее число видов в квадрате здесь около 4. Следующий выдел на схеме включил квадраты, в которых отмечены виды третьего класса чувствительности вместе с представителями первого и второго, но отсутствовали лишайники четвертого класса. Он отражает участки со средним уровнем загрязнения. На них приходилось также около 13% площади при среднем числе видов в квадрате 5.4. Последний выдел включал квадраты с представителями наиболее чувствительных к загрязнению среди обнаруженных тогда в городе видов лишайников. Он отражает участки с умеренным загрязнением. На них приходилось более 16% территории города, среднее число видов в квадрате 9. Поскольку на обследованной территории не были обнаружены наиболее чувствительные к загрязнению виды лишайников, можно было достаточно уверенно констатировать отсутствие в городе участков с нормальным чистым воздухом, поэтому для его характеристики следовало искать эпитеты не для степени чистоты, а для степени загрязнения. Этот вывод подтверждали и тревожные статистические данные о повышенном уровне заболевания у населения города органов дыхания, чувств, а также стабильно высокая заболеваемость раком, что связывают с сильным загрязнением среды (Аксенова и др., 1997; Пчелкин, 2006).

Составленные и показанные выше оценочные картосхемы состояния воздуха основывались лишь на наличии либо оговоренного числа видов, либо присутствия одного или более представителей видов определенного класса толерантности и не учитывали степень их развития, особенности распространения, экологическое своеобразие территории. Для устранения названных недостатков автор (Бязров, 1998, 1999) предложил преобразование растровых карт распространения эпифитных лишайников на конкретной территории на основе Индекса развития эпифитных лишайников (ИРЭЛ-IDEL), определяемого для каждого квадрата (подробнее об этом индексе см.: Бязров, 2002).. Чем выше значение ИРЭЛ, тем более благоприятна экологическая ситуация на участке.

Значение ИРЭЛ растра варьировало в городе от 0 до 182 при средней величине по отношению ко всей территории 31 (рис. 3.4).

Полученные для Москвы интегрированные данные стали основой для создания картосхемы экологической ситуации в городе (рис. 3.5). Почти 40% территории города в пределах МКАД приходилось на участки с очень высоким уровнем загрязнения (ИРЭЛ = 0–10). Эпифитные лишайники на большей части этого выдела тогда не встречались или же это были слабо развитые одиночные экземпляры *Phaeophyscia orbicularis* или *Physcia stellaris*. Фактически это “лишайниковая пустыня” в городе, которая широкой полосой простиралась с северо-запада на юго-восток с некоторым

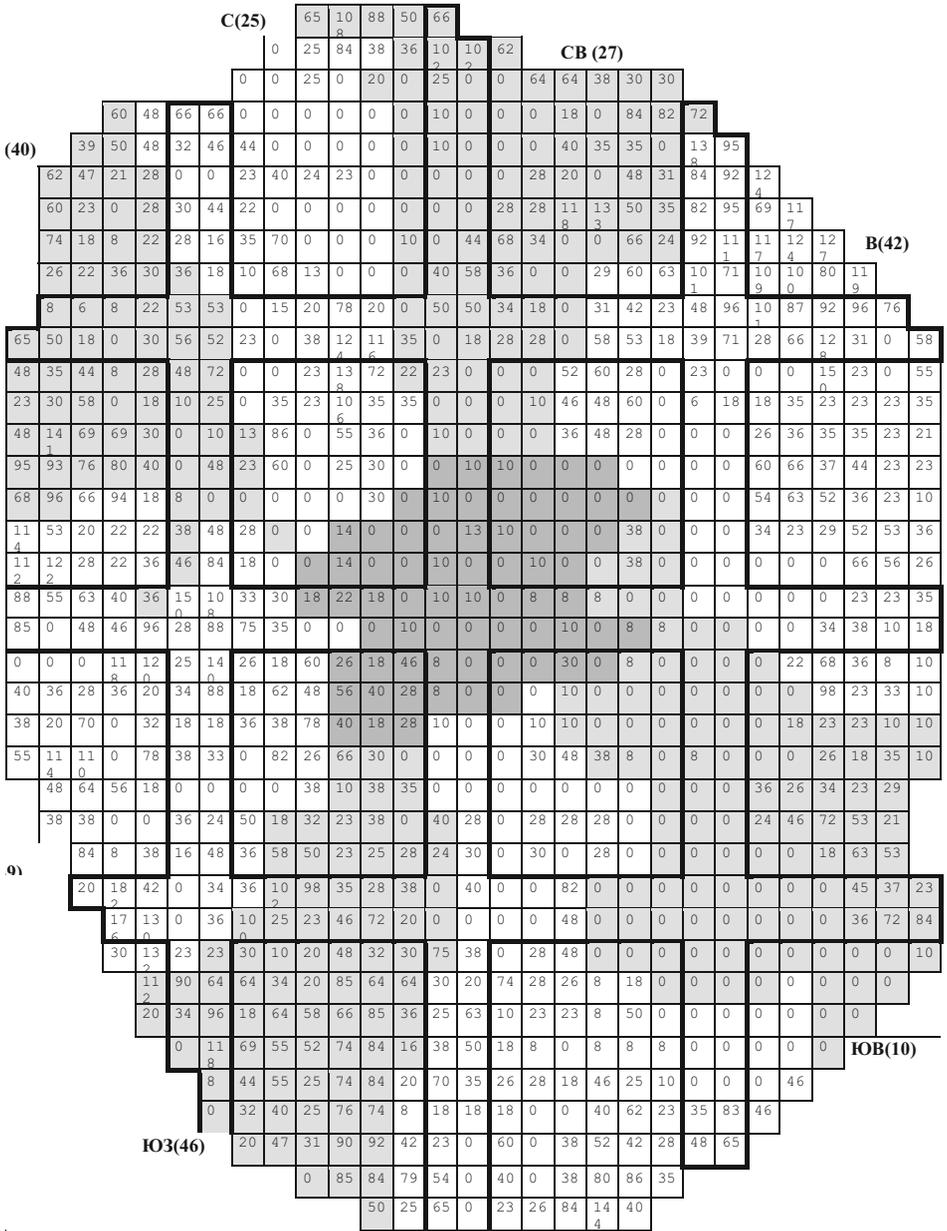


Рис. 3.4. Распределение величин индекса развития эпифитных лишайников (ИРЭЛ) в Москве (материалы 1988–1991 гг.). В скобках за обозначением округа приведена средняя для округа величина индекса одного растра; в Центральном округе – 7, для всей территории города – 31; утолщенные линии – границы трансект, предложенных для постоянных наблюдений через каждые 5 лет; а – сторона квадрата 1 км.

расширением в центре города. Она включала главным образом территории, занимаемые крупными промзонами или находящимися под влиянием последних. Многие из них расположены в долине р. Москвы от Бережковской набережной до МКАД, причем непосредственно на берегах реки чаще размещены наиболее крупные и экологически опасные как “Павелецкая”, “ЗИЛ”, “Южный порт”, “Курьяново”, “Люблино-Перерва”, “Верхние Котлы”, “Чагино-Капотня” и др., что создавало напря-

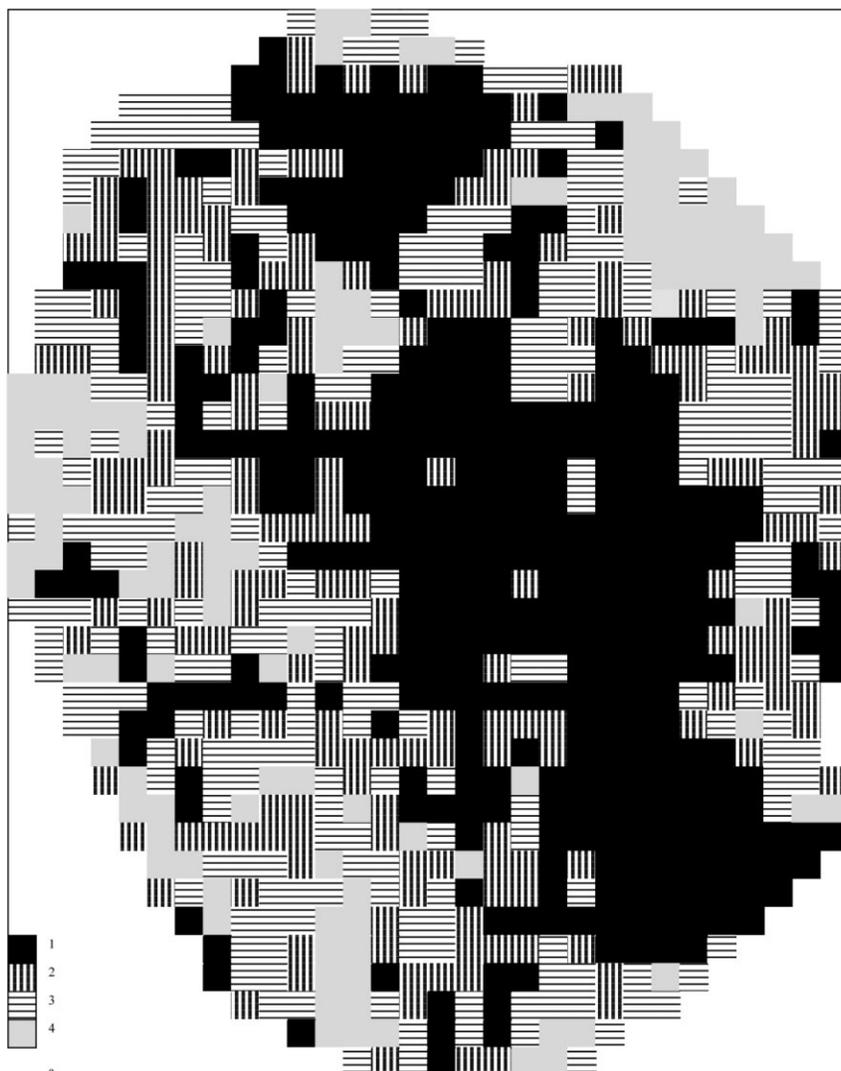


Рис. 3.5. Схема деления территории Москвы по величине Индекса развития эпифитных лишайников (ИРЭЛ) в квадрате (материалы 1988–1991 гг.): 1 – катастрофически опасные для лишайников участки (ИРЭЛ = 0–10); 2 – критически опасные участки (ИРЭЛ = 11–30); 3 – крайне опасные участки (ИРЭЛ = 31–70); 4 – опасные участки (ИРЭЛ = 71–150); а – сторона квадрата 1 км.

женную экологическую ситуацию на обоих берегах р. Москвы и давало основание задать вопрос городским архитекторам и властям, доколе при проектировании городской застройки будут игнорироваться эстетические преимущества имеющихся в городе водных магистралей как рр. Москва, Яуза, Сетунь и др., фактически представлявшие собой клоаки.

Выдел “лишайниковой пустыни” разделялся на две неравные части север-северо-запад и центр с юго-востоком. В северной части “лишайниковую пустыню” формировали выбросы промзон “Коровино”, “Вагоноремонтная”, “Алтуфьево”, “Владыкино”, “Лихоборы-Дегунино”, “Бескудниково” и др. с ТЭЦ-21, рыбоперерабатывающим комплексом, чугуно-литейным заводом им. Войкова, стройкомбинатом. Разовые замеры показывали здесь превышение в воздухе ПДК в 5 и более раз по  $\text{CO}$ ,  $\text{NO}_2$ , аммиаку и другим загрязнителям. В центре города формирование “лишайниковой пустыни” определялось как наличием промзон “Огородный проезд”, “ул. Магистральная”, “Силикатный проезд”, “Боткинский проезд”, “ул. Правды”, “ул. Грузинский вал”, “Павелецкая”, товарными станциями и др., так и значительной нагрузкой автомобильного транспорта. В центре более 80%, а за пределами Садового кольца 47% магистралей исчерпали свою пропускную способность. Практически исчерпана пропускная способность Садового кольца. Коэффициент загрузки транспортом таких крупных узлов центра Москвы, как Кудринская, Смоленская, Таганские площади, площади Белорусского и Рижского вокзалов превосходили в те годы в 1.2–1.3 раза допустимую норму. Снижение скорости движения автомобилей приводит к резкому увеличению расхода топлива и, соответственно, увеличению объемов выбросов. В Центральном административном округе концентрации оксидов азота составляла в районе трех вокзалов (Комсомольская площадь) 10–20 ПДК (Беккер, 1989), а на Садовом кольце в районе Крымского вала 7 ПДК. Юго-восточная часть выдела простиралась широкой полосой от Садового кольца до МКАД. Эта территория находилась под влиянием промзон “ЗИЛ”, “Волгоградский проспект”, “Южный порт”, “Карачарово”, “Грайвороново”, “Люблино-Перерва”, “Верхние Котлы”, “Серп и Молот”, “Варшавское шоссе”, “Бирюлево”, “Чертаново”, “Коломенское”, “Ленино”, “Борисово”, “Перово”, “Соколиная гора”, “Прожектор”, в том числе Люблинской и Курьяновской станций аэрации, Московского нефтеперерабатывающего и Московского коксогазового заводов. Здесь наблюдались высокие ( $>5$  ПДК) разовые уровни загрязнения по  $\text{NO}_2$ , аммиаку, фенолу,  $\text{CO}$ . Загрязнение снега и почв пылью и тяжелыми металлами характеризовали как “максимальное”, а экологическая ситуация по загрязнению почвы для ряда участков оценивалась как “экологическое бедствие” (Соколов, Астрахан, 1993). В районе ЗИЛ – Волгоградский проспект загрязнение воздуха пылью превышало ПДК более чем в два раза (Беккер, 1989). Накопление вредных примесей в воздухе усугубляется наличием здесь пониженной широкой поймы р. Москвы, что способствует возникновению засстойного режима атмосферы.

Формирование более мелких фрагментов “лишайниковой пустыни” на территории города также было связано с отдельными промзонами и наиболее загруженными магистральями. В северо-западной части города их расположение коррелировало с промзонами “Трикотажная”, “Братцево”; на западе – с промзонами “Строгино”, “Октябрьское поле”, “Кунцево”; на юго-западе – с промзоной “Очаково”; на северо-востоке – с промзонами “Северянин”, “Осташковская ул.”, “Свиблово”, “Калошино”, с территориями ТЭЦ, пересечениями ряда крупных автомагистралей с МКАД.

Данных инструментальных измерений концентрации загрязнителей в воздухе автор не имеет, однако по аналогии с подобными наблюдениями в сходном по размерам и численности населения городе Париже (Deruelle et Guilloux, 1993), с поправкой на географическое положение Москвы, можно было полагать, что сочетанное загрязнение в пределах “лишайниковой пустыни” соответствовало воздействию более  $180 \text{ мкг}\cdot\text{м}^{-3} \text{ SO}_2$ .

Выдел картосхемы с высоким уровнем загрязнения (ИРЭЛ = 11–30) занимал около 21% территории города. Вероятно, концентрация загрязнителей в воздухе тогда здесь соответствовала воздействию  $130\text{--}180 \text{ мкг}\cdot\text{м}^{-3} \text{ SO}_2$ . Эпифитные лишайники встречались во всех квадратах, но их было трудно обнаружить и число видов было невелико (наряду с двумя названными выше здесь встречались слоевища *Parmelia sulcata*, *Scoliosporum chlorococcum* и др.). Основная часть этого выдела примыкает к “лишайниковой пустыней” в основном с запада, частично – с востока, а также была вкраплена отдельными участками разного размера на всей обследованной территории. На формирование выдела влияли как крупные промзоны с обширной сферой воздействия, так и мелкие производства, автохозяйства и котельные. Наличие здесь таких крупных автомагистралей как Кутузовский и Ленинский проспекты, Профсоюзная улица, Можайское, Волоколамское, Ленинградское, Ярославское, Щелковское шоссе, Волгоградский и Рязанский проспекты также оказывало значительное воздействие на экологическую ситуацию этих районов города.

На участки с умеренно высоким уровнем загрязнения (ИРЭЛ = 31–70) приходилось почти 27% территории города. Вероятно, концентрация загрязнителей в воздухе здесь соответствовала воздействию  $80\text{--}130 \text{ мкг}\cdot\text{м}^{-3} \text{ SO}_2$ . Лишайники были обнаружены во всех раstraх с числом видов в квадрате до 8. К упомянутым выше добавились виды *Lecanora*, *Opographa*, *Hypogymnia physodes* и др. Представители массовых в городе видов обнаруживались сравнительно легко, поскольку встречались относительно часто и были достаточно заметны на стволах деревьев. Сосредоточены такие участки ближе к МКАД практически во всех частях города. Как правило, это либо территории, занимаемые лесопарками и парками (Кузьминский, Кусковский, Имайловский, Сокольники, Останкино, Царицыно и др.), либо относительно недавно построенные жилые массивы (Ясенево, Теплый стан, Строгино и др.).

Участки со средним уровнем загрязнения (ИРЭЛ = 71–150) занимали в Москве около 13% территории (к этому выделу были отнесены и два квадрата, включавших Востряковское кладбище, с максимальными в тот период на обследованной местности величинами ИРЭЛ, превышающими 150–176 и 182). Вероятно, концентрация загрязнителей в воздухе здесь соответствовала воздействию  $60\text{--}80 \text{ мкг}\cdot\text{м}^{-3} \text{ SO}_2$ . Число видов эпифитных лишайников в квадрате здесь достигало 18, на участках выдела встречались представители большинства обнаруженных в Москве видов, а самые массовые из них были достаточно заметны на стволах деревьев. Самые крупные массивы выдела были приурочены к Лосиноостровскому, Серебряноборскому, Битцевскому лесопаркам. Филевский парк, Лесная опытная дача ТСХА также выделялись развитием эпифитных лишайников.

Сравнение административных округов по среднему значению ИРЭЛ в одном квадрате (рис. 3.4) показывало, что наихудшие экологические условия для лишайников (и человека) были в Центральном округе (среднее значение ИРЭЛ здесь 7), тогда как в Западном округе эта величина была равна 49 и превышала среднюю для

Москвы (31). В последнем округе находились и квадраты с максимальными для Москвы значениями индекса. По средней величине ИРЭЛ в одном квадрате для округа можно было разделить 9 административных округов Москвы на три группы: 1) округа с опасно неблагоприятной экологической ситуацией (средняя величина ИРЭЛ в одном квадрате = 7–10) – Центральный и Юго-Восточный; 2) округа с неблагоприятной экологической ситуацией (средняя величина ИРЭЛ = 23–27) – Южный, Северный, Северо-Восточный; 3) округа с умеренно неблагоприятной экологической ситуацией (средняя величина ИРЭЛ = 40–49) – Западный, Юго-Западный, Восточный, Северо-Западный. А.В. Пчелкин (2006) показал наличие корреляции между выделами этой картосхемы и данными о заболеваемости детей города в начале 1990-х – чем ниже величина ИРЭЛ, тем выше показатели заболеваемости.

Опасно неблагоприятная экологическая ситуация в **Центральном округе** определялась, как и ныне, прежде всего сильнейшим воздействием автотранспорта как по лучевым (улицы Тверская, Новый Арбат, Бол. Якиманка, Бол. Полянка, Люсиновская, Марксистская, Нижегородская, Мясницкая, Краснопрудная, Новослободская, Сретенка, пр. Мира), так и кольцевым магистралям (Садовое кольцо, Бульварное полукольцо), а также по набережным рек Москва и Яуза. В пределах Садового кольца расположено множество автохозяйств, на территории округа находится большинство железнодорожных вокзалов города, что обуславливает наличие здесь подъездных путей к ним, зон безопасности и т.д. Имеются здесь и ТЭЦ, и опасные промзоны типа Павелецкой и др. Это самый старый и наиболее застроенный городской район с незначительной долей озеленённых площадей (Центральный парк культуры и отдыха им. А.М.Горького с Нескучным садом на правом берегу реки Москвы, Лужнецкая пойма, Краснопресненский парк, парк Дома армии, небольшой Ботанический сад МГУ в начале проспекта Мира, несколько кладбищ – на левом берегу), но основное число деревьев представлено в посадках вдоль транспортных магистралей, улиц, внутри дворов, скверах. На территории округа были обнаружены представители 10 видов лишайников в 45% квадратов.

**Юго-Восточный округ** также пересекают крупные автомагистрали с интенсивным движением транспорта, в котором весьма заметна роль грузовых крупнотоннажных автомобилей (Волгоградский и Рязанский проспекты), однако экологическая ситуация определялась наличием здесь таких крупных загрязнителей как промзоны “завод Серп и молот”, “Карачарово”, “Чагино-Капотня”, “Курьяново”, “Грайвороново”, “Люблино-Перерва” на левом берегу реки Москвы, нескольких ТЭЦ. Застроен он несравнимо меньше, чем Центральный округ, но названные промзоны занимают крупные площади с большим радиусом воздействия на среду. Озелененные площади представлены Парком окружного дома офицеров на левом берегу реки Яузы, Кузьминским лесопарком и одноименным парком культуры и отдыха с прудами. На этой озелененной территории и представлены участки с несколько более благоприятной экологической ситуацией в сравнении с основной площадью округа, хотя его территория и примыкает к реке Москве, что с позиции здравого смысла должно было бы улучшать, а не ухудшать комфортность жизни людей. На территории округа были обнаружены представители 16 видов в 31% квадратов.

Территория **Южного округа** входит в группу округов с несколько более благоприятной ситуацией, чем в двух названных выше. Южный и Юго-Восточный округа на большей части разделены рекой и проблемы территорий, к ней примыкающих,

здесь общие. Именно у реки сосредоточены здесь наиболее обширные и мощные промзоны как “ЗИЛ”, ”Южный порт”, ”Нагатино”, ”Коломенское”, которые вместе с такими промзонами как “Бирюлево”, ”Котляково”, ”Верхние Котлы”, ”Царицыно”, расположенного неподалеку с другой стороны МКАД Московского коксогазового завода, а также крупными автомагистралями Варшавское и Каширское шоссе и несколькими ТЭЦ, негативно воздействуют на состояние воздушного бассейна. Наряду с районами весьма плотной застройки в северной части округа по обоим берегам реки Москвы, южнее здесь нередко можно встретить пустыри, овраги, долины небольших рек как Чертановка, Горобня и др., пруды. Озелененные площади представлены Царицынским и Коломенским парками, небольшим лесным массивом западнее Варшавского шоссе у МКАД, несколькими кладбищами, остатками промышленного сада совхоза им. Ленина. На территории округа были обнаружены представители 29 видов лишайников в 65% квадратов.

**Северный округ**, отнесенный ко второй группе округов, с запада выходит к Химкинскому водохранилищу и каналу Москва-Волга. Основные автомагистрали – Ленинградский проспект с одноименным шоссе, Дмитровское шоссе. Это густо населенный округ с такими крупными промзонами как “Магистральная ул.”, также оказывающая сильнейшее воздействие на прилегающие территории Центрального и Северо-Западного округов, ”Боткинский проезд”, ”ул.Правды”, ”Коптево” с чугуно-литейным заводом, ”Коровино” с мощнейшей ТЭЦ, ”Вагоноремонтная ул.”, ”Бескудниково”, ”Химки-Ховрино”, ”Савеловский вокзал”. Озелененные площади представлены Лесной опытной дачей Тимирязевской сельхозакадемии, заложенной более 100 лет назад, парком Дружбы, лесным массивом между Октябрьской железной дорогой, каналом и МКАД, территорией стадиона “Динамо”, небольшими лесными островками на ул. Куусинена и западнее платформы Марк, кладбищами. На территории округа были встречены представители 18 видов лишайников в 56% квадратов.

Через **Северо-Восточный** округ, также входивший во вторую группу округов, проходят автомагистрали проспект Мира с Ярославским шоссе, Алтуфьевское шоссе. Южная часть округа – старая плотно застроенная городская территория со множеством промзон как “Сушево”, заводы “Калибр” и “Станколит”, ”Огородный проезд”, ”Алексеевская ул.”, ”Митьковская ветка”. Северная часть – это и территория некогда самостоятельного города Бабушкин, и районы недавнего интенсивного жилищного строительства как Бибирево, Владыкино, Лианозово, Медведково, Отрадное с промзонами “Алтуфьевское шоссе”, ”Дегунино”, ”Осташковское шоссе”, ”Окружная”, ”Медведково”, ”Северянин”. Долины реки Яузы и ее притоков Лихоборки, Чермянки, Ички, пустыри, овраги, многочисленные пруды также свойственны центральной и северной частям округа. Озелененные площади представлены территориями Главного ботанического сада РАН и Всероссийского выставочного центра, старинным Останкинским парком, парком в Лианозово, лесными массивами восточнее платформы Лианозово, остатками садовых участков, несколькими кладбищами. На территории округа были обнаружены представители 29 видов лишайников почти в 60% квадратов.

**Восточный округ** был отнесен к третьей группе округов с умеренно неблагоприятной экологической ситуацией. Это наименее застроенная часть города, здесь сосредоточены крупнейшие лесные массивы как Лосиноостровский и Измайловский лесопарки, парки Сокольники, Кусково. Много прудов, территорию на отрезке около 6 км пересекает река Яуза, ее притоки. Негативное воздействие на экологию

ческую ситуацию в округе оказывают находящиеся в застроенных районах такие промзоны как “Кирпичная ул.”, “Соколиная гора”, “Завод Прожектор”, “Перово”, “Хроматрон”, ТЭЦ на Амурской улице и др. Округ пересекают шоссе Энтузиастов и Щелковское с крупнейшим в городе автовокзалом. Ощущается здесь и влияние крупных производств соседних Мытищ. На территории округа были обнаружены представители 27 видов лишайников в 79% квадратов.

**Северо-Западный округ**, пожалуй, наиболее “водный” в городе, поскольку здесь протекают реки Сходня, Химка и Москва со старицами и излучинами, прорыто несколько каналов, а также находится западная половина Химкинского водохранилища. Значительна в округе доля озелененных площадей – часть Серебряноборского лесничества, лесной массив в Братцево, парки Покровско-Глебово и Поскровско-Стрешнево и др. Загрязнителями среды здесь были промзоны “Силикатный проезд”, “Октябрьское поле”, “Тушино-Трикотажная”, несколько ТЭЦ, автомагистраль Волоколамское шоссе. На территории округа были обнаружены представители 31 вида лишайников в 89% квадратов.

Естественной границей **Западного округа** с северо-востока является река Москва. Здесь же протекает Сетунь с притоками Раменка-Очаковка-Самородинка. Много прудов. Основные автомагистрали – Кутузовский проспект с Можайским шоссе, проспекты Вернадского и Мичуринский, Рублевское шоссе. В округе также имеется несколько промзон, крупнейшие из которых “Бержковская набережная” с Киевским вокзалом, “Очаково”, “Кунцево”, “Фили”, “ул.Барклая”, ТЭЦ. Озелененные площади – значительная часть Серебряноборского лесничества с обеих сторон Рублевского шоссе, парки Победы, Фили, Тропарево, 50-летия Октября и др., спорткомплекс в Крылатском, высокий правый берег реки Москвы от впадения Сетуни до проспекта Вернадского (Воробьевы или Ленинские горы), территория МГУ с Ботаническим садом, ряд крупных кладбищ. В округе довольно много пустырей, оврагов. Здесь были обнаружены представители 32 видов лишайников почти в 85% квадратов, в одном из которых отмечено максимальное для Москвы число видов (18).

**Юго-Западный округ** с севера также выходит к реке Москве, но всего лишь на отрезке около 1 км. На остальной части округа, в основном, на юге протекают речки Коршуниха, Котловка, Чертановка, Очаковка. Северная половина территории – район весьма плотной застройки с ТЭЦ на улице Вавилова. В округе находятся также промзоны “Черемушки”, “Воронцово”, “Теплый стан”, однако их нагрузка на среду относительно невелика. Основные магистрали с интенсивным движением автотранспорта – Ленинский проспект и Профсоюзная улица. Озелененные площади представлены крупным Битцевским лесопарком, массивом между Ленинским проспектом, Профсоюзной улицей и МКАД, парком в Воронцово, частью Воробьевых гор, территорией Дворца пионеров и школьников. Число обнаруженных здесь видов лишайников было сравнительно невелико (22), но они отмечены почти в 92% квадратов и представители отдельных видов были развиты здесь лучше.

### **3.2.4. Сравнение различных способов деления территории города по степени опасности для эпифитных лишайников**

Сравнение трех вариантов картосхем деления территории Москвы по степени опасности для эпифитных лишайников показывает как большую степень сходства общего

Таблица 3.2. Доля (%) территории Москвы (в пределах МКАД), занимаемая выделами одного ранга опасности для эпифитных лишайников, на трех вариантах картосхем (материалы 1988–1991 гг.)

Выделы на картосхемах	Вариант картосхемы		
	По числу видов в квадрате (рис. 3.2)	По присутствию в квадрате видов определенного класса чувствительности (рис. 3.3)	По величине Индекса развития эпифитных лишайников в квадрате (рис. 3.5)
1 - критически опасные участки	40	33	39
2 - очень опасные участки	38	38	21
3 - опасные участки	17	13	27
4 - умеренно опасные участки	5	16	13

Таблица 3.3. Совпадение (%) квадратов выделов одного ранга опасности на трех типах картосхем (1, 2, 3, 4 – как в таблице 3.2; в – по числу видов, ч – по присутствию видов определенного класса чувствительности, и – по величине ИРЭЛ)

	1в	2в	3в	4в	1ч	2ч	3ч	4ч	1и	2и	3и	4и
1в	100				81.6	16.7	0.6	1.1	96.7	3.3	-	-
2в		100			-	69.	26.2	4.8	0.6	50.6	47.6	1.2
3в			100		-	4.9	34.1	61.	-	2.4	53.7	43.9
4в				100	-	-	6.7	93.3	-	-	-	100
1ч	81.6	-	-	-	100				100	-	-	-
2ч	16.7	69.	4.9			100			18.7	57.3	22.	2.
3ч	0.6	26.2	34.1	6.7			100			5.3	81.4	13.3
4ч	0.6	4.8	61.	93.3				100		3.4	34.1	62.5
1и	96.7	0.6	-	-	100	18.7	-	-	100			
2и	3.3	50.6	2.4	-	-	57.3	5.3	3.4		100		
3и	-	47.6	53.7	-	-	22.	81.4	34.1			100	
4и	-	1.2	43.9	100.	-	2.	13.3	62.5				100

характера распределения загрязнения воздуха в Москве, так и определенное расхождение в деталях (табл. 3.2 и 3.3). Эти расхождения вполне укладываются в ожидаемую точность оценок загрязнения воздуха по данным распространения лишайников. Таким образом, материалы, собранные в 1988–1991 гг. в Москве, подтвердили выводы, сделанные по результатам аналогичного исследования в Монреале (Канада), где первичные данные о распространении лишайников были подвергнуты компьютерному анализу и обнаружили, что если бы для выделения изотоксичных зон воспользовались лишь одним показателем – количеством видов в точке, то была бы потеряна незначительная информация в сравнении с более сложными и трудоемкими способами выделения зон на основе различных индексов (LeBlanc, 1971).

Ранее отмечалось, что полученные в 1988–1991 гг. данные позволили сравнить и административные округа города по степени пригодности их территорий для жизни эпифитных лишайников (и человека). Более трети территории города занимала «лишайниковая пустыня». По средней величине ИРЭЛ в одном квадрате для округа девять административных округов Москвы были разделены на три группы: 1) округа с критически неблагоприятной экологической ситуацией (средняя величина ИРЭЛ

Таблица 3.4. Некоторые показатели развития эпифитных лишайников на территории Москвы и административных округов города (материалы 1988–1991 гг.)

Административный округ	Доля квадратов с эпифитными лишайниками, %	Число видов лишайников на территории	Средняя величина ИРЭЛ для территории
Центральный	45	10	7
Юго-Восточный	31	16	10
Южный	65	29	23
Северный	65	18	25
Северо-Восточный	60	29	27
Северо-Западный	89	31	40
Восточный	79	27	42
Юго-Западный	92	22	46
Западный	85	32	49
Москва	67	43	31

в одном квадрате = 7–10) – Центральный и Юго-Восточный; 2) округа с неблагоприятной экологической ситуацией (средняя величина ИРЭЛ = 23–27) – Южный, Северный, Северо-Восточный; 3) округа с умеренно неблагоприятной экологической ситуацией (средняя величина ИРЭЛ = 40–49) – Западный, Юго-Западный, Восточный, Северо-Западный. Такое деление примерно совпадает с показателями встречаемости лишайников на территориях этих округов (табл. 3.4).

Использованные три варианта деления территории Москвы по степени опасности для эпифитных лишайников дают в целом одинаковое общее представление о пригодности разных частей города для поселения этих организмов, косвенно отражая качество воздушного бассейна местности. Однако какой способ точнее, сказать трудно, поскольку доступные данные об уровнях загрязнения территории города довольно обобщенные. За состоянием атмосферного воздуха инструментально наблюдают лишь на менее чем 30 стационарных постах, расположение которых далеко не репрезентативно для достаточно разнообразных условий города.

### 3.2.5. Результаты наблюдений за трансплантатами

Пересадки или трансплантации лишайников, отобранных в местностях, где условия считаются «фоновыми», на обследуемые территории с целью изучения их реакции на новые, возможно, экстремальные для них условия, используются в лишеноиндикационных исследованиях нередко. Иногда такой способ лишеноиндикации называют «активным мониторингом» (Pearson, 1993), считая, что наблюдение за состоянием представителей естественно произрастающих лишайников представляет собой «пассивный мониторинг». Трансплантации включают перенос организмов с территорий, где они встречаются в природе, в места, где они необходимы для мониторинга загрязнения воздуха или других показателей среды (Трасс, 1985; Brodo, 1961, 1966; Hawksworth, Rose, 1976). К активному мониторингу относят и долговременные наблюдения лишайников на территориях, где они встречаются в природе, после начала работы здесь предприятия или какого-либо другого источника загрязнения (Will-Wolf, 1980, 1988).

Основными достоинствами использования трансплантатов для мониторинга качества воздуха считают (Pearson, 1993):

- возможность размещения слоевищ лишайников во всех местах, где желателен мониторинг качества воздуха, в том числе и там, где лишайники по тем или иным причинам отсутствуют;
- в каждой местности всегда можно найти достаточное количество образцов массовых видов лишайников, чтобы обеспечить требуемую точность исследования и полноту охвата территории;
- во всех тестируемых точках размещается сравнительно однородный материал, собранный в месте с известными условиями существования, что позволяет более обоснованно интерпретировать результаты;
- исследователь имеет возможность выбора лучшего варианта эксперимента для изучения конкретных местообитаний и реакции представителей тех или иных видов лишайников;
- возможность установления темпов увеличения уровней загрязнения, вызывающих повреждения лишайников.

Трансплантация слоевищ лишайников позволяет планировать изучение влияния разных условий среды на эти организмы, когда образцы соответствующим образом размещены исследователем или относительно источника загрязнения, вызывающем наблюдаемые повреждения, или для более точной оценки пространственной протяженности воздействия данного источника загрязнения. Например, трансплантированные образцы можно разместить на одном расстоянии от источника загрязнения, но на открытом и закрытом местах, различно ориентировать их относительно источника и т.д. Трансплантации также дают возможность сократить период проявления реакции лишайников на загрязнение или другие изменения среды. Когда в изучаемых точках территории размещено достаточно большое количество пересаженного материала, наблюдения можно проводить с требуемыми интервалами (еженедельно, через две недели, ежемесячно, и др.). Некоторые методы оценки влияния загрязнения достаточно чувствительны, чтобы обнаружить повреждения лишайников через неделю воздействия даже при низких уровнях загрязнения, и в течение часов – при экстремально высоких уровнях (Pearson, 1993). Недостатками пересадки являются, с одной стороны, вандализм отдельных представителей человеческого общества, нередко уничтожающих трансплантаты, с другой – перемещение организмов из привычной для них среды в новые условия, поэтому реакция пересаженных сюда слоевищ не всегда адекватна ответу постоянно растущих здесь особей того же вида (Arb, Brunold, 1990); однако есть данные о наличии тесной корреляции между данными, полученными в опытах с пересадкой лишайников, и результатами картографирования распространения лишайников в зоне воздействия источника загрязнения (Ferry, Coppins, 1979).

В декабре 1990 г. я разместил 10 щитов со слоевищами *Hypogymnia physodes*, собранными в лесу в 1 км от платформы 73 км Рижского направления железной дороги, в разных по уровню загрязнения частях г. Москвы. К сожалению, вандалы довольно быстро уничтожили большинство щитов, в том числе и в месте отбора образцов. Аналогичная судьба была и у лишайников, трансплантированных в город А.В. Пчелкиным (<http://www.lichenhouse.narod.ru/000/index.htm>). Дольше всего (до августа 1991 г.) в моих экспериментах сохранялся щит, установленный в центре города на Боровицком холме, напротив Государственной библиотеки им. В.И. Ленина, во дворе здания, в котором тогда располагался музей М.И. Калинина. С этих

Таблица 3.5. Доля (%) мертвых водорослевых клеток в пересаженных на Боровицкий холм в г. Москве слоевищах *Hurogymnia physodes*

Дата	16.12.90	10.01.91	25.01.91	25.02.91	21.04.91	12.08.91
% мертвых клеток	4.0±2.0	14.4±1.0	10.5±0.9	11.2±1.1	17.0±2.0	34.0±4.0

счетов я периодически снимал по 10 слоевищ и на срезах (10 на каждом слоевище, т.е. 100 срезов в каждый срок) на расстоянии 0.5 см от краев лопастей на микроскопе МБИ-4 подсчитывал общее число водорослевых клеток и число мертвых клеток. Результаты показаны в таблице 3.5.

Как видим, в первые недели наблюдался стресс, вызванный пересадкой, затем в зимние месяцы было относительно стабильное состояние, но с наступлением теплого сезона отмирание водорослевых клеток ускорилось.

Накопление веществ-загрязнителей трансплантированными слоевищами, пожалуй, чаще других используемый показатель при опытах с пересадкой лишайников, за исключением визуально обнаруживаемых признаков. Для экспериментов обычно выбирали представителей разных видов всех трех основных форм роста лишайников – кустистые, листоватые и корковые. Значителен и перечень веществ, которые измеряли в пересаженных талломах. Нередко определение особенностей аккумуляции загрязнителей слоевищами сочеталось с наблюдениями за другими признаками, часть которых уже была названа. Например, измерение степени отмирания водорослевых клеток в г. Москве (табл. 3.5) я дополнил определением концентрации ряда элементов в слоевищах трансплантатов (табл. 3.6).

В сравнении с контролем концентрация Cu, Pb, Cd в талломах со временем возрастала как в центре города, так и в лесопарке примерно 12 км к северу от Боровиц-

Таблица 3.6. Величины (мин.-максим.) концентрации (мкг/г сухого веса) некоторых элементов в трансплантированных слоевищах *Hurogymnia physodes* в центре (Ц) города и в Лесной опытной даче ТСХА (Т)

Дата	Место	Cu	Pb	Cd	Zn	Mn
16.12.1990	73 км от Москвы, контроль	1.87- 4.59	2.44-3.57	0.13-0.28	83.3- 88.5	161. - 293.
10.01.1991	Ц	3.01- 4.55	3.05-3.20	0.13-0.22	89.6-107.	179.-236.
	Т	2.17-3.42	2.39-3.06	0.17-0.27	83.6-85.	135.-205
25.01.1991	Ц	6.42-10.40	3.26-3.71	0.12-0.18	88.9-89.	199.-208.
	Т	2.83-7.16	2.24-4.26	0.15-0.29	78.9-112.	107.-207.
25.02.1991	Ц	7.53-7.88	5.30-6.83	0.22-0.24	97.6-109.	325.-331.
	Т	3.91-4.85	3.55-4.57	0.17-0.35	76.4-106.	120.-139.
21.04.1991	Ц	11.9-15.	5.88-8.24	0.19-0.28	68.7-220.	167.-302.
	Т	7.3-9.76	4.42-5.29	0.17-0.40	79.6-85.6	135.-208.
12.08.1991	Ц	12.2-20.8	6.8-10.7	0.19-0.40	108.-152.	142.-303.
	Т	Щит со слоевищами лишайника уничтожен вандалами				

кого холма, где экспонировались слоевища. Однако в центре рост концентрации этих элементов более значителен, чем в парке ТСХА. Можно сделать вывод, что названные три элемента в той или иной мере являлись загрязнителями воздуха города во всех его частях. Показатели содержания Zn и Mn в трансплантатах в разные сроки не дают оснований для определенных заключений.

Эти эксперименты с трансплантированными слоевищами *Hypogymnia physodes* подтверждают высказанное выше заключение, что в 1990–1991 гг в городе не было участков с нормальным чистым воздухом, поскольку в местах экспонирования талломов достаточно быстро возрастала доля отмерших водорослевых клеток и происходило накопление ряда металлов (табл. 3.5 и 3.6). Так, в центре города, в «лишайниковой пустыне» (выдел 0–10) содержание меди с декабря 1990 г. по апрель 1991 г. увеличилось на 220–520% (по август – 350–590%), свинца – на 130–140% (по август – на 180–190%). На участке Лесной опытной дачи, относящемуся к лучшему в Москве выделу (71–150), также шло достаточно интенсивное накопление металлов – содержание меди увеличилось на 110–280%, а свинца – на 45–80%. Все это – свидетельство низкого качества воздуха в Москве в начале 1990-х.

Метод трансплантации – достаточно наглядный, но не надежен, поскольку в условиях густо населенных территорий из-за вандализма отдельных представителей населения опрострачиво надеяться на возможность проведения длительных сравнительных наблюдений и получить репрезентативные результаты. Хотя, возможно, к кому-то судьба будет благосклонна.

### 3.3. Изучение лишайнобиоты города в середине 1990-х

#### 3.3.1. Инвентаризация видов

С начала 1990-х годов территорию города с целью инвентаризации видового состава лишайников Москвы тщательно обследовал А.В. Пчелкин (1998а, 1998б, 1999, 2002, 2003, 2005, 2006). Тогда А.В. Пчелкин показал, что лишайники начали заселять территории, где в конце 1980-х годов они отсутствовали. В результате список лишайников, найденных в разные годы на территории Москвы в пределах МКАД, включая и некоторые данные публикации Г.Э. Инсарова и Е.Э. Мучник (2007), увеличился и включил 138 видов [символы из 2–3 латинских букв, отделенные от названия таксона знаком “–”, обозначают жизненную форму лишайника в понимании Н.С. Голубковой (1983), их объяснение дано в табл. 1.1 и далее в тексте]: *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid. – Cr; *Anaptychia ciliaris* (L.) Kütz.–Lfp; *Arthrosporum popolorum* A. Massal. – Cr; *Bacidia phacodes* Kütz.–Cr; *Bryoria fuscescens* (Gyeln) Brodo and D. Hawksw. – Fp; *B. implexa* (Hoffm.) Brodo and D. Hawksw. –Fp; *Calicium abietinum* Pers.–Cr; *Caloplaca cerina* (Ehrh.ex Hedw.) Th.Fr.–Cr; *C. citrina* (Hoffm.) Th.Fr.–Cr; *C. decipiens* (Arnold) Blomb. and Forssell – Sl; *C. ferruginea* (Huds.) Th.Fr. – Cr; *C. flavorubescens* (Huds.) J.R. Laundon – Cr; *C. holocarpa* (Hoffm.ex Ach.) A.E.Wade – Cr; *C. lactea* (A. Massal.) Zahlbr. –Cr; *Caloplaca saxicola* (Hoffm.) Nordin –Cr; *Candelaria concolor* (Dicks.) Stein.–Sl; *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. – Cr; *C. vitellina* (Hoffm.) Mьll.Arg – Cr; *C. xanthostigma* (Ach.) Lettau –Cr; *Cetraria islandica* (L.) Ach.–Fe; *C. sepincola* (Ehrh.) Ach. – Sl; *Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W.L.Culb.and C.F.Culb.–Sl; *Chaenotheca ferruginea*

(Turner and Borrer) Mig. – Cr; *Chrysothrix candelaris* (L.) J.R. Laundon – Cr; *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale and W.L. Culb.–Fe; *C. portentosa* (Dufour) Follmann –Fe; *C. rangiferina* (L.) Nyl.–Fe; *C. stellaris* (Opiz) Brodo – Fe; *Cladonia botrytes* (K.G. Hagen) Willd. – Sc; *C. caespitica* (Pers.) Flurke – Sc; *C. cariosa* (Ach.) Spreng.–Sc; *C. chlorophaea* (Flurke ex Sommerf.) Spreng.–Sc; *C. coniocraea* (Flurke) Spreng.–Sc; *C. digitata* (L.) Hoffm. – Sc; *C. fimbriata*(L.) Fr.–Sc; *C. foliacea* (Huds.) Willd. – Sc; *C. furcata* (Huds.) Schrad. – Fr; *C. macilenta* Hoffm. ssp. *macilenta* –Sc; *C. ochrochlora* Flurke – Sc; *C. parasitica* (Hoffm.) Hoffm.–Sc; *C. pyxidata* (L.) Hoffm.–Sc; *C. ramulosa* (With.) J.R.Laundon – Sc; *C. rei* Schaer. – Sc; *C. squamosa* Hoffm.–Fr; *C. subulata* (L.) Weber ex F.H.Wigg.–Sc; *C. turgida* Hoffm.–Fr; *Dibaes baeomyces* (L.fil.) Rambold and Hertel –Sc; *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. – Cr; *Evernia mesomorpha* Nyl. – Fp; *Evernia prunastri* (L.) Ach.–Fp; *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale – Sl; *Graphis scripta* (L.)Ach.–Cr; *Gyalecta sp.*–Cr; *Hypocenomyce friesii* (Ach.) P. James and Gotth. Schneid. – Sq; *H. scalaris* (Ach.) M.Choisy – Sq; *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.–Cl; *H.tubulosa* (Schaer.) Hav. – Cl; *Lecania dubitans* (Nyl.) A.L.Sm. –Cr; *Lecanora albella* (Pers.) Ach. –Cr; *L. allophana* Nyl.–Cr; *L. carpineae* (L.) Vain.–Cr; *L. chlarotera* Nyl. – Cr; *L. conizaeoides* Nyl. ex Cromb. – Cr; *L. crenulata* Hook. – Cr; *L. dispersa* (Pers.) Sommerf. – Cr; *L. hagenii* (Ach.) Ach.– Cr; *L. intumescens* (Rebent.) Rabenh.–Cr; *L. muralis* (Schreb.) Rabenh. – Dm; *L. phaeostigma* (Kurb.) Almb. – Cr; *L. piniperda* Korb.–Cr; *L. rugosella* Zahlbr.–Cr; *L. cfr. saepimentorum* Savicz – Cr; *L. saligna* (Schrad.( Zahlbr.– Cr; *L. symmicta* (Ach.) Ach. –Cr; *L. umbrina* (Ach.)A. Massal.–Cr; *L. varia* (Hoffm.) Ach. – Cr; *Lecidea erythrophaea* Flurke ex Sommerf. – Cr; *L. sphaerella* Hedl. – Cr ; *Lecidea sp.*– Cr ; *Lecidella euphorea* (Flurke) Hertel –Cr; *Lepraria incana* (L.) Ach.–Cr; *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. –Ll; *Melanelia exasperata* (De Not.) Essl.–Sl; *M. exasperatula* (Nyl.) Essl. – Sl; *M. olivacea* (L.) Essl. –Sl; *Opegrapha atra* Pers. – Cr; *O. rufescens* Pers. – Cr; *O. varia* Pers.–Cr; *Parmelia saxatilis* (L.) Ach.–Sl; *P. sulcata* Taylor –Sl; *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale –Sl; *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl.–Sl; *P. hyperopta* (Ach.) Arnold –Sl; *Peltigera canina* (L.) Willd.–Ll; *P. didactyla* (With.) J.R.Laundon –Ll; *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln.–Ll; *P. malacea* (Ach.) Funck. – Ll; *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm.–Ll; *P. praetextata* (Flurke ex Sommerf.) Zopf –Ll; *P. rufescens* (Weiss) Humb.–Ll; *P. venosa* (L.) Hoffm.–Ll; *Pertusaria albescens* (Huds.) M.Choisy and Werner –Cr; *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg – Sl; *P. nigricans* (Flurke) Moberg – Sl; *P. orbicularis* (Neck.)Moberg –Sl; *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot. – Cr; *Physcia adscendens* (Fr.) H.Oliver – Sl; *P. aipolia* (Ehrh.ex Humb.) Furnr.–Sl; *P. caesia* (Hoffm.) Furnr. – Sl; *P. dubia* (Hoffm.) Lettau –Sl; *P. stellaris* (L.) Nyl. – Sl; *P. tenella* (Scop.) DC. in Lam.and DC.– Sl; *P. tribacia* (Ach.) Nyl.–Sl; *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt – Sl; *P. distorta* (With.) J.R.Laundon –Sl; *P. enteroxantha* (Nyl.) Poelt – Sl; *P. grisea* (Lam.) Poelt –Sl; *Ramalina farinacea* (L.) Ach. – Fp; *R. pollinaria* (Westr.) Ach.–Fp; *Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold – Cr; *R. septentrionalis* Malme – Cr; *R. sophodes* (Ach.) A. Massal. – Cr; *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vezda – Cr; *Stereocaulon tomentosum* Fr.–Fe; *Strangospora moriformis* (Ach.) Stein.–Cr; *Trapeliopsis granulosa* (Florke) Coppins and P. James – Cr; *Tuckermanopsis chlorophylla* (Willd.in Humb.) Hale – Sl; *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H.Wigg. – Fp; *U. glabrescens* (Nyl.ex Vain.) Vain – Fp; *U. hirta* (L.) Weber ex F.H.Wigg.–Fp; *Verrucaria cfr. calciseda* DC.– El; *V. muralis* Ach. – El; *V. nigrescens* Pers. – El; *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson and M.J.Lai –Sl; *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr. –Sl; *X. fallax* (Hepp) Arnold – Sl; *X. parietina* (L.) Th.Fr.– Sl; *X. polycarpa* (Hoffm.) Th.Fr. ex Rieber –Sl. Анализирую эти материалы, я высказал предположение, что пе-

речень таксонов лишайников, представителей которых встречали на нынешней территории Москвы, далеко не полон (Рысин и др., 2004). Для сравнения, на современной территории Петербурга в разные годы находили представителей 284 видов, из которых сохранилось 153 (Мальшева, 2003). Вероятно, неполнота списка частично связана с тем, что в отличие от Петербурга, в научных и учебных учреждениях Москвы в 19 и первой половине 20 столетия не было специалистов, целенаправленно занимавшихся изучением лишайников. Соответственно, лишайники на территории города собирали в основном энтузиасты-любители природы, которые обращали внимание главным образом на бросающиеся в глаза виды.

Среди перечисленных 138 видов лишайников 53 (38%) принадлежат к группе однообразнонакипных (Cr) жизненных форм. К группе листоватых рассеченнолопастных ризоидальных (Sl) относятся 33 вида, к плагио-ортотропным бородавчато- или чешуйчато-кустистым шило- или сцифовидным (Sc) – 17, к листоватым широколопастным ризоидальным (Ll) – 9, к кустистым повисающим (Fp) – 9, к кустистым прямостоячим (Fe) – 5, к группам бородавчато- или чешуйчато-кустистых кустисто-разветвленных (Fr) и накипных эндолитных (El) – по 3, к группам накипных чешуйчатых (Sq) и листоватых вздутолопастных неризоидальных (Cl) – по 2, к группам накипных диморфных (Dm) и листовато-кустистых повисающих (Lfp) – по 1 виду.

А. В. Пчелкин (<http://www.lichenhouse.narod.ru>) в 1990-х – начале 2000-х годов обследовал с целью установления видового состава лишайников такие территории города в пределах МКАД как Государственный национальный природный парк “Лосинный Остров”, где зафиксировал наличие представителей 58 видов лишайников, парк «Сокольники» (27 видов), Измайловский лесопарк (25 видов), «Битцевский лес» (36 видов), Воробьевы (Ленинские) горы (21 вид), Фили-Кунцевский лесопарк (33 вида), Крылатские холмы (26 видов), территорию в долине р. Котловка (27 видов), Донской монастырь и некрополь (более 10 видов), музей-заповедник «Коломенское» (более 15 видов), ряд муниципальных районов и исторических территорий Центрального административного округа (Хамовники с Новодевичьим монастырем и некрополем, Александровским садом, Покровским собором и стенами Кремля, Якиманка с Центральным парком культуры и отдыха им. А.М.Горького и Нескучным садом, Арбат с Гоголевским бульваром, Китай-город, Замоскворечье, Таганский с Калитниковским кладбищем, Басманный с Чистопрудным и Покровским бульварами, садом им. Э.Баумана, Красносельский, Мещанский с исторической территорией Ботанического сада МГУ на пр. Мира, Тверской с бульварами и садом «Эрмитаж», Пресненский с зоопарком, садом «Аквариум», Краснопресненским парком, Ваганьковским кладбищем).

### 3.3.2. Охрана редких видов лишайников. Обоснование проектов по реконструкции жилых кварталов

А.В. Пчелкин обосновал необходимость включения в Красную книгу города (2001) 18 видов лишайников: *Bryoria fuscescens* (категория 1 – вид находится под угрозой исчезновения), *Cetraria islandica* (1), *Cladina arbuscula* (1), *C. stellaris* (категория 0 – вид исчезнувший), *Cladonia botrytes* (2), *C. cariosa* (1), *C. furcata* (1), *C. macilenta* (2), *C. turgida* (1), *Evernia mesomorpha* (1), *E. prunastri* (2), *Hypogymnia tubulosa* (2), *Lecanora muralis* (3 – вид уязвимый), *Parmeliopsis ambigua* (3), *Peltigera canina* (1), *P. rufescens*

(3), *Ramalina farinacea* (1), *Usnea hirta* (1). (Представителей ряда видов из этого списка я на территории Москвы в начале 1990-х не встречал). Он же подготовил для этого издания и очерки об этих видах. Таким образом, названные виды лишайников стали объектами охраны в городе Москве. Это делает обязательным при проведении экспертиз градостроительных проектов, затрагивающих местообитания лишайников, участие в них специалистов, которые могли бы сделать квалифицированное заключение, имеются ли на планируемой к застройке территории представители охраняемых видов, и не приведет ли осуществление проекта к гибели их популяций.

Центр экологических инициатив, г. Москва, привлекал автора к участию в экспертизе проектов по реконструкции ряда жилых массивов города. В частности, в мае 2003 г. были изучены особенности распределения эпифитных лишайников на подлежащей реконструкции площади квартала 42-А по ул. Обручева, ЮЗАО г. Москвы. Решались две основные задачи:

1) установить наличие на этой территории представителей видов лишайников, включенных в Красную книгу города;

2) по-возможности, по особенностям распределения эпифитных видов провести зонирование территории квартала, чтобы выявить участки, благоприятные для жизни лишайников (и людей), и, соответственно, менее благоприятные.

Использованный метод позволял решить обе задачи. Для ранжирования изученной территории был использован модифицированный Индекс чистоты атмосферы ИЧА<sub>f</sub>, который представляет сумму встречаемостей всех зафиксированных на стволе дерева видов лишайников (более подробно об индексах см.: Бязров, 2002). При вычислении этого индекса встречаемость  $f$  выражается в баллах согласно следующей шкале:

% встречаемости	Балл
>60	5
31-60	4
16-30	3
6-15	2
1-5	1

ИЧА<sub>f</sub> участка определялся как средняя величина ИЧА<sub>f</sub> всех обследованных на участке стволов деревьев. Считается, что чем меньше величина ИЧА, тем хуже условия для жизнедеятельности лишайников, и, вероятно, здесь более загрязнен воздух.

Изучение предоставленного заказчиком картографического материала, а также непосредственный обход площади квартала 42-А дал основание разделить территорию на 12 участков различной конфигурации. Деление основывалось на следующих критериях:

- а) сложившаяся структура территории и ее использование;
- б) распределение носимых и остающихся строений;
- в) распределение древесных насаждений;

На каждом выделенном участке для характеристики показателей эпифитных лишайников было обследовано по 10 взрослых (диаметр ствола 20 см и более) пряморастущих деревьев преимущественно одной породы (тополь). На четырех участках из-за отсутствия тополей учеты проведены на представителях и других видов деревьев. Учеты лишайников проводились на всей поверхности каждого ствола на высоте от 120 до 170 см. Этот 50-см отрезок ствола с помощью специальной сетки по высоте делился на пять 10-см отрезков, а по ширине – на 4 сектора, ориентированных по

частям света. Таким образом, на каждом стволе закладывалось 20 учетных площадок равной высоты (10 см), но разной ширины (в зависимости от диаметра ствола). Использование такой сетки позволяло определять встречаемость представителей обнаруженных на каждом стволе дерева видов лишайников с точностью 5%, и повышало точность определения покрытия (%) ими обследуемого отрезка ствола.

Сведения об обнаруженных видах лишайников, их показателях заносились в специальный бланк.

Виды, обнаруженные вне обследуемого отрезка ствола или на других деревьях, также фиксировались, но при вычислении ИЧАf не принимались во внимание. Словесца лишайников, видовую принадлежность которых сразу определить было нельзя, в бланке получали условное обозначение, отделялись от субстрата для дальнейшей идентификации в лабораторных условиях. После определения всех видов для каждого дерева и участка был вычислен ИЧАf. По сходству значений ИЧАf участков было проведено ранжирование территории, выраженное в форме картосхемы.

Территория квартала 42-А была озеленена достаточно хорошо, причем присутствовали элементы как организованного, так и стихийного озеленения. В основном это древесные насаждения разных пород (тополь, липа, береза, клены, вяз, дуб, каштан, рябина, вишня, яблоня, боярышник, карагана и др.). Состояние деревьев было хорошее, за исключением некоторых деревьев вблизи мостовой по ул. Обручева и ряда старых яблонь. Правда, стволы отдельных деревьев, главным образом клена ясенелистного, росли с большим наклоном, поэтому я полагал, что целесообразно контролируемое их удаление, не дожидаясь, пока они повалятся и нанесут ущерб автомобилям, гаражным укрытиям и окнам зданий.

На стволах деревьев различных пород обнаружены представители 13 видов лишайников. Это *Caloplaca cerina*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora hagenii*, *L. varia*, *Lecidella elaeochroma*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *P. tenella*, *Physconia distorta*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*. Это среднее для территории Москвы (в пределах МКАД) число видов и состав видов в основном совпадал с ранее выявленным мною для данной более обширной (включающей часть нынешнего природного комплекса) территории (Бязров, 1994). Здесь были представлены лишайники всех 4-х выявленных в Москве групп чувствительности к загрязнению воздуха (от наиболее устойчивых (5 видов) до представителей наиболее чувствительных в условиях Москвы лишайников (1 вид). Обнаружение здесь последнего вида, согласно критериям и масштабу, принятым в Экологическом атласе Москвы (2000), позволяло отнести квартал в целом к территории со слабой степенью загрязнения воздуха (в условиях Москвы). Виды, внесенные в Красную книгу города (2001), на обследованной территории отсутствовали.

Число видов на каждом из 12 выделенных участков варьирует от 3 до 8 (табл. 3.7).

Таблица 3.7. Распределение средних для участка величин ИЧАf и показателей количества видов в подлежащем реконструкции квартале 42-А на ул. Обручева, г.Москва (май 2003 г.)

Участок	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Средняя
Величина ИЧАf	3.2	3.3	2.7	3.7	10.3	6.0	7.4	8.0	10.1	6.3	11.1	12.0	6.9
Число видов	3	6	5	3	8	5	6	6	5	5	6	7	5.4

Для всей обследованной территории средняя величина ИЧАf = 6.9. Чаще при ранжировании изучаемого единства по величине индексов принимают одинаковый размер шага, хотя сам я не сторонник такого подхода на основе показателей объектов живой природы. В данном случае, однако, была принята величина шага 5. Соответственно, участки I, II, III и IV были объединены в ранг территорий с наименьшей величиной ИЧАf (1–5), число встреченных здесь видов 7, средняя фактическая величин ИЧАf = 3.3; участки VI, VII, VIII и X отнесены к рангу территорий с величиной ИЧАf 5.1–10, число встреченных здесь видов также 7, средняя фактическая величин ИЧАf = 6.9, т.е. соответствующая средней для всего квартала; участки V, IX, XI и XII составили ранг территорий с величиной ИЧАf более 10, число встреченных здесь видов 12, средняя фактическая величин ИЧАf = 11.1.

Результаты показывают, что распределение лишайников связано не только с загрязнением. Так, участок XII, расположенный на стыке ул. Обручева и Ленинского пр., в достаточно глубоком понижении, где, вероятно, уровень грунтовых вод расположен неглубоко, отличался главенствующей ролью ивы в древесных насаждениях. А с этой породой всюду связано значительное число видов лишайников. На двух обследованных на этом участке тополях встречено всего по 2 вида лишайников, давших величину ИЧАf 4 и 5, тогда как на ивах число видов на одном стволе 3–6, и величина ИЧАf 11–17. При обследовании территории квартала не удалось соблюсти главное условие такого рода градиентных исследований – “при прочих равных условиях”, поскольку распределение древесных пород по территории оказалось неравномерным. Кроме того, на части территории деревья отсутствовали, что, вероятно, было связано с особенностями проектирования ландшафтных архитекторов.

Аналогичные задачи и тем же методом в июне 2003 г. решались и в рамках экологической экспертизы проекта по реконструкции части территории 3-го микрорайона (вдоль ул. Юности) г. Зеленограда в связи со сносом здесь пятиэтажных жилых зданий старой постройки. Экспертизу также проводил Центр экологических инициатив, г. Москва.

Обследованная территория, как и в предшествующем случае, была озеленена достаточно хорошо, причем присутствовали элементы как организованного, так и стихийного озеленения. В основном, это были древесные насаждения разных пород как хвойные (лиственница, ель), так и лиственные (тополь, осина, липа, береза, клены, вяз, дуб, каштан, рябина, вишня, яблоня, боярышник, карагана и др.). Состояние деревьев было хорошее, за исключением некоторых старых яблонь.

На стволах деревьев различных пород обнаружены представители 16 видов лишайников. Это *Caloplaca cerina*, *C. holocarpa*, *Candelariella vitellina*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora hagenii*, *L. varia*, *Lecidella elaeochroma*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia nigricans*, *P. orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *P. tenella*, *Physconia distorta*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*. Здесь также представлены лишайники всех 4-х выявленных в Москве групп чувствительности к загрязнению воздуха (от наиболее устойчивых (5 видов) до представителей наиболее чувствительных в условиях Москвы лишайников (1 вид), причем этот вид встречен на всех 10 участках (правда, далеко не всегда его представители попадали на учетные площадки, закладываемые на деревьях). Согласно критериям и масштабу, принятым в Экологическом атласе Москвы (2000), обнаружение здесь видов последней группы позволяет отнести всю площадь в целом к территории со слабой степенью загрязнения воздуха (в условиях Москвы).

Таблица 3.8. Распределение средних для участка величин ИЧАf и показателей количества видов в подлежащей реконструкции части 3 микрорайоне г. Зеленограда (июнь 2003 г.)

Участок	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Средняя
ИЧАf	13.7	12.6	14.6	13.7	12.2	11.7	11.0	11.4	12.4	11.8	12.5
Число видов	9	12	11	10	10	8	12	12	12	12	11

Виды лишайников, внесенные в Красную книгу г. Москвы (2001), на обследованной площади не встречены.

Число видов на каждом из 10 выделенных участков варьирует от 8 до 12, в среднем – 11 на участок (табл. 3.8).

Среднее значение ИЧАf для всех 10 участков – 12.5 при крайних величинах индекса 11.0-14.6. Такое незначительное варьирование величин индекса, достаточно большое сходство видового разнообразия лишайников сравниваемых 10 участков, присутствие представителей самой чувствительной к загрязнению группы лишайников на всех участках дало основание сделать заключение, что на обследованной территории нельзя достоверно выделить группы участков, различающиеся условиями жизни для лишайников. По этому показателю вся обследованная площадь относительно однообразна (в рамках принятого ее деления на 10 участков). Если ее соотнести к территории г. Москвы в пределах МКАД, то в этой части Зеленограда условия жизни для лишайников аналогичны тем, которые в Москве характерны для выделов ее территории, ранжированных в Экологическом атласе Москвы (2000) как наиболее благоприятные (в условиях Москвы) для представителей этой группы грибов.

## 3.4. Результаты изучения лишенобиоты Москвы в 2006 г.

### 3.4.1. Лишайники по трансектам на территории Москвы

Летом и осенью 2006 г. я обследовал более трети территории города (в пределах МКАД) с целью выявления произошедших с начала 1990-х изменений видового состава лишайников. Методика сбора материала в основном была аналогична использованной в 1988–1991 гг, характеристика которой дана ранее (3.2.1). Отличие состояло в том, что учет лишайников был проведен не на всей территории города в пределах МКАД, а на шести трансектах, три из которых пересекали всю территорию города с севера на юг, а направление трех других было восток – запад. Ширина каждого из них была 2 км, а учетной площадью был квадратный километр трансекта (рис.3.4). Ранее я предлагал эти трансекты для учета на них лишайников каждые 5 лет при мониторинге состояния атмосферного воздуха в городе методами лишеноиндикации (Бязров, 1998, 2002). Тогда также предлагалось каждые 10 лет проводить обследование всей территории города для выявления динамики видового состава лишайников и суждения об эффективности проводимых в городе мероприятий по поддержанию качества атмосферного воздуха на приемлемом уровне. Однако предложенные мною проекты, включающие такие исследования, не получили материальной поддержки ни на городском, ни на федеральном уровнях.

Таблица 3.9. Число видов лишайников в квадратах 1 x 1 км на трансектах направления Север-Юг (столбцы VII-VIII, XV-XVI, XXIII-XXIV)

VII		VIII		XV		XVI		XXIII		XXIV	
1990	2006	1990	2006	1990	2006	1990	2006	1990	2006	1990	2006
				6	14						
				9	16	9	15				
				2	6	0	10				
6	7	7	14	1	4	0	4	7	10		
3	7	5	17	1	6	0	5	13	17	10	20
0	5	0	8	0	8	0	10	10	17	11	17
3	7	5	7	0	6	0	8	10	20	10	20
3	8	2	10	0	8	4	18	11	20	12	18
4	12	2	10	4	15	6	12	12	22	8	19
7	15	7	11	4	7	5	12	6	16	11	17
7	12	7	12	0	3	2	11	5	17	8	11
5	18	8	19	2	9	0	5	2	14	0	5
1	14	2	14	0	2	0	6	1	14	2	15
0	9	1	11	1	7	0	9	0	11	0	8
0	12	4	12	0	2	1	10	0	9	0	8
1	15	0	13	1	6	0	7	0	7	0	12
4	13	5	16	0	8	1	10	0	9	0	10
5	12	9	16	1	9	0	5	0	7	0	6
18	26	11	17	1	3	1	7	0	5	0	4
3	13	7	13	0	3	0	4	0	4	0	9
2	10	14	21	1	7	0	8	0	11	0	4
4	11	9	19	1	9	0	7	0	8	0	8
2	12	2	10	1	10	0	5	0	9	0	11
4	10	3	11	0	5	0	9	1	10	0	8
0	8	0	14	0	8	0	10	0	9	0	11
4	14	3	15	4	10	3	8	0	10	0	14
2	15	4	13	3	10	3	9	0	9	0	9
0	9	4	15	0	12	4	12	0	7	0	8
0	14	4	16	0	12	0	13	0	6	0	5
2	13	2	14	6	13	3	16	0	8	0	6
9	20	7	25	3	12	2	11	0	9	0	7
3	20	10	16	2	9	5	15	0	9	0	9
0	13	12	21	3	10	4	10	0	8	0	7
		1	13	5	9	3	9	0	14	0	6
		0	7	2	14	2	9	3	9	7	17
				2	9	0	9	5	14	5	24
				5	15	0	6				
				5	11	0	7				

Таблица 3.10. Число видов лишайников в квадратах 1 x 1 км на трансектах направления Запад-Восток, строки 10–11, 19–20, 28–29

10	2006			10	8	6	10	15	11	7	8	9	18	10	3	7	12	16	15	9	18	20	17	16	17	22	18	20	15	18	
	1990			1	1	1	2	7	7	0	1	2	7	2	0	4	5	4	2	0	4	5	3	6	11	12	10	10	11	9	
11	2006	8	18	10	2	11	12	12	8	6	6	14	12	4	3	11	10	12	15	21	22	22	17	11	12	15	26	19	11	12	
	1990	5	5	2	0	3	7	7	2	0	4	10	10	3	0	2	3	3	0	7	6	2	5	8	3	7	14	4	0	5	
19	2006	17	20	15	19	12	12	26	17	11	7	9	11	8	10	3	7	3	9	8	9	2	6	5	4	8	10	15	14	15	12
	1990	7	10	7	8	4	4	18	11	3	3	2	2	2	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	2	3
20	2006	19	17	12	14	8	18	13	13	10	14	5	6	7	11	3	4	5	4	9	6	7	7	4	9	10	13	14	17	11	8
	1990	13	10	0	4	4	9	3	7	6	3	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	4	4	1
28	2006			9	22	15	9	15	11	14	17	10	14	14	12	12	10	11	12	9	4	7	7	8	5	3	2	14	17	17	
	1990			2	17	4	0	4	4	10	10	3	3	4	0	4	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	5	3
29	2006				22	18	13	16	23	12	10	11	13	17	12	13	9	12	16	3	10	8	6	5	6	4	4	14	22	19	
	1990				16	12	0	4	10	2	2	4	6	2	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	9	10

Западный трансект (столбцы VII и VIII шириной 1 км каждый в табл. 3.9) на севере начинался у пересечения Октябрьской железной дороги и МКАД (77–78 км), пересекал части лесопарков Покровское-Стрешнево и Фили-Кунцево, а на юге заканчивался на МКАД (42 км) км в районе Теплый стан. Центральный трансект (столбцы XV и XVI) на севере начинался от пересечения Алтуфьевского шоссе и МКАД (85–86 км), пересекал часть территории Главного ботанического сада, Александровский сад в центре города и на юге заканчивался у пересечения Варшавского шоссе и МКАД (32–33 км). Восточный трансект (столбцы XXIII и XXIV) на севере начинался от пересечения Ярославского шоссе и МКАД (94–95 км), проходил через Лосиный остров, район Марьино и на юге заканчивался восточнее пересечения Каширского шоссе и МКАД (23–24 км).

Северный трансект (ряды 10 и 11 в табл. 3.10) на западе начинался от МКАД (66–67 км) в районе Строгино (ул. Исаковского), пересекал Лесную опытную дачу Тимирязевской сельскохозяйственной академии, южную часть Лосино острова и на востоке заканчивался у МКАД (103–104 км) в районе Гольяново (ул. Красноярская). Центральный трансект (ряды 19 и 20) на западе начинался от МКАД (57–58 км) севернее ул. Молодогвардейская, а на востоке заканчивался у места пересечения МКАД (3–4 км) и железной дороги в г. Владимир. Южный трансект (ряды 28 и 29) на западе начинался от пересечения Боровского шоссе и МКАД (48–49 км), а на востоке пересекал южную часть Кузьминского лесопарка и заканчивался у МКАД (13–14 км) севернее ул. Верхние поля.

Эти трансекты охватили части территорий всех 9 административных округов, расположенных в пределах МКАД. Общее число обследованных квадратов 1 x 1 км составило 336, т.е. более трети всей площади города в границах МКАД. Всего в 2006 г. в этих квадратах были обнаружены представители 64 видов лишайников, обитающих на стволах деревьев и кустарников до высоты 2.5 м (табл. 3.11.). В таблице 3.11, кроме видового состава лишайников, встреченных на обследованных трансектах в 1988–1991 и 2006 гг., показано: **наличие органов размножения** – А – апотеции, I – изидии, S – соредии; **отношение вида к освещённости местообитания** – С (С2 – затененные местообитания, освещённость 5–10% ; С3 – полузатененные местообитания, освещённость 10–20%; С4 – полусвещённые и освещённые местообитания, освещённость до 40%); **отношение вида к величине рН субстрата** – К (К1 – субстрат экстремально кислый и очень кислый, рН<4.0; К2 – субстрат довольно кислый, рН 4.1–4.8; К3 – субстрат умеренно кислый, рН 4.9–5.6; К4 – субстрат полунейтральный, рН 5.7–6.5; К5 – субстрат нейтральный или щелочной, рН>6.5); **отношение вида к богатству субстрата элементами питания** – Э (Э1 – очень бедная минеральными элементами (Mg, Ca, K, Na, N) кора деревьев как у ели, лиственницы, березы; Э2 – умеренно богатая минеральными элементами кора деревьев с очень малой эвтрофикацией; Э3 – кора богата минеральными элементами или умеренно покрыта пылью; Э4 – богатая минеральными элементами кора, часто покрыта густым слоем пыли); **отношение вида к степени загрязнения воздушной среды территории** – токсифобность (Тф) – Тф1 – наиболее устойчивые к загрязнению воздуха виды, Тф5 – наиболее чувствительные к загрязнению воздуха виды, Тф? – сведения о реакции вида на загрязнение воздуха автору неизвестны; **отношение вида к степени окультуренности** – гемеробность (Гм) местообитания – агемеротоп (агм) – вид, приуроченный исключительно к естественным субстратам и эко-

Таблица 3.11. Встречаемость лишайников на обследованных трансектах через территорию Москвы в 1988–1991 (1990) и 2006 гг. [*N* – число квадратов 1 x 1 км, где встречен вид; % – доля от общего числа квадратов (336)]

Наличие органов размножения <sup>1</sup>	Вид	1990		2006		Экологическая характеристика вида <sup>1</sup>				
		N	%	N	%	C	K	Э	Тф	Гм
A	<i>Amandinea punctata</i> (Hoffm.) Coppins et Scheid.	0	0	2	0.6	C4	K3	Э3	Тф2	ПЛГМ
A	<i>Arthrosporium populorum</i> A. Massal.	0	0	12	3.6	C4	K3	Э3	Тф3	ЭВГМ
A	<i>Biatora helvola</i> Körb. ex Hellb.	0	0	12	3.6	C2	K3	Э1	Тф4	МЗГМ
A	<i>Caloplaca cerina</i> (Ehrh. ex Hedwig) Th. Fr.	8	2.4	189	56.2	C4	K4	Э3	Тф2	МЗГМ
A	<i>C. holocarpa</i> (Hoffm. ex Ach.) Wade	11	3.3	107	31.8	C4	K5	Э3	Тф3	ПЛГМ
A	<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	18	5.4	192	57.1	C4	K3	Э3	Тф2	ПЛГМ
A	<i>C. xanthostigma</i> (Ach.) Lettau	0	0	3	0.9	C4	K3	Э3	Тф3	ПЛГМ
A	<i>Cetraria sepincola</i> (Ehrh.) Ach.	10	3.	17	5.1	C4	K2	Э2	Тф4	МЗГМ
S	<i>Chrysothrix candelaris</i> (L.) J. R. Laundon	0	0	18	5.3	C2	K2	Э2	Тф4	ЭВГМ
A	<i>Cladonia caespitica</i> (Pers.) Flörke	1	0.3	0	0	C3	K3	Э2	Тф4	ЭВГМ
A,S	<i>C. cenotea</i> (Ach.) Schaer	0	0	1	0.3	C3	K1	Э1	Тф3	ЭВГМ
A,S	<i>C. chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	16	4.7	2	0.6	C3	K2	Э2	Тф4	ЭВГМ
A,S	<i>C. coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	54	16.1	71	21.1	C3	K2	Э2	Тф3	ЭВГМ
A,S	<i>C. digitata</i> (L.) Hoffm.	5	1.5	0	0	C3	K1	Э2	Тф2	МЗГМ
A,S	<i>C. fimbriata</i> (L.) Fr.	38	11.3	66	19.6	C4	K2	Э1	Тф3	ЭВГМ
A,S	<i>C. glauca</i> Flörke	0	0	1	0.3	C4	K1	Э1	Тф?	МЗГМ
A,S	<i>C. macilenta</i> Hoffm.	0	0	1	0.3	C4	K1	Э1	Тф?	МЗГМ
A,S	<i>C. ochrochlora</i> Flörke	0	0	1	0.3	C3	K1	Э2	Тф4	МЗГМ
A,S	<i>C. ramulosa</i> (With.) J. R. Laundon	0	0	1	0.3	C4	K1	Э2	Тф?	МЗГМ
A	<i>C. squamosa</i> Hoffm.	0	0	1	0.3	C3	K1	Э2	Тф?	ЭВГМ
A,S	<i>C. subulata</i> (L.) Weber ex F. H. Wigg.	0	0	4	1.2	C4	K2	Э1	Тф?	ЭВГМ
S	<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	0	0	1	0.3	C4	K2	Э3	Тф4	ПЛГМ
S	<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach.) M. Choisy	14	4.2	32	9.5	C3	K1	Э2	Тф3	ПЛГМ
S	<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	80	23.8	120	35.7	C4	K2	Э2	Тф3	ПЛГМ
A	<i>Lecania dubitans</i> (Nyl.) A. L. Sm.	0	0	2	0.6	C4	K2	Э2	Тф3	ЭВГМ
A	<i>L. fuscella</i> (Schaer.) A. Massal.	0	0	5	1.5	C4	K3	Э2	Тф3	МЗГМ
A	<i>Lecanora carpinea</i> (L.) Vain.	0	0	2	0.6	C3	K3	Э2	Тф4	ЭВГМ
A	<i>L. hagenii</i> (Ach.) Ach.	27	8.	221	65.8	C3	K5	Э4	Тф1	ПЛГМ
A	<i>L. piniperda</i> Körb.	0	0	32	9.5	C4	K1	Э2	Тф3	ПЛГМ
A	<i>L. pulicaria</i> (Pers.) Ach.	0	0	4	1.2	C4	K1	Э2	Тф3	МЗГМ
A	<i>L. symmetrica</i> (Ach.) Ach.	1	0.3	42	12.5	C4	K3	Э3	Тф4	МЗГМ
A	<i>L. varia</i> (Hoffm.) Ach.	27	8.	84	25.	C4	K2	Э2	Тф2	ПЛГМ

A	<i>Lecidea erythrophaea</i> Flörke ex Sommerf.	2	0.6	9	2.7	C3	K3	Э1	4	МЗГМ
A	<i>Lecidella elaeochroma</i> (Ach.) M. Choisy	0	0	1	0.3	C3	K3	Э3	3	ЭВГМ
S	<i>Lepraria incana</i> (L.) Ach.	33	9.8	71	21.1	C2	K2	Э2	1	ПЛГМ
S	<i>L. lobificans</i> Nyl.	0	0	7	2.	C2	K2	Э2	4	ЭВГМ
A	<i>Maronea constans</i> (Nyl.) Hepp	0	0	1	0.3	C4	K2	Э2	Тф?	ЭВГМ
I	<i>Melanelia elegantula</i> (Zahlbr.) Essl.	0	0	1	0.3	C4	K2	Э2	Тф4	ПЛГМ
I	<i>M. exasperata</i> (De Not.) Essl	1	0.3	5	1.5	C4	K3	Э3	Тф4	ЭВГМ
I	<i>M. exasperatula</i> (Nyl.) Essl.	1	0.3	8	2.4	C4	K3	Э3	Тф3	ПЛГМ
A	<i>M. olivacea</i> (L.) Essl.	0	0	18	5.3	C4	K1	Э2	Тф3	ПЛГМ
I,S	<i>M. subargentifera</i> (Nyl.) Essl.	0	0	1	0.3	C4	K4	Э4	Тф4	ЭВГМ
A	<i>Micarea lignaria</i> (Ach.) Hedl.	0	0	4	1.2	C3	K2	Э2	Тф2	ЭВГМ
A	<i>Opegrapha atra</i> Pers.	39	11.6	0	0	C2	K3	Э3	Тф4	ЭВГМ
A	<i>O. rufescens</i> Pers.	2	0.6	0	0	C2	K3	Э3	Тф4	МЗГМ
S	<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	111	33.	218	64.9	C4	K3	Э3	Тф2	ПЛГМ
S	<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.	3	0.9	0	0	C3	K1	Э2	Тф4	ЭВГМ
S	<i>P. hyperopta</i> (Ach.) Arnold	1	0.3	0	0	C3	K1	Э2	Тф3	МЗГМ
S	<i>Pertusaria albescens</i> (Hudson) M. Choisy & Werner	0	0	2	0.6	C3	K3	Э3	Тф4	ПЛГМ
A	<i>P. leioplaca</i> DC.	0	0	2	0.6	C2	K3	Э2	Тф3	МЗГМ
A	<i>Phaeophyscia ciliata</i> (Hoffm.) Moberg	3	0.9	0	0	C4	K3	Э3	Тф2	ЭВГМ
S	<i>P. nigricans</i> (Flörke) Moberg	4	1.2	179	53.3	C4	K5	Э4	Тф2	МТГМ
S	<i>P. orbicularis</i> (Neck.) Moberg	145	43.1	336	100.	C4	K4	Э4	Тф1	МТГМ
S	<i>P. sciastra</i> (Ach.) Moberg	0	0	24	7.1	C4	K5	Э4	Тф2	ПЛГМ
S	<i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H. Oliver	0	0	272	81.	C4	K4	Э4	Тф2	ПЛГМ
A	<i>P. aipolia</i> (Ehrh. ex Humb.) Fürrr.	1	0.3	0	0	C4	K4	Э3	Тф4	ПЛГМ
S	<i>P. dubia</i> (Hoffm.) Lettau	0	0	24	7.1	C4	K3	Э3	Тф2	ПЛГМ
A	<i>P. stellaris</i> (L.) Nyl.	161	47.9	307	91.4	C4	K3	Э3	Тф1	ЭВГМ
S	<i>P. tenella</i> (Scop.) DC.	0	0	8	2.4	C4	K3	Э4	Тф2	ПЛГМ
S	<i>P. tribacia</i> (Ach.) Nyl.	5	1.5	70	20.8	C4	K3	Э3	Тф2	ПЛГМ
A	<i>Physconia distorta</i> (With.) J. R. Laundon	0	0	1	0.3	C4	K4	Э4	Тф3	ПЛГМ
I,S	<i>P. grisea</i> (Lam.) Poelt	1	0.3	0	0	C4	K4	Э4	Тф2	ПЛГМ
S	<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach.	0	0	1	0.3	C3	K3	Э2	Тф3	ПЛГМ
S	<i>R. pollinaria</i> (Westr.) Ach.	0	0	1	0.3	C4	K2	Э3	Тф4	ПЛГМ
A	<i>Rinodina pyrina</i> (Ach.) Arnold	0	0	6	1.8	C4	K4	Э3	Тф3	ПЛГМ
A,S	<i>Scoliciosporum</i> <i>chlorococcum</i> (Graewe ex Stenh.) Vezda	138	41.	336	100.	C3	K2	Э3	Тф1	ПЛГМ
A	<i>Strangospora pinicola</i> (A. Massal.) Körb.	0	0	4	1.2	C4	K2	Э3	Тф1	ПЛГМ
S	<i>Trapeliopsis granulosa</i> (Hoffm.) Lumbsch	0	0	34	10.1	C4	K2	Э2	Тф1	ЭВГМ
S	<i>Tuckermannopsis</i> <i>chlorophylla</i> (Willd.) Hale	1	0.3	2	0.6	C3	K2	Э2	Тф4	ПЛГМ

S	<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattsson & M. J. Lai	30	8.9	41	12.2	C3	K1	Э1	Тф3	ЭВГМ
S	<i>Xanthoria candelaria</i> (L.) Th. Fr.	0	0	2	0.6	C4	K3	Э4	Тф3	ПЛГМ
A	<i>X. parietina</i> (L.) Th. Fr.	35	10.4	326	97.0	C4	K4	Э4	Тф1	ПЛГМ
A	<i>X. polycarpa</i> (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber	2	0.6	57	17.0	C4	K2	Э4	Тф2	ПЛГМ
Всего видов		35		64						

<sup>1</sup> – объяснение обозначений в тексте

системам, не испытывающим воздействия человека; олигогемеротоп (олгм) – вид, приуроченный исключительно к естественным субстратам и встречающийся также и в экосистемах с очень незначительным антропогенным воздействием; мезогемеротоп (мзгм) – вид, встречающийся на естественных субстратах также и в экосистемах, незначительно измененных человеком; эвгемеротоп (эвгм) – вид, встречающийся на естественных субстратах также и в экосистемах с умеренным или периодическим воздействием человека; полигемеротоп (плгм) – вид, встречающийся на естественных и искусственных субстратах также и в экосистемах со значительным воздействием человека; метагемеротоп (мтгм) – вид, также встречающийся на субстратах и в экосистемах, полностью созданных человеком. Гемеробность оценивается на основе модифицированной мною шкалы Х.Х. Трасса (Trass 1973) с использованием сведений В. Litterski (1999). При этом следует помнить, что виды, принадлежащие к последующей группе названной шкалы, могут встречаться в местообитаниях, характерных для предшествующих групп. Фактически это шкала перехода от стенотопных к эвритопным видам по градиенту степени освоения местообитания человеком. Отношение вида к другим факторам среды оценены по пятибалльной шкале на основе уже имеющихся обобщений (Инсарова, Инсаров 1989; Wirth 1991) и личного опыта (Бязров 1994, 2002). Представители групп Тф5, агм и олгм в Москве пока не обнаружены.

Лишайники были встречены во всех квадратах 1 × 1 км, число видов в квадрате варьировало от 2 до 26 при среднем значении этого показателя около 11 (табл. 3.12). Виды *Biatora helvola*, *Cladonia cenotea*, *Cladonia glauca*, *Lecania fuscella*, *Lecanora carpinea*, *L. pulcaris*, *Lepraria lobificans*, *Maronea constans*, *Melanelia elegantula*, *M. subargentifera*, *Micarea lignaria*, *Pertusaria leioplaca*, *Phaeophyscia sciastra*, *Strangospora pinicola* дополняют список из 135 таксонов (3.3.1) и увеличивают его до 149 видов. Виды *Evernia prunastri*, *Ramalina farinacea*, *R. pollinaria*, считающиеся чувствительными к кислому загрязнению, встречены лишь по одному разу и были представлены небольшими (до 2 см) чахлыми экземплярами, растущими на основаниях стволов деревьев в лесных массивах.

16 лет назад на этих шести трансектах в том же уровне поселения на стволах деревьев были встречены представители 35 видов лишайники. Они отсутствовали в 125 квадратах 1 × 1 км (37% от общего числа), тогда как в 2006 г. лишайники были обнаружены во всех 336 квадратах (табл. 3.11). Из 64 встреченных видов представители двух видов – *Phaeophyscia orbicularis* и *Scoliciosporum chlorococcum* – отмечены во всех 336 квадратах 1 × 1 км. Еще 8 видов в 2006 г. были обнаружены в более чем 50% квадратов – *Caloplaca cerina* (56%), *Candelariella vitellina* (57%), *Lecanora hagenii* (66%), *Parmelia sulcata* (65%), *Phaeophyscia nigricans* (53%), *Physcia*

Таблица 3.12. Распределение числа видов по 336 квадратам шести трансект в 1988-1991 и 2006 гг.

Число видов	1990		2006	
	Число квадратов	%	Число квадратов	%
0	125	37.2	0	0
1	30	8.9	0	0
2	36	10.7	5	1.5
3	28	8.3	8	2.4
4	29	8.6	11	3.3
5	20	5.9	12	3.6
6	9	2.7	17	5.1
7	14	4.2	23	6.8
8	5	1.5	28	8.3
9	8	2.4	35	10.4
10	15	4.5	31	9.2
11	5	1.5	21	6.3
12	5	1.5	25	7.4
13	2	0.6	12	3.6
14	2	0.6	24	7.1
15	0	0	18	5.4
16	1	0.3	9	2.7
17	1	0.3	16	4.7
18	1	0.3	10	3.
19	0		7	2.
20	0		9	2.7
21	0		3	0.9
22	0		7	2.
23	0		1	0.3
24	0		1	0.3
25	0		1	0.3
26	0		2	0.6
Среднее число видов в квадрате	3.1		11.3	

*adscendens* (81%), *Physcia stellaris* (91%), *Xanthoria parietina* (97%). У 11 видов в 2006 г. встречаемость в квадратах трансект была от 10 до 50% (табл. 3.11). Почти треть видов в 2006 г. была встречена всего в 1–2 квадратах. Эти участки, возможно, станут для них при благоприятных условиях отправными точками для освоения

Таблица 3.13. Распределение числа видов эпифитных лишайников по отношению к освещённости (С) местообитания в квадратах на шести трансектах в 1988–1991 и 2006 гг.

Класс освещённости (С) <sup>1</sup>	1990		2006	
	Число видов	%	Число видов	%
С2	3	8.6	6	9.4
С3	12	34.3	16	25.
С4	20	57.1	42	65.6

<sup>1</sup> – объяснение обозначений в тексте

Таблица 3.14. Распределение числа видов эпифитных по отношению к величине рН субстрата в квадратах на шести трансектах в 1988–1991 и 2006 гг.

Класс величины рН субстрата (К) <sup>1</sup>	1990		2006	
	Число видов	%	Число видов	%
К1	5	14.3	11	17.2
К2	10	28.6	21	32.8
К3	12	34.2	21	32.8
К4	5	14.3	7	10.9
К5	3	8.6	4	6.3

<sup>1</sup> – объяснение обозначений в тексте

новых территорий. По данным учетов 1988-1991 гг., виды, величина встречаемости которых в тех же 336 квадратах шести трансект превышала 50%, отсутствовали (табл. 3.1 и 3.11). В те годы представители только трех видов были обнаружены более чем в 40% этих обследованных квадратов – *Phaeophyscia orbicularis* (43%), *Physcia stellaris* (49%), *Scoliciosporun chlorococcum* (41%). К 2006 г. эти же виды, а также *Xanthoria parietina*, *Physcia adscendens* заселили все или почти все квадраты этих шести трансект.

Как в конце 1980-х, так и в 2006 г. на обследованной территории среди эпифитных лишайников преобладали виды, предпочитающие хорошо освещенные местообитания (табл.3.13), что соответствует условиям города, где сомкнутые насаждения деревьев занимают относительно небольшие площади. Именно за счет таких видов произошло увеличение общего их числа к 2006 г. (табл.3.11). Виды, предпочитающие сильно затененные (С1) или постоянно освещённые (С5) местообитания, не обнаружены.

Таблица 3.15. Матрица количественного распределения видов эпифитных лишайников в квадратах на шести трансектах по классам встречаемости видов и классам величин рН субстрата (К) в 1988-1991 и 2006 гг.

Класс величины рН (К) <sup>1</sup>	Год	Класс встречаемости видов (% квадратов)					Всего видов
		<5%	5.1-15	15.1-30	30.1-50	>50%	
К1	1990	4	1	0	0	0	5
	2006	6	4	1	0	0	11
К2	1990	4	4	1	1	0	10
	2006	11	3	5	1	1	21
К3	1990	8	2	0	2	0	12
	2006	13	2	2	1	3	21
К4	1990	3	1	0	1	0	5
	2006	3	0	0	0	4	7
К5	1990	2	1	0	0	0	3
	2006	0	1	0	0	3	4
Всего видов	1990	21	9	1	4	0	35
	2006	33	10	8	2	11	64

<sup>1</sup> – объяснение обозначений в тексте

Таблица 3.16. Распределение числа видов эпифитных лишайников по отношению к богатству субстрата элементами питания в квадратах на шести трансектах в 1988–1991 и 2006 гг.

Класс богатства субстрата (Э) <sup>1</sup>	1990		2006	
	Число видов	%	Число видов	%
Э1	3	8,6	8	12,5
Э2	12	34,3	25	39,1
Э3	14	40,	20	31,2
Э4	6	17,1	11	17,2

<sup>1</sup> – объяснение обозначений в тексте

Среди видов, встреченных в конце 1980-х и в 2006 г. количественно преобладают виды, предпочитающие довольно кислый (рН 4.1–4.8) и умеренно кислый (рН 4.9–5.6) субстрат (табл. 3.14). Однако виды, имеющие высокие показатели встречаемости (*Caloplaca cerina*, *C. holocarpa*, *Lecanora hagenii*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia nigricans*, *P. orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *Xanthoria parietina*), чаще предпочитают полунейтральный или нейтральный субстраты (табл. 3.15). В целом же в оба срока более половины видов относились к классу встречаемости <5% (табл. 3.13).

Среди эпифитных лишайников города по числу видов преобладают такие, которые селятся на умеренно богатой минеральными элементами коре деревьев с очень малой эвтрофикацией или коре, богатой минеральными элементами или умеренно покрытой пылью (табл. 3.16). Однако виды с высокой частотой встречаемости как *Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia nigricans*, *P. orbicularis*, *P. sciastra*, *Physcia adscendens*, *Xanthoria parietina* характеризуют как предпочитающие богатые элементами питания субстраты (Wirth, 1991).

Сравнение видов по степени устойчивости к загрязнению показывает, что за период с 1988–1991 гг по 2006 г. произошло заметное увеличение числа видов, относительно более чувствительных к загрязнению воздуха (классы Тф3 и Тф4), хотя доля видов класса Тф4 в общем числе учтенных таксонов осталась почти на прежнем уровне (табл. 3.17).

В сравниваемые сроки пропорции между видами по их отношению их к степени окультуренности ландшафта (гемеробность) в целом остались неизменными, исключая представителей класса метагемеротопов, где число видов не изменилось, и, соответственно, доля их в 2006 г. уменьшилась (табл. 3.18). Как и в 1988–1991 г.,

Таблица 3.17. Распределение числа видов эпифитных по классам токсифобности (Тф) в квадратах на шести трансектах в 1988-1991 и 2006 гг.

Класс токсифобности (Тф) <sup>1</sup>	1990		2006	
	Число видов	%	Число видов	%
Тф1	4	11,4	6	9,4
Тф2	10	28,6	13	20,3
Тф3	8	22,9	19	29,7
Тф4	11	31,4	19	29,7
Тф?	2	5,7	7	10,9

<sup>1</sup> – объяснение обозначений в тексте

отсутствуют виды, предпочитающие естественные экосистемы (агемеротопы) или также встречающиеся в экосистемах с незначительным антропогенным воздействием (олигогемеротопы).

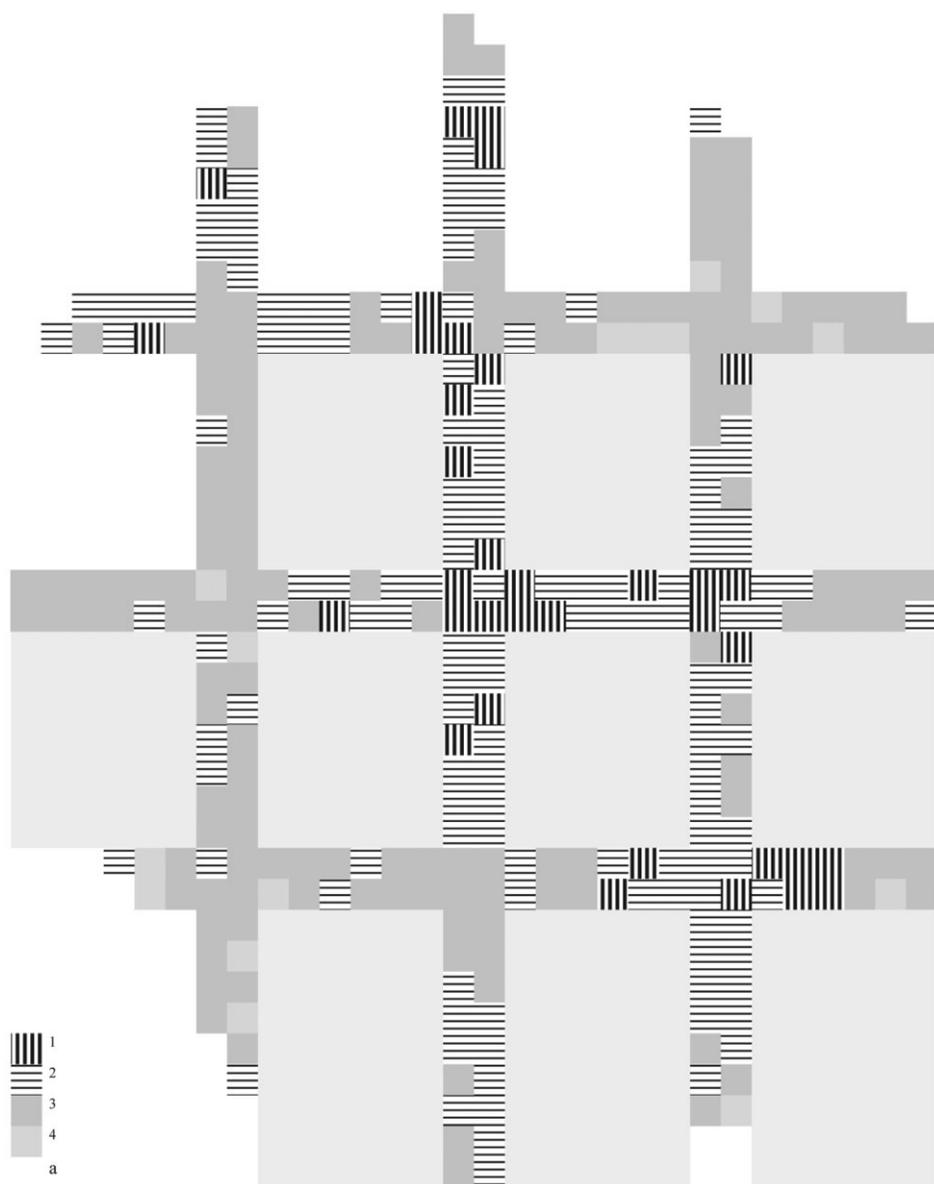


Рис.3.6. Схема деления участков трансекта через территорию Москвы в 2006 г. по числу видов эпифитных лишайников на 1 кв. км: 1 – критически опасные участки (2–5 видов); 2 – крайне опасные участки (6–10 видов); 3 – опасные участки (11–20 видов); 4 – умеренно опасные участки (>20 видов); а – сторона квадрата 1 км.

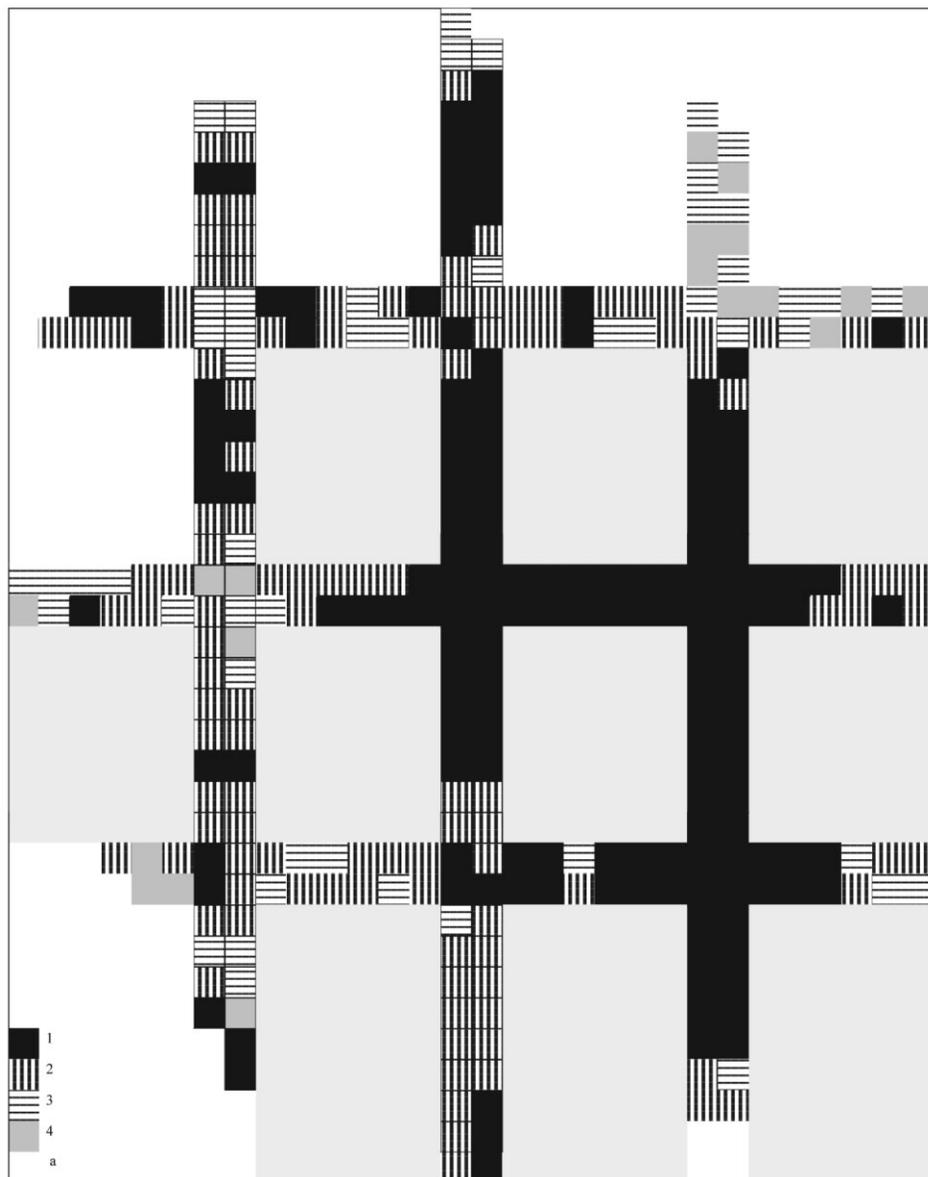


Рис.3.7. Схема деления участков трансект через территорию Москвы в 1988–1991 гг. по числу видов эпифитных лишайников на 1 кв. км: 1 – “лишайниковая пустыня”(0–1 видов), катастрофически опасные участки; 2 – критически опасные участки (2–5 видов); 3 – крайне опасные участки (6–10 видов); 4 – опасные участки (>10 видов); а – сторона квадрата 1 км.

Таблица 3.18. Распределение числа видов эпифитных лишайников по классам геме-робности в 1988–1991 и 2006 гг.

Класс геме-робности (Гм) <sup>1</sup>	1990		2006	
	Число видов	%	Число видов	%
Мезогеме-ротоп (мзгм)	7	20.	13	20.3
Эвгеме-ротоп (эвгм)	10	28.6	19	29.7
Полигеме-ротоп (плгм)	16	45.7	30	46.9
Метагеме-ротоп (мтгм)	2	5.7	2	3.1

<sup>1</sup> – объяснение обозначений в тексте

Ранее было показано, что по результатам учета особенностей распределения эпифитных лишайников в 1988–1991 гг. несколькими способами (по числу видов в квадрате, по наличию в квадрате видов определенного класса чувствительности к загрязнению воздуха, по Индексу развития эпифитных лишайников) было проведено зонирование территории города по степени загрязнения атмосферного воздуха. Первый способ (по числу видов в квадрате) был применен для графического показа результатов, полученных в 2006 г. (рис. 3.6).

Группирование квадратов трансект было аналогично тому, которое было использовано для материалов 1988–1991 г. Прежним был и подход к заливке квадратов – от темного цвета к светлому, что соответствовало переходу от неблагоприятных условий жизни для лишайников к более благоприятным. Сравнение с вырезкой тех же участков (рис.3.7) из соответствующей картосхемы (рис. 3.2) показывает, что на обследованной территории в 2006 г. ситуация для лишайников кардинально улучшилась. Исчез выдел легенды «лишайниковая пустыня», но появился выдел «>20 видов». На треть уменьшилась доля выдела 2–5 видов», более чем в 2 раза увеличилась доля выдела «6–10 видов» и более чем в 8 раз доля выдела «11–20 видов» (табл. 3.19). К 2006 г. число видов эпифитных лишайников увеличилось во всех обследованных квадратах, как в центральной части города, так и его периферийных частях. Это позволяет сделать вывод, что в сравнении с началом 1990-х, условия для жизнедеятельности ряда видов лишайников улучшились. Это выражается не только в увеличении числа видов на единицу площади, но и в увеличении частоты встречаемости на учетных площадях представителей *Caloplaca cerina*, *Candelariella*

Таблица 3.19. Количественные показатели выделов легенд на обследованных трансектах в 1988–1991 гг и в 2006 г.

Выдел легенды по числу видов	1990		2006 г.	
	Число квадратов	%	Число квадратов	%
0 -1	155	46.1	0	0
2-5	113	33.5	36	10.7
6-10	51	15.3	134	39.9
11-20	17	5.1	151	44.9
>20	0	0	15	4.5
Итого	336	100	336	100

*vitellina*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia stellaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina* и некоторых других видов, причем слоевища *Phaeophyscia orbicularis* нередко покрывали значительные поверхности стволов деревьев.

### 3.4.2. Лишайники на деревьях Бульварного полукольца

Бульварное полукольцо в центре столицы по форме напоминает подкову, оба конца которой выходят к набережным Москвы-реки. Его составляет череда из 10 разноименных бульваров, созданных в конце 18 – начале 19 веков на месте городской крепостной стены. Основная древесная порода на этих бульварах – липа, но также много кленов, тополей, есть вязы и представители ряда других видов деревьев. Начинается оно от площади Пречистенских ворот (Гоголевский бульвар), а заканчивается у площади Яузских ворот (Яузский бульвар). В 1988–1991 гг. на деревьях в пределах Бульварного полукольца были найдены слоевища только одного вида лишайников (табл. 3.1), причем это были единичные слабообразованные экземпляры *Phaeophyscia orbicularis*. Тогда я на этикетке указывал не только название бульвара, но и номера домов, в створе которых росли деревья с лишайниками, характерные особенности этих деревьев (как правило, это были деревья с наклонными стволами). Поскольку трансекты, на которых проводился учет лишайников в 2006 г., охватили большинство бульваров полукольца, есть возможность сравнить произошедшие изменения видового разнообразия лишайников на деревьях этого исторического образования (табл. 3.20). Бульвары, которые не захватывали трансекты, а также Цветной бульвар, который не входит в полукольцо, были обследованы дополнительно.

Всего на деревьях 11 бульваров центра Москвы были обнаружены представители 10 видов лишайников, из которых только *Phaeophyscia orbicularis* встречена на всех 11. Конечно, 10 видов – это немного. Однако в 1988–1991 гг. был отмечен только один вид!

Таблица 3.20. Видовой состав лишайников на деревьях бульваров центра Москвы (1 – Гоголевский, 2 – Никитский, 3 – Тверской, 4 – Страстной, 5 – Петровский, 6 – Рождественский, 7 – Сretenский, 8 – Чистопрудный, 9 – Покровский, 10 – Яузский, 11 – Цветной)

Вид	Бульвары										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Lecanora hagenii</i>	#		#			#	#	#	#		
<i>Lecanora varia</i>											#
<i>Lecanora sp.</i>			#								
<i>Parmelia sulcata</i>			#							#	
<i>Phaeophyscia nigricans</i>		#		#			#		#		#
<i>P. orbicularis</i>	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#
<i>Physcia adscendens</i>		#	#	#	#		#		#		#
<i>P. stellaris</i>		#	#				#		#	#	#
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i>	#	#	#	#	#	#	#	#	#		#
<i>Xanthoria parietina</i>		#	#	#	#	#	#	#	#		
Всего видов	3	6	8	5	4	4	7	4	7	3	6

### 3.4.3. Лишайники на деревьях садов «Эрмитаж» и «Аквариум», сквера «Патриаршьи пруды»

В центре Москвы, в пределах Садового кольца, не так много общедоступных мест в виде садов и парков, уютных скверов. К их числу принадлежат сады «Эрмитаж» и «Аквариум», сквер у Патриаршьих прудов. Сад «Эрмитаж» расположен на ул. Каретный ряд, примерно на равном расстоянии от Страстного бульвара и Садового-Каретной ул., являющейся частью Садового кольца. Сад «Аквариум» находится непосредственно на Садовом кольце, на ул. Большая Садовая. Сквер у Патриаршьих прудов расположен в ста метрах от Большой Садовой ул., он ограничен ул. Малая Бронная, Ермолаевским, Большим и Малым Патриаршьими переулками. Древесные породы в названных зеленых островках представлены липой, кленами, тополями, вязом и другими видами деревьев. В 1988–1991 гг. в пределах территории, ограниченной Садовым кольцом, включающей и Бульварное полукольцо, были встречены слоевища лишь двух видов лишайников – *Parmelia sulcata* и *Phaeophyscia orbicularis* (табл. 3.1). В 2006 г. видовой состав эпифитных лишайников только этих озелененных участков города стал более разнообразным (табл. 3.21).

### 3.4.4. Видовой состав лишенобиоты основных лесных массивов

В 14 наиболее крупных лесных массивах города в пределах МКАД – Лосиный остров (ЛО), Измайловский лесопарк и парк (Из), парк Сокольники (Ск), парк Останкино вместе с территорией Главного ботанического сада РАН и Выставочного центра (Ос), Лесная опытная дача Московской сельхозакадемии и парк (ТСХА), Кузьминский лесопарк и парк (Куз), Кусковский лесопарк и парк (Кус), Битцевский лесопарк (Битца), Теплый стан (Тс), Воробьевы горы и Нескучный сад (ВгН), Кунцевско-Филевский лесопарк (ФК), Серебряный бор (Сб), Покровское-Стрешнево-Глебово (ПСГ), Братцево (Бр) – на деревьях (Д), пнях и валеже (ПВ), почве (П) и бетоне (Б), согласно материалам автора (Бязров, 1996) и данным рукописи А.В. Пчелкина (19986), до 2006 г. были известны представители 87 видов лишайников

Таблица 3.21. Видовой состав лишайников на деревьях в садах «Эрмитаж» и «Аквариум», сквере «Патриаршьи пруды»

Вид	Эрмитаж	Аквариум	Патриаршьи пруды
<i>Candelariella vitellina</i>	#		
<i>Lecanora hagenii</i>	#		
<i>Parmelia sulcata</i>	#		#
<i>Phaeophyscia nigricans</i>	#	#	
<i>P. orbicularis</i>	#	#	#
<i>Physcia adscendens</i>	#	#	#
<i>P. stellaris</i>	#		#
<i>P. tribacia</i>	#		#
<i>Scoliosporum chlorococcum</i>	#	#	#
<i>Xanthoria parietina</i>	#	#	#
Всего видов	10	5	7











Таблица 3.23. Доля (%) представителей разных классов токсифобности и гемеробности лишайников в составе лишайнобиоты лесных массивов Москвы

Лесной массив	Классы токсифобности <sup>1</sup>					Классы гемеробности <sup>1</sup>			
	Тф1	Тф2	Тф3	Тф4	Тф?	мзгм	эвгм	плгм	мтгм
ЛО	9	18	22	38	13	31	29	35	5
Из	21	27	27	14	11	14	17	62	7
Ск	24	9	49	9	9	19	19	52	10
Ос	22	31	28	16	3	22	19	53	6
ТСХА	21	25	21	29	4	21	15	57	7
Куз	19	22	28	25	6	25	28	41	6
Кус	27	27	32	14	0	23	18	50	9
Битца	18	12	35	29	6	27	29	38	6
Тс	18	26	38	15	3	15	26	56	3
ВгН	19	35	27	15	4	4	19	69	8
ФК	14	27	29	25	5	20	20	55	5
Сб	16	16	29	31	8	26	24	45	5
ПСГ	29	29	29	13	0	5	29	57	9
Бр	38	23	31	8	0	0	31	54	15
Для всех	8	15	29	30	18	30	28	38	4

Таблица 3.24. Количественное распределение видов лишайнобиоты лесных массивов Москвы по классам токсифобности и гемеробности

Класс <sup>1</sup>	мзгб	эвгм	плгм	мтгм	Итого
Тф1	0	1	6	1	8
Тф2	1	4	9	2	16
Тф3	6	9	15	1	31
Тф4	16	11	6	0	33
Тф?	9	5	4	0	18
Итого	32	30	40	4	106

но заселенном регионе Великих озер Северной Америки, где число обнаруженных в 1980-х годах лишайников не превышало 70 таксонов (Wetmore, 1988, 1989). Во всех 14 массивах обнаружены представители *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia stellaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*. Все упомянутые таксоны – самые обычные и широко распространенные в Голарктике виды. Как было отмечено ранее (3.3), в Красную книгу города Москвы (2001) внесены 18 видов лишайников, 13 из которых – *Bryoria fuscescens*, *Cladonia botrytes*, *C. furcata*, *C. macilenta*, *Evernia mesomorpha*, *E. prunastri*, *Hypogymnia tubulosa*, *Lecanora muralis*, *Parmeliopsis ambigua*, *Peltigera canina*, *P. rufescens*, *Ramalina farinacea*, *Usnea hirta* – обитают в характеризующихся лесных массивах, причем большинство (12) – в Лосином острове (табл. 3.22). Однако эти и другие редко встречающиеся в лесных массивах Москвы виды также широко распространены в Голарктике и вне ее.

Среди лишайников, встреченных в лесных насаждениях города, отсутствуют виды, приуроченные исключительно к естественным субстратам и экосистемам или

слабо измененным человеком биогеоценозам (агемеротопы и олигогемеротопы, соответственно). В целом по числу видов преобладают полигемеротопы, а соотношение между видами разных классов токсифобности и гемеробности всех лесных массивов практически не отличается от их соотношения в Лосином острове (табл. 3.23). Можно также отметить, что виды, предпочитающие менее окультуренные местообитания (мезогемеротопы и эвгемеротопы), принадлежат к более высоким классам токсифобности лишайников (табл. 3.24).

В сохранившихся лесах Москвы нет лишайниковых или мохово-лишайниковых типов леса, за исключением небольшого (несколько квадратных метров) участка с соснами на Щукинском полуострове. В нескольких метрах от этих сосен на открытом пространстве А.В. Пчелкин (1998б) зафиксировал наличие популяций таких видов как *Cetraria islandica*, *Cladina arbuscula*. Все леса Москвы принадлежат к кустарниковым, травяным, мохово-кустарничковым или кустарничковым сообществам (Природа... 1974; Слука, Абрамова, 2000; Экологический атлас Москвы, 2000). Они находятся на III (тропиночная сеть занимает 20–30% площади) или большей частью IV (тропиночная сеть занимает 50–60% площади) стадиях деградации, есть участки с площадью сбоя 80–90%, иногда 100%, т.е. стадии V или Va (Полякова и др., 1983). Высокую степень нарушенности лесов Москвы подтверждает и сравнение выявленного в них видового состава эпифитных лишайников с составом видов относительно девственных лесов Европы (табл. 3.25).

Ныне в обжитых районах нашей планеты довольно трудно встретить нетронутые девственные леса. Однако их ищут, ибо эти сообщества представляют интерес как эталоны природы, как здоровые экосистемы. Для суждения о степени нарушенности лесов наряду с другими признаками используют и лишайники. Уместно отметить, что в разных природных зонах Земли экспертные оценки в основном базируются на особенностях видового состава эпифитных лишайников в биогеоценозах (Горбач, 1965; Goward, 1994; Hyvarinen et al., 1992; Kuusinen, Siitonen, 1998; Norden, Appelqvist, 2001; Rose, 1976; Rosso et al., 1999; Trass et al., 1999; Търк, 1993). Привлекают и другие показатели, например, соотношение размеров популяций разных видов, индексы, характеризующие экологию и видовой состав лишайников, и др. (Rose, 1976; Trass et al., 1999). Однако необходимо отметить, что состав лишайников в сообществе зависит не только от происхождения и степени нарушенности последнего, но и от особенностей структуры, типа леса, состава древесных пород, географического положения территории.

Опубликованные материалы свидетельствуют, что для ненарушенных лесов, как правило, характерно значительное видовое и морфологическое разнообразие встреченных на стволах и ветвях деревьев лишайников. Индикаторами ненарушенных лесов называют представителей порошокплодных калициевых лишайников, виды семейства уснеевых, рода *Lobaria*, лишайники с цианобактериальным фотобионтом и других представителей лишайниковой биоты (Anonby, 1994; Gauslaa, 1994; Holien, 1996, 1997; Karstrom, 1992; Lesica et al., 1991; Rolstad, Rolstad, 1999; Selva, 1994; Tibell, 1992). Для таких лесов характерны относительно большой запас формируемой эпифитными лишайниками массы, частая встречаемость на поверхности почвы опавших с деревьев слоевищ (Бязров, 1970, 1980; Arseneau et al., 1998; Esseen, Renhorn, 1996). И все же уместно отметить, что универсальных видов-индикаторов, видимо, нет, ибо они достаточно специфичны для каждого континента.

Таблица 3.25. Виды лишайников, которые используют как индикаторы естественных старых лесов Европы (номенклатура таксонов согласно цитируемым источникам)

Вид	Великобритания (Rose, 1976)	Швеция (Karström, 1992; Tibell, 1992)
<i>Alectoria sarmentosa</i> ssp. <i>sarmentosa</i>	+	
<i>Arthonia didyma</i>	+	
<i>A. leucopellaena</i>	+	
<i>A. vinosa</i>	-	+
<i>Arthopyrenia cinereopruinosa</i>	+	
<i>Bacidia igniarii</i>		+
<i>Biatora epixanthoidiza</i>		+
<i>B. sphaeroides</i>	+	
<i>Bryoria capillaris</i>	+	
<i>B. lanestris</i>	+	
<i>B. nadvornikiana</i>		+
<i>Buellia schaereri</i>	+	
<i>Calicium adaequatum</i>		+
<i>Catinaria atropurpurea</i>	+	
<i>Cavernularia hultenii</i>	+	
<i>Chaenotheca chlorella</i>	+	+
<i>C. chrysocephala</i>	+	+
<i>C. gracillima</i>	+	+
<i>C. laevigata</i>	+	+
<i>C. phaeocephala</i>	+	+
<i>C. subroscida</i>	+	+
<i>Chaenothecopsis nana</i>		+
<i>C. viridialba</i>		+
<i>Cladonia parasitica</i>		+
<i>Collema curtisporum</i>		+
<i>C. flaccidum</i>		+
<i>C. fragrans</i>		+
<i>C. furfuraceum</i>		+
<i>C. nigrescens</i>		+
<i>C. occultatum</i>		+
<i>Conotrema populorum</i>		+
<i>Cybebe gracilentia</i>		+
<i>Cyphelium inquinans</i>		+
<i>C. karelicum</i>		+
<i>C. pinicola</i>		+
<i>C. tigillare</i>		+
<i>Degelia plumbea</i>		+
<i>Dimerella lutea</i>	+	
<i>D. pineti</i>		+
<i>Enterographa crassa</i>		+
<i>Evernia divaricata</i>		+
<i>E. mesomorpha</i>		+

<i>E. prunastris</i>		+
<i>Heterodermis speciosa</i>		+
<i>Hypocenyomyce friesii</i>	+	
<i>Hypogymnia austerodes</i>		+
<i>H. bitteri</i>		+
<i>H. vittata</i>		+
<i>Lecanactis premnea</i>	+	
<i>Lecanora ochrococca</i>	+	
<i>Leptogium teretiusculum</i>		+
<i>Lithographa flexella</i>		+
<i>Lobaria amplissima</i>	+	
<i>L. pulmonaria</i>	+	+
<i>L. virens</i>	+	
<i>Loxospora elatinum</i>	+	
<i>Micarea globulosella</i>		+
<i>Microcalicium ahlneri</i>		+
<i>M. arenarium</i>		+
<i>Mycoblastus affinis</i>		+
<i>Nephroma laevigatum</i>	+	
<i>Opegrapha lyncea</i>	+	
<i>Pachyphiale carneola</i>	+	
<i>Pannaria conoplea</i>		+
<i>P. mediterranea</i>		+
<i>Parmeliella triptophylla</i>	+	
<i>Parmotrema crinita</i>	+	
<i>Peltigera collina</i>	+	+
<i>P. horizontalis</i>	+	
<i>Pertusaria pupillaris</i>		+
<i>Phaeocalicium populneum</i>		+
<i>P. praecedans</i>		+
<i>Platismatia norvegica</i>	+	
<i>Porina leptalea</i>	+	
<i>Punctelia ruddenda</i>	+	
<i>Pyrenula nitida</i>	+	
<i>Pyrrhospora cinnabarina</i>	+	
<i>P. elabens</i>		+
<i>Ramalina dilacerata</i>		+
<i>R. farinacea</i>		+
<i>R. thrausta</i>		+
<i>Rinodina isidioides</i>	+	
<i>Schismatomma pericleum</i>		+
<i>Sclerophora coniophaea</i>		+
<i>Stenocybe septata</i>	+	
<i>Sticta limbata</i>	+	
<i>S. sylvatica</i>	+	
<i>Thelopsis rubella</i>	+	
<i>Thelotrema lepadinum</i>	+	
<i>Usnea extensa</i>	+	
<i>Vulpicida juniperinus</i>		+

нента, для каждой природной зоны или горного пояса, для каждой лесной формации.

Состав лишенобиоты лесных массивов Москвы значительно отличается от видового состава относительно ненарушенных лесов Европы. В лесах города чаще других встречаются виды, относительно толерантные к загрязнению воздушного бассейна. Они же свойственны и посадкам деревьев вдоль городских магистралей, а также внутривидовым насаждениям. Виды, чувствительные к загрязнению, представлены отдельными угнетенными экземплярами в крупных лесных массивах.

Громадная рекреационная нагрузка на озелененные территории города бесспорна. Но вряд ли этот фактор в настоящее время определяет состав лишенобиоты сохранившихся лесных массивов Москвы. Лишайники в их напочвенном покрове не могли иметь существенного значения, поскольку проигрывают в конкурентной борьбе травам и кустарничкам. А именно напочвенный покров главным образом и страдает от рекреации в результате механического воздействия при вытаптывании. В Москве лишенобиоту составляют в основном эпифиты - виды, субстратом для которых являются деревья и кустарники. Конечно, и на эту группу лишайников в некоторых участках лесных массивов оказывается механическое воздействие (например, высокое пламя костров может повреждать и лишайники, или лазание детей по наклонным стволам деревьев). Но таких мест немного. Более существенно косвенное воздействие рекреации на эпифиты. Выхлопные газы многочисленных автомобилей и мотоциклов, доставляющих отдыхающих в лесные массивы, губительны для представителей многих видов лишайников (Lawrey, Hale, 1979). Выгуливаемые на озелененных территориях собаки метят основания стволов деревьев, а уриновые выделения препятствуют росту лишайников (Harada, 2002). Также нередко следствием рекреации является разрастание кустарников и затенение ими нижних частей стволов деревьев. С другой стороны, сильное уплотнение почвы при вытаптывании приводит к замедлению прироста деревьев в высоту и толщину (Таран, 1985). А это способствует разрастанию на стволах деревьев листоватых и корковых слоевищ лишайников, поскольку в средних широтах деревья, особенно молодые, в норме растут быстрее поселившихся на них лишайников, что приводит к разрыванию слоевищ, их фрагментации или их гибели. Значительное покрытие талломами листоватых и корковых лишайников стволов деревьев обычно свидетельствует либо о неблагоприятных для роста деревьев условиях (в молодых древостоях), либо о значительном возрасте деревьев, когда их прирост замедляется или прекращается.

Я полагаю, что в настоящее время воздействие рекреации на состав лишенобиоты лесных массивов Москвы не существенно в сравнении с негативным влиянием уничтожения местообитаний и загрязнения воздушного бассейна. Лишенобиоту лесных насаждений города формируют главным образом эпифиты. Эпигеиды, представители которых и испытывают прямое отрицательное воздействие рекреации в форме вытаптывания, уже давно не играют заметной роли в напочвенном покрове лесов Москвы, поскольку их местообитания были либо уничтожены в связи с расширением территории города, либо сильно изменены. Однако леса города являются местообитанием большинства видов лишайников, внесенных в Красную книгу Москвы (2001), причем представлены они там единичными экземплярами.

## 4. Причины выявленных изменений видового состава эпифитных лишайников

Доминирующий в экологии антропоцентризм, когда человек отделяется от природы, и его деятельность рассматривается как внешняя относительно природных процессов, ставит перед исследователем при анализ данных о биологических объектах, полученных в одном месте, но в разные годы, дополнительную задачу, которая заключается в необходимости изолировать из общей суммы выявленных изменений те, которые связаны с естественными процессами, и те, которые обусловлены деятельностью человека, к числу которых относится и загрязнение среды. Как известно, в природных сообществах имеет место непрерывный процесс их развития, который обусловлен как взаимоотношениями организмов друг с другом и с изменяемой ими средой, что обычно называют сукцессией, так и воздействием внешних по отношению к сообществу факторов, в том числе и деятельности человека, называемых экзогенными сменами (Работнов, 1983). Установленные изменения видового состава лишайников и формируемых ими группировок, произошедшие за известный промежуток времени, несомненно, являются следствием того и другого. И надо четко осознавать, что наблюдения за динамикой видового состава лишайников при мониторинге среды обеспечивают скорее корреляции, чем доказательства причинных связей, за исключением случаев, когда эти наблюдения являются частью контролируемых воспроизводимых экспериментов, при которых воссоздают те или иные параметры качества воздуха. Но опытов таких немного, и мы вынуждены делать выводы, основываясь на опубликованных сведениях о реакции разных видов лишайников на загрязнители воздуха. Эти выводы должны помочь изолировать из общей суммы выявленных изменений те, которые связаны с действием загрязнителей. Арсенал способов такой изоляции невелик, и они основаны главным образом на сведениях об экологии видов лишайников. Так, известно, что со временем происходит изменение свойств субстрата, например, коры липы, в молодом возрасте гладкой, и бороздчатой – в зрелом. Соответственно, со временем меняется и состав лишайников, обитающих на этой породе. Это было выявлено, например, при сравнительном анализе материалов о составе эпифитных лишайников в 140-летнем дубо-липняке снытьево-волосистоосоковом, собранных в 1966 и 1987 гг. в Подмосковье (Бязров, 1993а). Количественно видовое разнообразие лишайников на стволах деревьев до высоты 2 м за прошедшие годы там тогда практически не изменилось – 28 видов в 1966 г. и 27 – в 1987 г., однако таксонов, зафиксированных на участке в оба срока, всего 14. К 1987 г. со стволов деревьев исчезли представители 14 видов, но появились талломы 13 видов, ранее здесь не встречавшихся. Выпадение из состава группировок на липах и кленах таких видов как *Bacidia beckhausii*, *Catinaria atropurpurea*, *Lecanora albella*, *Lecanora allophana*, *Mycobilimbia tetramera*, *Pyrrhospora elabens* и появление *Arthonia patellulata*, *Buellia alboatra*, *Pertusaria coccodes* я связал с изменением физических свойств коры деревьев (Бязров, 1993а). Далее я обратил внимание, что во второй срок наблюдений (1987 г.) на стволах деревьев была отмечена высокая встречаемость погибших слоевищ *Parmelia sulcata*. Часто 50–70% обследованной поверхности стволов липы покрывали мертвые слоевища пармелии. Нередки были и талломы *Hypogymnia physodes* с белыми некроти-

ческими пятнами. О значительном количестве отмирающих лишайников свидетельствовало и увеличение вдвое показателя встречаемости на почве опавших с деревьев слоевищ лишайников (25% против 12% в 1966 г.). Ухудшение условий для ряда видов показывало и значительное снижение средней поверхности, занимаемой слоевищами гипогимнии и пармелии на одном дереве – с 1680 кв. см на липе в 1966 г. до 328 кв. см в 1987 г. у *Hypogymnia physodes* (Бязров, 1993а). Видимо, по той же причине значительно реже стали встречаться *Cliostomum griffithii*, *Opegrapha atra*, *Vulpicida pinastri*, исчезли представители *Arthrosporum populorum*, *Buellia disciformis*, *B. geophila*, *Lecidella elaeochroma*, *Opegrapha pulcaris*, *Pertusaria albescens*, *P. leioplaca*, но широкое развитие получил лепрозный налет (*Lepraria incana*). Несомненно, квадратный километр городской территории несравним с участком природного лесного насаждения, размер которого менее 1 га. Следует также учитывать, что городская среда в значительной степени естественной не является, она изменена, а во многих случаях создана человеком, особенно в крупных мегаполисах, к которым принадлежит и Москва. Здесь зачастую трудно отделить природное от антропогенного. Например, деревья, используемые для озеленения. С одной стороны, это представители естественных видов древесных пород. С другой – во многих случаях их выращивали в питомниках, а затем высаживали в городе. Или такой лесной массив как Лесная опытная дача Московской сельскохозяйственной академии, значительнейшая часть площади которой представляет различные варианты опытов лесоводов академии, заложенных во второй половине 19 века. Деятельность животных также изменяет природное сообщество. И это считается естественным процессом. Но и в городе часть жителей содержит кошек, собак и других животных, которых выгуливают в скверах, бульварах. Соответственно, их твердые и жидкие выделения остаются в местах выгула, изменяя среду, на что реагируют и другие организмы. Так, разрастание на основаниях стволов деревьев на бульварах нитрофитной нитчатой зеленой водоросли *Klebshormidium crenulatum* связано с уриновыми выделениями собак (Frahm, 2008).

И все же при анализе выявленных изменений видового состава эпифитных лишайников как во времени, так и в пространстве на части территории города я использовал тот же подход, что и при рассмотрении данных, полученных в естественном лесном сообществе.

## 4.1. Естественные процессы

За промежуток времени между двумя сроками наблюдения молодые деревца, главным образом липы и клены, высаженные в конце 1980-х в только что застроенных жилых массивах на периферии города (Бибирево, Марьино и др.), превратились в деревья. Кора в нижних частях стволов на них из гладкой стала трещиновато-бороздчатой. Соответственно, вероятность закрепления на таком субстрате попадающих сюда диаспор лишайников увеличилась. И если в 1988–1991 гг. на ряде учетных площадей 1 × 1 км в этих районах лишайники отсутствовали или были представлены лишь одними видами, хотя здесь не было крупных источников загрязнения, то в 2006 г. в этих районах на тех же деревьях лишайники встречались нередко. Чаще других отмечали наличие слоевищ *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*. Бедность лишайнобиоты

недавно застроенных городских территорий наблюдали и в других городах, например, в Петербурге (Малышева, 2006).

В июне 2001 г. в результате шквалистых ветров в северных районах Москвы погибло несколько десятков тысяч деревьев, а значительно большее их число пострадало от ветролома. В основном пострадали 40–50- летние тополя, березы, клены. Вместе с ними могли исчезнуть и представители видов лишайников, некогда поселившихся на их стволах как *Cladonia caespitica*, *C. digitata*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Phaeophyscia ciliata*, *Physcia aipolia*, *Physconia grisea*, которые не были встречены в 2006 г. С другой стороны, в сомкнутых лесных массивах в результате этого урагана образовались обширные участки с разреженным древостоем, что привело к изменению светового режима и появлению слоевищ фотофильных видов лишайников на сохранившихся в таких местах деревьях. Или же виды, предпочитающие более светлые местообитания, стали встречаться здесь чаще. Это представители родов *Caloplaca*, *Candelariella*, *Melanelia*, *Phaeophyscia*, *Physcia*, *Physconia*, *Xanthoria* и др. Стволы некоторых деревьев в результате урагана изменили вертикальное положение на наклонное. Это привело к появлению на них слоевищ видов рода *Cladonia* и некоторых других.

## 4.2. Деятельность человека

Наиболее значительное влияние на современный видовой состав лишайнобиоты в Москве оказали социально-экономические факторы. Результаты обследования лишайников, проведенного в конце 1980-х, отражают состояние лишайнобиоты перед катастрофическим экономическим спадом начала 1990-х годов. Многие промышленные предприятия, относившихся к категории стационарных источников загрязнения воздушного бассейна города, в середине 1990-х либо прекратили свою деятельность, либо значительно снизили объемы производства. Уже к 1993 г., в сравнении с 1990 г., объем валовых выбросов в Москве сократился на 4%, в т.ч. твердых взвешенных веществ – на 19%, а оксида углерода – на 10% (Резер, Упелли, 1995). В течение 1990-х годов много предприятий были выведены за черту города, а на объектах теплоэнергетики структура используемого топлива изменилась в пользу природного газа. В результате спада активности промышленных предприятий города и соседних регионов, а также улучшения качества воздуха в странах Западной Европы, откуда в основном поступают к нам воздушные массы как следствие трансграничного переноса, в Москве кислотность дождевой воды уменьшилась – если в 1987 г. среднегодовая величина рН осадков была 4.2, то в 2002 г. – 6.25, самая высокая за весь период измерения кислотности осадков (1980–2002 гг.) на Метеорологической обсерватории МГУ (Еремина, 2004). Более того, в 2002 г. кислые дожди (рН<5.0) не выпадали. Сравнение распределения значений рН осадков за 1982–1991 гг и 1992–2001 гг свидетельствует, что количество проб с равновесными величинами (рН = 5–6) практически не изменилось – 27.2% и 29.7%, соответственно; повторяемость кислотных осадков (рН < 5) во второй период заметно уменьшилась – 15.3% против 28.8% в первый период; а доля нейтральных и щелочных осадков (рН > 6) в последнем десятилетии увеличилась до 55.0% против 44.0% в первый (Справочник..., 2005). До 1991–1992 гг. минерализация осадков возрастала и в 1991 г. среднегодовая величина была 27.0 мг/л, а концентрация сульфатов в них – 10.9 мг/л. В 2000–

2001 г. среднее значение минерализации осадков составило 11.8 мг/л, а сульфатов – 2.6 мг/л (Еремина, 2004).

Одновременно в городе стало увеличиваться число автомобилей и в настоящее время оно превышает 3 млн. Соответственно, значительно изменилось соотношение между количеством выбросов от стационарных и передвижных источников загрязнения – доля первых неуклонно снижалась с 41% в 1986 г. до 6–8% в 2001–2004 гг. (табл. 2.1). Изменилась и структура выбрасываемых загрязняющих веществ. Если в 1980-х среди загрязнителей преобладали окиси углерода (60% от суммарных выбросов), оксиды азота (14%), углеводороды (13%), двуокись серы (9%), то в настоящее время атмосферный воздух города наиболее загрязнен оксидами азота, бенз(а)пиреном, аммиаком, фенолом, формальдегидом. Средняя за год концентрация диоксида азота в целом по городу в 2003 г. составляла 1.6 ПДК, бенз(а)пирена – 2.8 ПДК, фенола – 1.3 ПДК, формальдегида – 2.3 ПДК (Государственный доклад...2004). Годовой ход примесей в воздухе характеризуется летним максимумом аммиака и формальдегида и весенне-осенним максимумом диоксида и оксида азота, при этом концентрация азота составляют 2.8–3.5 ПДК, а концентрация оксида углерода ПДК не превышает. Отмечена тенденция к заметному росту концентраций углеводородов, диоксида и оксида азота, аммиака и хлористого водорода. Рост концентраций по первым трем показателям связан с выбросами от автотранспорта. Таким образом, среди загрязнителей уменьшилось количество двуокиси серы, но значительно увеличилось количество выбрасываемых в атмосферу города соединений азота. О том, что увеличение трофности местообитаний лишайников происходит за счет местных источников (выбросы автотранспорта, дорожная и строительная пыль и др.) свидетельствует то, что концентрация соединений азота как аммоний  $\text{NH}_4^+$  или нитрат  $\text{NO}_3^-$  в осадках уменьшилась. Например, в 1992 г. концентрация аммония в осадках была 1.69 мг/л, а в 2001 г. – 0.45 мг/л (Еремина, 2004).

Как уже отмечалось, в городе значительно увеличилось число автомобилей. Их выхлопные газы содержат много соединений, главным образом диоксид азота. Но существует ли прямая зависимость между концентрациями  $\text{NO}_2$  в воздухе и количеством нитрофитных видов? Наблюдения в земле Северный Рейн – Вестфалия (Германия) показали, что в местах с высокой концентрацией диоксида азота нитрофитов оказалось меньше, чем в пунктах с низкой концентрацией  $\text{NO}_2$  (Schumacher et al., 2006). Дальнейшие исследования установили, что автомобили с двигателями с более высоким числом оборотов, использующими в топливе катализаторы, наряду с  $\text{NO}_2$  выделяют аммиак, который после ряда преобразований усваивается лишайниками (Frahm, 2008). Двуокись азота и  $\text{SO}_2$ , также в незначительном количестве содержащаяся в выхлопных газах, в соединении с водяным паром и озоном превращаются в нитрат аммония ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) и сульфат аммония ( $\text{NH}_4\text{SO}_4$ ), а это широко используемые в сельском хозяйстве и на садовых участках удобрения. В окружающую среду городов и вдоль автомагистралей эти соединения, образовавшиеся из выхлопных газов, поступают в форме пылевидных частиц размером  $< 10\mu\text{м}$ , причем доля солей аммония в общем количестве пылевидных частиц составляет от 20 до 70% (Frahm, 2008). Таким образом происходит удобрение, а со временем и передубрение субстрата эпифитов, происходит гипертрофикация местообитаний.

Таким образом, в результате снижения порогового значения кислого загрязнения местообитаний на территории города восстановились представители сравни-

тельно большого числа видов, приспособленных к довольно кислому и умеренно кислому субстрату, а гипертрофикация среды привела к экспансии по всей территории нитрофитных видов, характерных для деревьев вокруг животноводческих ферм, сельских поселений (*Caloplaca cerina*, *C. holocarpa*, *Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *Xanthoria parietina* и др.). Экспансия отмечена и у вида *Scoliciosporum chlorococcum*, вида, считавшегося токситолерантным ацидофитом (Ahti, Vitikainen, 1974; Wirth, 1991), который и ранее встречался в городе нередко. Этот вид в 2006 г. был отмечен во всех обследованных 336 квадратах 1 × 1 км шести трансект, тогда как в 1988–1991 гг. встречаемость этого вида на тех же трансектах была 41% (табл. 3.11). Возможно, следует пересмотреть восприятие этого вида как ацидофитного, поскольку и в Великобритании его уже относят к нитрофитным (Wolseley, James, 2002). Увеличилась встречаемость и видов *Hypogymnia physodes*, *Lecanora varia*, *Lepraria incana* и др., обычных для довольно кислого субстрата. Вероятно, для этих видов ранее существовал пороговый уровень кислого загрязнения, который понизился, что и позволило им появиться в ряде ранее не заселенных ими участков города.

Выявленные в Москве изменения соответствуют тенденции поведения лишайников в крупных городах стран Западной Европы с конца 1970-х – начала 1980-х (Kandler, Poelt, 1984; Hawksworth, McManus, 1989; Seaward, 1997). Это была реакция лишайников на введенные в этих государствах законы о чистоте воздуха. Наблюдалось возвращение в состав местных лишайнобиот некоторых чувствительных к диоксиду серы видов в связи с уменьшением загрязнения атмосферы этим соединением. Позднее обнаружили, что значительную роль в составе образующихся биот, причем не только городских, стали играть нитрофитные виды лишайников (van Dobben, 1993; van Dobben, ter Braak, 1998; van Herk, 1999, 2001; Isocrono et al., 2007; Purvis et al., 2003; Wolseley et al., 2006). Экспансию нитрофитных видов эпифитных лишайников связывают с уменьшением уровней двуокиси серы в приземном слое воздуха и с высокими значениями pH коры деревьев из-за загрязнения пылью различного происхождения (придорожная, строительная, угольная), золой и сажей, аммиаком, оксидами азота (van Dobben, de Bakker, 1996; van Herk et al., 2003). Например, в двух городах земли Гессен (Германия) с 1985 по 2005 г. концентрация двуокиси серы в воздухе снизилась почти на порядок, а величина pH коры липы увеличилась с 2.9–3.1 в 1985 г. до 5.9–6.3 в 2005 г., у тополя – с 4.6–3.8 до 5.6–5.7. Число видов эпифитных лишайников в этих городах за тот же период увеличилось с 11–21 до 49–52 (Kirschbaum et al., 2006). Широкое распространение и обилие нитрофитов объясняют и глобальным потеплением (van Herk et al., 2002).

Экспансию по всей обследованной в 2006 г. территории Москвы ряда нитрофитных видов (*Phaeophyscia nigricans*, *P. orbicularis*, *P. sciastra*, *Physcia adscendens* и др.) можно объяснить и тем, что у этих видов превалирует вегетативное размножение. Наиболее часто встречающийся вид *Phaeophyscia orbicularis*, индикатор гипертрофикации в Западной Европе (Seaward, 2004), образует огромное число споредий, иногда покрывающих всю поверхность слоевища. Эти вегетативные пропегулы легко отделяются от слоевища и разносятся ветром или стекающей по стволу водой осадков. Попадая в неровности коры или приклеиваясь к слою пыли, они быстро превращаются в талломы. Нередко на одном стволе дерева можно насчитать десятки и сотни слоевищ этого вида. Часто они срastaются, и тогда практически

невозможно отделить одно слоевище от другого. В начале 1990-х этот вид также был зафиксирован в наибольшем числе квадратов  $1 \times 1$  км (43%), что также свидетельствовало о высокой трофности местообитаний. Но в те годы в пределах этих квадратов его слоевища встречались много реже, и покрытие ими стволов деревьев было небольшим. В 2006 г. встречаемость вида на учетной площади была высокой, а покрытие стволов деревьев до высоты 2 м иногда достигало 30%. Увеличилось присутствие в городе и *Parmelia sulcata*, вида, отличающегося широкой экологической амплитудой, но также распространяющемуся соредиями. Однако в Москве повысилась частота встречаемости и видов, у которых соредий и изидий нет, а распространяются они спорами. Это представители *Caloplaca*, *Candelariella*, *Lecanora*, *Physcia stellaris*, *Xanthoria parietina* и др. Возможно, это связано с тем, что их микобионты могут образовать слоевище с представителями разных видов зеленых водорослей. Например, гриб *Xanthoria parietina* для формирования слоевища использует представителей трех видов водоросли *Trebouxia* – *T. arboricola*, *T. decolorans*, *T. irregularis* (Голубкова, 1993). Также установлено, что этот вид адаптирован как к высоким, так и низким концентрациям соединений азота. В Португалии концентрация азота в слоевищах этого вида, собранных в 13 различных местообитаниях, варьировала от 11 до 43 мг/г сухого веса талломов (Gaio-Oliveira et al., 2005), тогда как у лишайников с фотобионтной зеленой водорослью обычно этот показатель составляет <20 мг/г (Palmqvist et al., 2002). Таким образом, в Москве наличие у лишайников пропагул для вегетативного размножения не дает особого преимущества для заселения новых участков над видами, у которых такие приспособления отсутствуют. Однако первые, как правило, в пределах учетных площадей встречаются чаще и покрывают более значительные поверхности субстрата. Возможно, это связано с особенностями распространения и закрепления диаспор лишайников. Они зависят как от количества и качества продуцируемых видами пропагул, так и пригодности для закрепления мест, куда эти пропагулы попадают. Для эпифитного вида *Lobaria pulmonaria* с вегетативными пропагулами в лесах Швеции было установлено, что для его распространения на большие расстояния (до 75 м) имеет значение количество продуцируемых диаспор, а для закрепления вблизи материнского слоевища важно наличие подходящих условий на форофите, куда они попали (Ockinger et al., 2005). Проецируя эти данные на результаты, полученные в Москве, можно предполагать, что повсеместное и нередко обильное присутствие слоевищ *Phaeophyscia orbicularis* на деревьях города связано с тем, что этот вид продуцирует громадное количество вегетативных пропагул, разносимых ветром и водой на многие десятки метров. Слоевища *Xanthoria parietina*, как правило, фертильные, т.е. с апотециями, из которых время от времени выбрасываются споры. Но их число значительно уступает количеству диаспор *P. orbicularis*. Кроме того, в местообитаниях, куда эти споры попали, должны находиться подходящие виды зеленой водоросли, чтобы сформировалось слоевище. Поэтому обилие *X. parietina* невелико.

Ранее отмечалось увеличение встречаемости в городе за сравнимый период представителей высоко устойчивого к загрязнению, считавшегося ацидофитом, вида *Scoliciosporum chlorococcum* – в 2006 г. вид был отмечен во всех обследованных 336 квадратах  $1 \times 1$  км шести трансект, тогда как в 1988–1991 гг. встречаемость этого вида на тех же трансектах была 41% (табл. 3.11). В городах Западной Европы с уменьшением уровней кислого загрязнения и увеличением щелочного у аналогич-

ного по устойчивости к загрязнению ацидофитного вида *Lecanora conizaeoides* отмечали его отступление (Bates et al., 2001; Kirschbaum et al., 2006; Purvis et al., 2003). В Москве же *Scoliciosporum chlorococcum* значительно расширил свое присутствие, что ставит под сомнение принадлежность его к группе ацидофитов. Но, возможно, объемы кислого загрязнения все-таки ещё велики, да и прошло не так много времени, чтобы нитрофитные виды вытеснили этот лишайник.

### 4.3. Когда в Москве началось расселение лишайников?

Я попытался установить, когда в Москве началось расселение лишайников. Для этого на участках, где в конце 1980-х – начале 1990-х лишайники отсутствовали, осенью 2006 г. мною были проведены замеры диаметров слоевищ часто встречающихся лишайников *Phaeophyscia orbicularis* (табл. 4.1), *Physcia stellaris* (табл. 4.2), *Xanthoria parietina* (табл. 4.3). Измерения проводились в районе Крымской набережной (центр города), на проспекте Андропова у Каширского шоссе, на Кустанайской улице (юго-восток города), в районе Марьино (юго-восток города), на Россошанской улице (юг города), в районе Бибирево (север города). На этих участках отбиралось по 100 деревьев с лишайниками, на которых я измерял диаметры наиболее крупных на данном стволе слоевищ.

Таблица 4.1. Распределение величин диаметров самых крупных слоевищ *Phaeophyscia orbicularis* в ряде районов Москвы (осень 2006 г.)

Диаметр (мм)	Крымская наб.	проспект Андропова	Кустанайская ул.	Марьино	Бибирево	Россошанская ул.
5	1					
6	2					
7	3					
8	1					
9	6		2			
10	8		4	1	2	1
11	5		1	1	1	1
12	11	2	4	6	5	6
13	7	1	1	1	1	1
14	9	3	2	2	9	8
15	18	7	6	9	12	14
16	9	6	2	2	24	27
17	2	4	1	1	7	6
18	3	7	1	2	9	6
19		3	1		2	1
20		11	1		8	11
21		1			1	1
22		7			3	3
23		1			1	1
24		1			2	2
25					1	3
26						1
27						1
Итого экз.	84 экз.	54	26	25	88	94

Трудности были с различением отдельных слоевищ *Phaeophyscia orbicularis*, поскольку зачастую талломы срастались и сплошь покрывали участки стволов. Диаметр самых крупных слоевищ на Крымской набережной и в районе Марьино достигал 18 мм, а на Россошанской ул. – 27 мм. За год диаметр слоевищ этого вида в среднем увеличивается примерно на 2 мм (Инсарова, Инсаров, 1987). Соответственно, в центре города и в Марьино этот вид появился ориентировочно 9 лет назад, в 1997–1998 гг. Примерно в то же время этот вид закрепился на Кустанайской ул. На пр. Андропова, в Бибирево и на Россошанской ул. *Phaeophyscia orbicularis* появился 12–14 лет назад, т.е. в 1993–1995 гг.

Диаметр *Physcia stellaris* за год увеличивается в среднем примерно на 3 мм. Соответственно, в Марьино этот вид появился в 1998–1999 гг, на Россошанской ул. – в начале 1990-х, а закрепление этого вида на остальных участках, где проводились замеры, примерно в 1995–1997 гг.

Таблица 4.2. Распределение величин диаметров самых крупных слоевищ *Physcia stellaris* в ряде районов Москвы (осень 2006 г.)

Диаметр (мм)	Крымская наб.	проспект Андропова	Кустанайская ул	Марьино	Бибирево	Россошанская ул
6				2		
7	1			1		
8	2			1		
9	2			1		
10	6		4	5		
11	3		2	2		1
12	5	1	8	11	3	1
13	2	1	6	1	1	1
14	1	1	4	8	3	1
15	4	1	19	17	4	3
16	2	1	11	12	8	5
17	3	1	10	9	1	4
18	8	5	6	21	3	5
19	3	4	1	1	1	1
20	4	9	8	5	9	8
21	2	1	1	1	1	2
22	3	13	2	2	8	4
23		9	1		1	2
24		2	1		2	2
25		11	2		2	5
26		5			1	2
27		4			1	
28	1	3			1	
29		2	1			
30		7				2
31		1				
32		1				
33						
45						1
Итого экз.	52	83 экз	86	100	50	50

Таблица 4.3. Распределение величин диаметров самых крупных слоевищ *Xanthoria parietina* в ряде районов Москвы (осень 2006 г.)

Диаметр (мм)	Крымская наб.	Проспект Андропова	Кустанайская ул	Марьино	Бибирево	Россошанская ул
5	1		1			
6	1		3			
7	1		1	1		
8	1			8		1
9	3			1		
10	1		6	2	2	
11	1			1	1	1
12	3	3		6	1	1
13	2	1		1	1	1
14	1	1		2	1	2
15	5	2	2	10	3	1
16	5	2		5	8	3
17	2	2		1	1	1
18	3	1		1	2	7
19	2	1		1	1	1
20	4	9	2	3	13	9
21	2	2	1		1	1
22	1	8	1		8	2
23	1	3			1	23
24		1			7	2
25	1	2			9	9
26	1	4			5	5
27		3			1	2
28		4			2	1
29		1			1	1
30		10			10	12
31		3			1	2
32		7			3	2
33		1			1	1
34		1			1	1
35					3	3
36						3
37						1
38						
39						
40		3			1	2
41						
42						1
Итого экз.		73	17	43	89	80

Диаметр слоевищ *Xanthoria parietina* ежегодно увеличивается примерно на 3 мм (Суворов, 1961). Поэтому можно предположить, что в Марьино этот вид можно было обнаружить в 1998–1999 гг. Примерно в то же время, или годом ранее, этот вид появился и на Кустанайской ул., затем на Крымской набережной. В Бибирево, на проспекте Андропова и на Россошанской ул. яркие слоевища этого лишайника можно было бы встретить в 1992–1993 гг.

Эти данные дают основания полагать, что заселение лишайниками разных районов города происходило одновременно. В нашем случае можно отметить, что в периферийных частях города в самом «молодом» районе Марьино лишайники появились позже, чем в районах, застроенных раньше. Примерно в то же время, что и в Марьино, началось заселение лишайниками и центра города. Колонизация участков, где лишайники ранее отсутствовали, вероятно, происходила циклически: сначала здесь закреплялись единичные особи отдельных видов, ныне представленные наиболее крупными по размерам слоевищами. Через некоторое время эти особи стали способны генерировать диаспоры, которые распространялись в непосредственной близости от места закрепления первичных пришельцев. Для этого требовалось несколько лет, по прошествии которых происходило закрепление представителей видов на соседних деревьях, быстрое увеличение числа особей, о чем свидетельствуют повышенные количества слоевищ с меньшими значениями диаметров (табл. 4.1, 4.2 и 4.3). Через некоторое время, вероятно, наступит некоторая стабилизация как видового состава, так и численности особей. Можно полагать, что активная колонизация эпифитными лишайниками городских местообитаний началась примерно через пять лет после 1992–1993 гг., когда начался снижаться пресс кислого загрязнения атмосферы. Однако при прогнозировании возможных будущих изменений следует считаться с тем, что если даже совсем остановить поступление в атмосферу антропогенных  $\text{SO}_2$  и  $\text{NO}_x$ , а уровень аммиака  $\text{NH}_3$  не увеличится, что сомнительно, поскольку его источником является животноводство и автотранспорт, то и в этом случае величина pH осадков будет около 5.0 (Еремина, 2004; Charlson, Rodhe, 1982). Соответственно, трофность местообитаний эпифитов будет увеличиваться за счет пыли, минеральной и органической, осаждающейся на стволах и ветвях деревьев, а также аммиака, который увеличивает содержание азота в субстрате и уменьшает кислотность последнего. Дождевая вода, сама по себе уже практически нейтральная, при стекании по стволу дерева будет обогащаться различными элементами, которые частично попадут в слоевища лишайников. Виды нейтральной и эвтрофной среды получают преимущество перед ацидофитами, и число видов последних, а также обилие, могут снизиться. В Москве пока идет процесс внедрения видов, считающихся ацидофитными, и их обилие невелико, а также экспансия группы нитрофитных лишайников, которые обильны и встречаются повсеместно.

## Заключение

Обследование более трети территории Москвы (в пределах МКАД), проведенное летом и осенью 2006 г., показало, что в сравнении с началом 1990-х годов, видовое разнообразие эпифитных лишайников на изученных участках увеличилось почти вдвое (с 35 до 64 видов). Представителей 14 видов ранее на территории города не встречали. На каждой из 336 учетных площадей размером  $1 \times 1$  км было отмечено наличие на деревьях эпифитных лишайников (от 2 до 26 видов на учетной площади при среднем значении этого показателя около 11). Таким образом, в пределах указанного масштаба учета, на обследованной территории «лишайниковая пустыня» (0–1 видов на учетной площади), на долю которой в начале 1990-х почти 46% квадратов, к 2006 г. исчезла. Конечно, если бы учетная площадь была бы меньше, например,  $0,5 \times 0,5$  км, результат был бы иной, и «лишайниковая пустыня» была бы выражена, поскольку в некоторых местах эпифитные лишайники были представлены лишь несколькими особями на участках небольшого размера.

Из 64 встреченных видов представители двух – *Phaeophyscia orbicularis* и *Scoliciosporum chlorococcum* – отмечены во всех 336 квадратах  $1 \times 1$  км. Еще 8 видов в 2006 г. были обнаружены в более чем 50% квадратов – *Caloplaca cerina* (56%), *Candelariella vitellina* (57%), *Lecanora hagenii* (66%), *Parmelia sulcata* (65%), *Phaeophyscia nigricans* (53%), *Physcia adscendens* (81%), *Physcia stellaris* (91%), *Xanthoria parietina* (97%). У 11 видов в 2006 г. встречаемость в квадратах трансект была от 10 до 50%. Почти треть видов в 2006 г. была встречена всего в 1–2 квадратах. Эти участки, возможно, станут для них при благоприятных условиях отправными точками для освоения новых территорий. По данным учетов начала 1990-х., виды, величина встречаемости которых в тех же 336 квадратах превышала 50%, тогда отсутствовали. В те годы представители только трех видов были обнаружены более чем в 40% этих обследованных квадратов – *Phaeophyscia orbicularis* (43%), *Physcia stellaris* (49%), *Scoliciosporum chlorococcum* (41%). К 2006 г. эти же виды, а также *Xanthoria parietina*, *Physcia adscendens* заселили все или почти все обследованные квадраты.

Причины столь значимых изменений как состава эпифитной лишайнобиоты, так и пространственного распределения видов за период с начала 1990-х по 2006 г., можно объяснить как естественными факторами (в районах массовой жилой застройки в периферийной части города молодые гладкокорые деревца озеленения выросли и стали деревьями с трещиновато-бороздчатой корой; ураган уничтожил и повредил деревья; и др.), так и как следствие драматических социально-экономических процессов, проходивших в эти же годы в стране и городе (значительный спад производственной активности из-за закрытия или перепрофилирования предприятий; стремительный рост числа автомобилей в городе). Кроме того, изменилось и влияние трансграничного переноса воздушных масс из стран Европы, поскольку, с одной стороны, во многих из них в 1960–1970-х годах были приняты законы о чистоте воздуха, действие которых постепенно привело к снижению кислого загрязнения; с другой, в странах Восточной Европы, Украине также имел место драматический спад промышленного производства.

Атмосферный воздух Москвы ныне наиболее загрязнен оксидами азота, бенз(а)-пиреном, аммиаком, формальдегидом. Наблюдается устойчивая тенденция заметного роста концентраций углеводов, диоксида и оксида азота, аммиака и хло-

ристого водорода. Увеличение концентраций по первым трем показателям связано с выбросами от автотранспорта.

Таким образом, в городе в качестве загрязнителей воздуха на передний план вышли соединения азота в форме аммиака и оксидов азота. Однако обсуждать азот и его соединения как загрязнители среды очень трудно, поскольку этот элемент является главным компонентом атмосферы (более 3/4 ее объема). Он входит в состав всех органических веществ, участвует во всех жизненно важных процессах. Молекулярный азот атмосферы способен фиксировать и превращать его в форму, пригодную для использования, лишь лишайники, фотобионтом которых является цианобактерия. Такие виды на деревьях в Москве пока не зафиксированы. Однако известно, что оптимум фиксации азота у этих видов происходит при величине  $\text{pH} > 5$ , т.е. в нейтральной или щелочной среде (Шапири, 1986, 1996). Один из источников азота аммоний  $\text{NH}_4^+$  поглощается лишайниками пассивно (Dahlman et al., 2004), но относительно в больших количествах, поскольку этот катион притягивается отрицательно заряженными стенками клеток (Brown et al., 1994). Однако высокие концентрации аммония могут и подавлять развитие даже нитрофитов. Так, эксперимент с нитрофитным видом *Xanthoria parietina*, обычным в Москве лишайником, показал, что длительная обработка слоевищ этого вида хлористым аммонием  $\text{NH}_4\text{Cl}$  в концентрации 0.69M приводила к необратимым отрицательным изменениям как микобионта, так и фотобионта. При концентрации 0.35M  $\text{NH}_4\text{Cl}$  сначала происходило подавление активности обоих компонентов, но затем наблюдали восстановление до прежних уровней деятельности как гриба, так и зеленой водоросли, причем восстановление активности водоросли происходило быстрее. Это дало основание авторам исследования сделать вывод, что фотобионт этого лишайника лучше адаптирован к высоким уровням азота в среде (Gaio-Oliveira et al., 2004).

Как производные азота в качестве первичных загрязнителей в первую очередь считают аммиак и окись азота. Аммиак нейтрализует  $\text{SO}_2$  в форме  $\text{SO}_4^{2-}$  частично в  $\text{NH}_4\text{HSO}_4$  или полностью в  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ , а окись азота легко окисляется озоном в  $\text{NO}_2$  (Крупа, 2003). Далее из продуктов окисления оксидов азота ( $\text{NO}_x$ ) атмосферы образуются вторичные загрязнители и химические соединения, в газообразном или аэрозольном состоянии. Аммиак  $\text{NH}_3$  образуется вследствие естественных процессов распада останков растений и животных, его обмен с атмосферой аналогичен обмену углекислого газа  $\text{CO}_2$ , в котором точка компенсации определяет концентрацию, при которой чистый обмен не происходит. Эта точка компенсации в условиях современного земледелия и животноводства превышена, и аммиак осаждается и накапливается (Крупа, 2003). Поскольку проводятся мероприятия по снижению выбросов  $\text{SO}_2$  и  $\text{NO}_x$  в атмосферу, аммиак  $\text{NH}_3$  становится важным агентом эвтрофикации среды, а в действительности её гипертрофикации. В настоящее время именно последний термин более адекватно описывает процессы обогащения местообитаний лишайников элементами питания (Seaward, 2004). О наличии такого явления в Москве свидетельствует экспансия нескольких видов эпифитных лишайников, трактуемых как нитрофиты, встреченных на большей части обследованной территории города, а это одна треть площади Москвы. Особенно агрессивно поведение *Phaeophyscia orbicularis*. Слоевища этого вида в 2006 г. находили повсеместно, а на значительном числе учетных площадей их встречаемость и обилие были чрезвычайно высокими. Можно полагать, что активная колонизация эпифитными лишай-

никами городских местообитаний началась примерно через пять лет после 1992–1993 гг., когда начался снижаться пресс кислого загрязнения атмосферы.

Предшествующий период использования лишайников как индикаторов загрязнения воздуха в городах и промышленных областях проходил в условиях кислого загрязнения среды, главным образом двуокисью серы, на которую лишайники реагировали довольно чутко. Ныне доля  $\text{SO}_2$  в загрязнении снизилась. Однако увеличилось количество поступающих в окружающую среду соединений азота антропогенного происхождения. Эта проблема имеет глобальные масштабы, поскольку из-за этого в разных биомах Земли наблюдается перестройка структуры сообществ (Vitousek et al., 1997; Robinnik et al., 1998; Gough et al., 2000; Reich, Oleksyn, 2004; Lovelock et al., 2007; Gruber, Galloway, 2008; Xia, Wan, 2008). Эксперименты в травянистых сообществах показали, что дополнительное внесение в почву соединений азота, с одной стороны, приводит к снижению числа видов растений в сообществе, с другой – увеличивает количество биомассы в нем (Tilman, 1987; Stevens et al., 2004). Наблюдения в вересково-лишайниковой пустоши в Шотландии на высоте 750 м н.у.м. подтвердили подобное действие соединений азота, причем наиболее заметно происходило снижение числа видов лишайников (Britton, Fisher, 2007). В Москве пока происходит как увеличение числа видов эпифитных лишайников, так и разрастание нескольких нитрофитных видов. Можно предполагать, что через некоторый промежуток времени (несколько лет) процесс увеличения числа видов замедлится и прекратится, а затем начнется снижение числа видов из-за разрастания нитрофитных видов. Возникает вопрос, могут ли лишайники в новых условиях, как и прежде, выступать в качестве индикаторов загрязнения атмосферы? Или по ним можно будет определять степень трофности местообитаний? Современные и будущие исследования (а в странах Западной и Южной Европы такие исследования уже проводятся), возможно, дадут ответы на эти вопросы. Автор в своих предшествующих публикациях (Бязров, 1996б, 2002, 2005) призывал не переоценивать роль лишайников как биоиндикаторов состояния среды. Эмпирически установленные индексы и корреляции с концентрациями ряда ксенобиотиков имеют локальное значение, и закономерности, установленные в Англии или Альпах, не всегда можно экстраполировать на Европейскую часть России. Мало еще известно о действии одних фитотоксикантов при наличии в среде других или о трансформации токсикантов под воздействием факторов среды. Например, выбрасываемые органические соединения могут образовать 16–20 продуктов трансформации, среди которых могут быть более токсичные и опасные, чем исходное вещество (Малышева, 1997). Поэтому результаты экспериментов в контролируемых условиях лабораторий не всегда отражают процессы, происходящие в конкретных местообитаниях лишайников. В общем, при планировании, проведении и обобщении материалов по использованию лишайников как биоиндикаторов уместен умеренный скептицизм и реальная оценка их качеств. Неудобства лишайников как биомониторов загрязнения заключаются в том, что:

- лишайники не очень устойчивы к загрязнителям воздуха, особенно к двуокиси серы, окислам азота, и поэтому отсутствуют в областях с высоким уровнем загрязнения воздушной среды (центры городов и промышленных областей) и часто не представлены в достаточном количестве на всем протяжении исследуемой территории;
- у многих видов лишайников часто невозможно точно определить возраст слоевища или его частей;

– длительное культивирование лишайников в стандартных условиях пока практически невозможно, поэтому весь материал для экспонирования должен быть получен из природных сообществ;

– в отличие от высших растений, генетически однородный лишайниковый материал не доступен;

– для идентификации лишайников необходим опыт;

– содержание загрязнителей в лишайниках не отражает содержание их в почве столь точно, как в высших растениях;

– при интерпретации данных о содержании различных веществ в телах лишайников необходимо учитывать возможное вымывание загрязнителей из слоевищ.

Более 10 лет назад, отвечая на вопрос, сохранятся ли в Москве лишайники или они будут вытеснены с территории города, автор писал, что за судьбу лишайников в целом как своеобразной группы организмов волноваться не стоит – они сохранятся (Бязров, 1996б). Прежде всего, в шкале геологического времени лишайники как часть органического мира принадлежат к очень древним организмам. Их возраст оценивают в 400–600 млн лет, а следы лишайниковоподобного типа симбиотических отношений были обнаружены в конгломератах докембрийских отложений, т.е. их возраст, возможно, более 2.5 млрд лет. За столь длительное время на Земле происходили процессы, приведшие к гибели многих таксономических групп организмов и появлению других. Но лишайники продолжали существовать. Как было показано ранее (гл.1), существующие ныне на Земле условия не лимитируют развития лишайников. Успешным для двух видов лишайников оказалось и двухнедельное путешествие в космическое пространство. 31 мая 2005 г. с космодрома Байконур российской ракета «Союз» вывела на низкую околоземную орбиту (от 264 до 340 км от Земли) космическую лабораторию Фотон М2, где в научном модуле Биоран Европейского космического агентства в течение 14.6 суток проводился эксперимент по выживанию представителей обитающих на Земле организмов, в том числе и двух видов эпилитных лишайников (*Rhizocarpon geographicum* и *Xanthoria elegans*) в условиях космоса. Цель его – изучение возможностей панспермии диаспор представителей органического мира в космическом пространстве на различных космических телах. Спускаемый аппарат 16 июня вернули на Землю, а космических путешественников подвергли всестороннему изучению в научных лабораториях ряда стран Европы. Оказалось, что на жизнедеятельность лишайников не повлияли ни вакуум, ни частые и значительные перепады температуры, ни ультрафиолетовое излучение Солнца, ни жесткая космическая радиация (Lichen survive..., 2005). Последнее было ожидаемым, поскольку лишайникам не помешали и ядерные взрывы на Земле. Мне довелось побывать на месте последнего в СССР наземного испытательного взрыва термоядерного устройства. Через 30 лет на сильно загрязненной радионуклидами, оплавленной стекловидной поверхности почвы и бетонных сооружений я нашел представителей 11 видов лишайников. Размер слоевищ некоторых из них позволял предположить, что они появились примерно через 15 лет после взрыва. Так что уверенно можно утверждать: лишайники как одна из форм существования грибов еще длительное время будут сохранять свои позиции на нашей планете. А если человек поймет, как лишайники смогли успешно адаптироваться к постоянно меняющимся условиям Земли, то, возможно, человечество сможет продлить (в геологической шкале времени) свое существование на планете.

## Summary

The purpose of research carried out in the summer and autumn of 2006 on more than third of territory of Moscow within the limits of the Moscow ring motorway (MRMW) was data gathering about epiphytic lichen species composition for comparison of them with similar materials received on the same sites in 1988–1991 (Biazrov, 1994, 1996). During 1990th in Moscow, as well as in whole country, has been a dramatic change in structure of an industry. Number of automobiles multiplied. It was supposed that those changes have had an effect on epiphytic lichen species composition which recognized as indicators of air quality.

Moscow is capital of Russia. Within the limits of MRMW (Moscow Ring Motorway) the city area is 886,5 km<sup>2</sup>. For examination of features of epiphytic lichens distribution, a map of Moscow with a scale 1:38000 (1 inch=1 km) was used as a cartographical basis. In 1988-1991 the territory of city on this map was divided into squares 1 × 1 km, with 908 total numbers of squares. From 100 to 400 trunks of trees and bushes were examined in each square. The trees were inspected from the bottom up to height of 250 cm above ground, directly growing as well as curved and inclined. The presence of lichens was recorded for all seen surfaces of trunks.

The representatives of 43 lichen species were found on trees and bushes in surveyed 908 squares in the beginning of 1990th (Biazrov, 1994). The average number of species in a square that time was a little more than three at a variation of this parameter from their complete absence (33% of squares) up to 18 species on trees in Fili park on a slope of the right bank of the Moscow - river however third of territory of city had 1–3 species per square.

The received data on number of species in a square was transformed in skeleton map of air pollution of city territory (Fig. 3.2). The basis for such update was the numerous evidences of direct connection of decrease of epiphytic lichens diversity with increase of a level of air pollution (Wetmore, 1988). Then based on a degree of danger for epiphytic lichens, the territory of city was ranked on 4 isotoxic contours: 1) “lichen desert” – 0–1 species in a square; 2 – critically dangerous plots – 2–5 species; 3 – extremely dangerous plots – 6–10 species; 4 – dangerous plots → 10 species in a square.

In summer and autumn of 2006 I observed more than third of the city territory (within limits MRMW) with the purpose of exposing changes of lichen species composition occurred from the beginning of 1990th. The technique of the collection of a material basically was similar to used in 1988-1991 which characteristics are given earlier. The difference was that the registration of lichens was carried out not on all territory of city within limits MRMW but only on six transects, three of which crossed all territory of city from north to the south, and the direction of three others was east – west. Width of each of them was 2 km, and the sample unit, as before, was 1 km<sup>2</sup> of transect.

In total in 2006 in these squares were found the representatives of 64 epiphytic lichen species, living on trunks of trees and bushes up to height of 2.5 m (Table 3.11). The lichens were recorded in all 336 surveyed squares 1 × 1 km, the number of species in a square varied from 2 up to 26 at average value of this parameter about 11 (Table 3.12). The species *Evernia prunastri*, *Ramalina farinacea*, *R. pollinaria*, considered as sensitive to acid pollution (Wirth, 1991), were recorded one time only and were represented by small (up to 2 cm) poor specimens growing on the basis of trunks of trees in forest tracts.

16 years back on these six transects at the same level of a settlement on trunks of trees were recorded representatives of 35 lichen species (Table 3.11). That time they were absent in 125 squares 1 × 1 km (37% from total number). From 64 species which were recorded in 2006 the representatives of two – *Phaeophyscia orbicularis* and *Scoliciosporum chlorococcum* – were detected in all 336 squares 1 x 1 km. 8 species were detected in more than 50% of squares – *Caloplaca cerina* (56%), *Candelariella vitellina* (57%), *Lecanora hagenii* (66%), *Parmelia sulcata* (65%), *Phaeophyscia nigricans* (53%), *Physcia adscendens* (81%), *P. stellaris* (91%), *Xanthoria parietina* (97%). For 11 species in 2006 the index of frequency in squares of all transects was from 10% to 50 %. Almost one third of species in 2006 were detected only in 1–2 squares.

According to the 1988–1991 registers species the index frequency which on same six transects exceeded 50 % were absent (Table 3.11). Those years the representatives of only three species were found in more than 40% of the surveyed squares – *Phaeophyscia orbicularis* (43%), *Physcia stellaris* (49%), *Scoliciosporum chlorococcum* (41%). By 2006 the same species and also *Xanthoria parietina*, *Physcia adscendens* have occupied all or nearly all squares of the six examined transects.

Among species recorded at the end of 1980th and in 2006 quantitatively predominate the species that prefer rather acid (pH 4.1–4.8) and moderately acid (pH 4.9–5.6) substratum (Table 3.14). However the species having high value of frequency [*Caloplaca cerina* (K4), *C. holocarpa* (K5), *Lecanora hagenii* (K5), *Parmelia sulcata* (K3), *Phaeophyscia orbicularis* (K4), *P. nigricans* (K5), *Physcia adscendens* (K4), *P. stellaris* (K3), *Xanthoria parietina* (K4)], more often prefer semi-neutral or neutral substrata (tab. 6). Generally, both times more than half of species belonged to a class frequency < 5 % (Table 3.15).

Among epiphytic lichens of city on number of species predominate those that settle on moderately rich with mineral elements bark of trees with very small eutrophication or on bark rich with mineral elements or moderately covered with dust (Table 3.16). However species with high index frequency as *Lecanora hagenii* (Э4), *Phaeophyscia orbicularis* (Э4), *P. nigricans* (Э4), *Physcia adscendens* (Э4), *Xanthoria parietina* (Э4) are characterized as preferring substrata rich with elements of nutrients (Wirth, 1991).

The comparison of species by a degree of pollution tolerance shows that for the period from 1988–1991 to 2006 there was an remarkable increase of number of species rather more sensitive to air pollution (classes Tφ3 and Tφ 4) though the quota of species of a class Tφ4 in total number recorded taxa has remained almost at a former level (Table 3.17).

As noted before, the territory of the city was graded by levels of air pollution based on results of epiphytic lichens distribution per square in 1988–1991. The similar method (number of species per square) was applied for graphic display of results received in 2006 (Fig. 3.6). The combination of squares in transects was similar to what was used in the beginning of 1990s. The same as before approach was used to colour squares – from dark colour to light that corresponded to transition from unfavourable life conditions for lichens to more favourable.

The comparison with a clipping of the same transects (Fig. 3.7)) from relevant skeleton map from beginning of 1990s (Fig. 3.2) evidences that in the surveyed in 2006 territory the situation for lichens dramatically improved. The contour of skeleton map legend “lichen desert” has disappeared and contour “more than 20 species” appeared. By one third decreased the quota of contour “2–5 species”, more than in 2 times increased the

quota of contour “6–10 species “ and more than in 8 times the quota of contour “11–20 species” (Table 3.19). By 2006 the number of epiphytic lichen species has increased in all surveyed squares  $1 \times 1$  km, in the central part of city as well as in her peripheral parts. It allows us to make a conclusion that in comparison with the beginning of 1990s conditions of life for a number of lichen species were improved. It is expressed not only in increase of number of species per unit of the area, but also in increase of index frequency in the areas under study for the representatives *Caloplaca cerina*, *Candelariella vitellina*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia stellaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina* and some other species, at that the thalli *Phaeophyscia orbicularis* covered significant surfaces of trunks of trees quite often.

Predominant in ecology anthropocentrism when the human is separated from a nature and his activities are considered as external to natural processes, puts before the researcher analyzing biological objects data collected in one place but in different years, additional task that is a necessity to separate changes connected to natural processes, from those caused by activities of a people, including environmental pollution.

As it is known, in natural communities takes place the continuous process of their development which is caused as interrelation of organisms with each other and with environment changed by them that usually name succession, and influence external in relation to community of the factors including activity of a man named as exogenous changes (Rabotnov, 1983). The established changes of lichen species composition and communities formed by them, which have occurred for a known interval of time, undoubtedly, are a consequence of the both.

Also it is necessary to understand clearly that the control over dynamics of lichen species composition at monitoring of environment provides more correlation than proof of causal connections, except for the cases when these investigations are a part of controllable reproducible experiments, at which those or other parameters of air quality are reconstructed. However, such experiments are not enough, and we have to make conclusions based on the published information on response of different lichen species to air pollutants and on own experience.

These conclusions should help to separate changes connected to effect of pollutants from a total amount of detected changes. The arsenal of methods for such separation is limited and they are based mainly on knowledge of ecology of lichen species. Thus, it is known that in due course there is a change of properties of substratum, for example, linden (*Tilia cordata*) bark which in young age is smooth and in mature age is striated. Composition of lichen species living on such tree is changing accordingly.

It is necessary to take into account that to the great extent urban environment is not natural, it has been changed or created by man, especially in large megalopolises like Moscow. For instance, a lot of time it is difficult to separate natural from anthropogenous. Like trees planted by city park services. On the one hand they represent natural species of trees, on the other – most of them were cultivated in forest nurseries, and then planted in a city.

During the time between two terms of investigation (beginning of 1990s and in 2006) young saplings (mainly lindens and maples) planted at the end of 1980s in newly built city suburbs (Bibirevo, Mar'ino etc.) have turned to trees. Bark in their bottom parts of trunks turned from smooth to crack-striated. Accordingly, the probability of fastening on such substratum of lichen diaspores has increased. And if in 1988–1991 lichens were absent or

were submitted only by one of species on a number of the sample plots  $1 \times 1$  km in these areas though there were no large sources of pollution there. In 2006 lichens occurred quite often on the same trees in these areas. More often than others was recorded the presence of *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina* thalli. The poverty of lichen biota on recently built urban territories was also observed in other cities, for example, in St. Petersburg (Malysheva, 2006).

In June, 2001 as a result of squally winds in northern areas of Moscow some tens of thousand of trees were lost, and their much greater number has damaged. The majority of them were 40–50- years poplars, birches and maples. Together with them such representatives of lichen species their trunks as *Cladonia caespitica*, *C. digitata*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Phaeophyscia ciliata*, *Physcia aipolia*, *Physconia grisea* not detected in 2006 (Table 3.11) could disappear. On the other hand, as a result of this tornado in forests with density crown were formed extensive sites with rarefied the tree stand. That resulted in change of a light conditions and occurrence of thalli of photophilous lichen species on the trees, which kept in such sites. Or the species preferring more light habitats, began to be met here more often. It is the representatives of genera *Caloplaca*, *Candelariella*, *Melanelia*, *Phaeophyscia*, *Physcia*, *Physconia*, *Xanthoria* etc. The trunks of some trees as a result of tornado have changed a vertical standing on inclined. It has resulted in occurrence on them of thalli of species *Cladonia* and some other.

However socio-economic factors had most significant effect on modern lichen biota composition in Moscow city. The results of investigation of lichens carried out at the end of 1980s. reflected a state of lichen biota before catastrophic economic recession of a beginning of 1990s. Many industrial enterprises belonged to a category of stationary sources of air pollution of city, in middle 1990s or have either stopped the activity or considerably lowered volumes. Within 1990th a number of the enterprises was removed out of a city boundaries, and on power system factories the used fuel was replaced with a natural gas. All this has resulted in significant reduction of volume of emissions from stationary sources – with 450 000 t in 1986 up to 81 000 t in 2005 (Table 2.1).

As a result of industrial recession in a city and adjacent regions, and also the improvements of quality of air in Western Europe, from where Moscow gets air weights owing to trans-boundary transport, in Moscow acidity of rain water has decreased - if in 1987 the average annual value of pH of precipitation was 4.2, in 2002 – 6.25, highest for all previous period of measurement of precipitation acidity (1980–2002) on meteorological observatory of Moscow university (Yeremina, 2004). Moreover, in 2002 the acid rains (pH < 5.0) did not drop out. Up to 1991–1992 mineralization of precipitation grew and in 1991 the average annual value was 27.0 mg/l and concentration of sulphates in them was 10.9 mg/l. In 2000–2001 the average value of precipitation mineralization has made 11.8 mg/l, and sulphates – 2.6 mg/l (Yeremina, 2004).

The number of automobiles in city has considerably increased over those years and now exceeds 3 000 000. Accordingly, ratio between amount of emissions from stationary and mobile sources of pollution has changed considerably – quota first was steadily reduced from 41% in 1986 up to 6–8% in 2001–2005 (Table 2.1). Also the structure of polluting substances in emissions has changed. If in 1980 among pollutants prevailed CO<sub>x</sub> (60 % from total emissions), NO<sub>x</sub> (14%), hydrocarbons (13%), SO<sub>2</sub> (9%), now the atmospheric air of city is most polluted by NO<sub>x</sub> (42%), benzapilene, ammonia, formaldehyde.

The tendency to noticeable growth of concentration of hydrocarbons,  $\text{NO}_2$  and  $\text{NO}$ ,  $\text{NH}_3$ , and chloride hydrogen is observed. The growth of concentration on first three parameters is connected with emissions from vehicles. Thus, the amount of sulphur dioxide among air pollutants of city has decreased but considerably has increased amount of compounds of nitrogen in the form of ammonia and oxides.

However it is very difficult to discuss nitrogen and its compounds as pollutants of environment, because this element is the main component of an atmosphere (more than 3/4 of its volume). It is included into structure of all organic substances and participates in all vital processes. Only the cyanobacterial lichen species are capable to fix nitrogen molecular in the atmosphere and transform it into the form suitable for use. Such species are not found on trees in Moscow yet. However it is known, that the optimum of fixing of nitrogen at these species occurs at value of  $\text{pH} > 5$ , i.e. by neutral or alkaline conditions (Shapiro, 1986, 1996).

One of sources of nitrogen ammonium  $\text{NH}_4^+$  is absorbed by lichens passively (Dahlman et al., 2004), but rates uptake is large as this cation is adhesion to the negatively charged cell walls (Brown et al., 1994). However high concentration of ammonium can suppress development even of nitrophytes also. Thus the experiment with *Xanthoria parietina* which is common nitrophytic lichen species for Moscow city has shown that the long treatment of this species thalli by  $\text{NH}_4\text{Cl}$  in concentration 0.69M resulted in irreversible negative changes both mycobiont and photobiont. At concentration 0.35M  $\text{NH}_4\text{Cl}$  at first there was a suppression of activity of both components, but then observed recovery up to former levels of activity both fungi and green algae, and the restoration of algae activity was more faster than fungi. It has given the basis to the authors of research to make a conclusion that photobiont of this lichens is better adapted to high levels of nitrogen in environment (Gaio-Oliveira et al., 2004).

Ammonia and nitric oxide are considered as primary pollutants among compounds of nitrogen. Ammonia neutralizes  $\text{SO}_2$  in the form  $\text{SO}_4^{2-}$  partially to  $\text{NH}_4\text{HSO}_4$  or fully to  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ , and nitric oxide is readily oxidized by ozone to  $\text{NO}_2$  (Seaward, 2004). Further of products of oxidation of nitrogen oxides ( $\text{NO}_x$ ) of an atmosphere are formed secondary pollutants and chemical compounds, in gaseous or aerosol state. Ammonia  $\text{NH}_3$  is emitted by a large number of sources such as volatilization from animal waste and synthetic fertilizers, biomass burning, losses from soils under native vegetation and agricultural crops, etc (Krupa, 2003). Its exchange with an atmosphere is similar to an exchange of  $\text{CO}_2$ , in which the compensation point determines the concentration, at which the clean exchange does not occur. This compensation point is exceeded in conditions of modern agriculture both animal husbandry and ammonia is deposits and accumulates (Krupa, 2003). Because they will be carried out the actions on reduction of emissions  $\text{SO}_2$  and  $\text{NO}_x$  in an atmosphere, the ammonia  $\text{NH}_3$  becomes the important agent of environment eutrophication and actually its hypertrophication. Now last term describes processes of enrichment of lichen habitats by nutrients more adequately (Seaward, 2004).

The increase of eutrophication of lichen habitats in Moscow city descend from the local sources (emissions of a vehicle, road and building dust etc.). About locality of eutrophication sources of habitats evidence the data to reduction of concentration of nitrogen compounds as ammonium  $\text{NH}_4^+$  or ammonium nitrate  $\text{NO}_3^-$  in rain water. For example, in 1992 concentration of ammonium in precipitation was 1.69 mg/l and in 2001 – 0.45 mg/l (Yeremina, 2004).

As a result of decrease of threshold value of acid pollution of habitats and the increases of a alkaline pollution share in the territory of the city the representatives of the rather large number of lichen species adapted to moderately acid substratum were reestablished and also there was an expansion of nitrophytic species (*Caloplaca cerina*, *C. holocarpa*, *Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *Xanthoria parietina* etc.) on all territory.

The expansion is recorded at species *Scoliciosporum chlorococcum* also which considered as toxitolerante acidophyt (Ahti, Vitikainen, 1974; Wirth, 1991). This species earlier occurred in city quite often also. In 2006 this lichens were recorded in all surveyed 336 squares 1 × 1 km to six transects whereas in 1988–1991 index frequency of this species on same transects was 41% (Table 3.11). Probably, it is necessary to reconsider recognition of this species as acidophytic because in Great Britain it already refer to nitrophytes (Wolseley, James, 2002). The abundance of species *Hypogymnia physodes* (K2), *Lecanora varia* (K2), *Lepraria incana* (K2) etc. has increased also. They are common for rather acid substratum. Probably, for these species earlier there was a threshold level of acid pollution, which was decreased and that has allowed them to appear in a number of the urban sites not populated with them earlier.

The changes revealed in Moscow correspond to the tendency of lichens behaviour in the large cities of Europe from the end 1970th – beginning 1980th (Kandler, Poelt, 1984; Hawksworth, McManus, 1989). It was the reaction of lichens on the Acts on air clean entered in some countries. The recolonization of some sensitive to sulfur dioxide species in composition of local lichen biotas was observed in connection with reduction of pollution of an atmosphere by this compound. Later have found out that a significant role in composition of formed biotas, and not only urban, began to play the nitrophytic lichen species (van Dobben, 1993; van Herk, 1999; Purvis et al., 2003; Wolseley et al., 2006; Isocrono et al., 2007). Expansion of nitrophytic species of epiphytic lichens connect they with reduction of levels of sulfur dioxide in surface air and with high values of pH of tree bark because of pollution by a dust of a various origin (roadside, building, coal), ashes and soot, ammonia, of nitrogen oxides (van Dobben, de Bakker, 1996; van Herk et al., 2003).

For example, in two towns of Giessen land (Germany) from 1985 To 2005 the concentration of sulfur dioxide in air has decreased almost by ten times, and the value of pH of bark of a linden has increased from 2.9–3.1 in 1985 till 5.9–6.3 in 2005, at a poplar - from 4.6–3.8. till 5.6–5.7. The number of epiphytic lichen species in these towns for the same period has increased from 11–21 till 49–52 (Kirschbaum et al., 2006). A wide distribution and abundance nitrophytic lichens is also explained by global warming (van Herk et al., 2002).

It is possible to explain an expansion of a number of nitrophytic species (*Phaeophyscia orbicularis*, *P. nigricans*, *Physcia adscendens* etc.) on all surveyed in 2006 territory of Moscow by the fact that in these species prevails a vegetative reproduction. Most frequently occurring species *Phaeophyscia orbicularis*, the indicator of environment hypertrophication in Western Europe (Seaward, 2004), forms huge number soredia sometimes covering all surface of thallus. These vegetative propagules are easily separated from thallus and are distributed by a wind or rain water, streaming down on a trunk. The fall into of bark roughness or being adhered to a layer of a dust, they quickly transform in thalli. Quite often on one trunk of a tree it is possible to count tens and hundreds thalli of

this species. Frequently they grow together, and then practically it is impossible to separate one thallus from another.

In the beginning 1990th these species were recorded in the greatest number of squares  $1 \times 1$  km (43%) that evidenced the high eutrophication of habitats. But those years within the limits of these squares it thalli occurred much less often and the covering by them of trunks of trees was small. In 2006 abundance of species on the sampling units was high, and the covering of trunks of trees up to height 2.5 m sometimes amounted to 30 %. The presence at city has increased of *Parmelia sulcata* also, species which distinguished by wide ecological amplitude but also distributing by soredia.

However in Moscow has increased the index frequency for the species at which soredia and isidia is not present, and they are distributed by spores. It is the representatives *Caloplaca*, *Candelariella*, *Lecanora*, *Physcia stellaris*, *Xanthoria parietina* etc. It is possible that it is connected that them mycobionts can form thalli with the representatives of different species of green algae. For example, the fungi *Xanthoria parietina* uses for formation of thallus the representatives of three species of green algae *Trebouxia* – *T. arboricola*, *T. decolorans*, *T. irregularis* (Golubkova, 1993). Also is established that this species are adapted to high, and low concentration of nitrogen compounds as well. In Portugal the concentration of nitrogen in thalli of this species collected in 13 various habitats, varied from 11 up to 43 mg/g dw (Gaio-Oliveira et al., 2005) whereas it is common at lichens with green algae as photobiont this parameter makes  $< 20$  mg/g (Palmqvist et al., 2002). Thus, in Moscow the presence at lichens propagules for vegetative reproduction does not give the special advantage to colonization new sites above species at which such adaptations are absent.

However first, usually occur more often and cover more significant surfaces of substratum within the limits of the sampling units. Probably it is connected to the features of distribution and attaching of lichen diaspores. They depend as on amount and quality produced propagules and the suitability for attaching sites where these propagules fall. For epiphytic lichens *Lobaria pulmonaria* with vegetative propagules (soredia) in forests of Sweden was established that for its distribution on the large distances (up to 75 m) means amount of produced diaspores, and for attaching near to parent thallus is important the presence of suitable conditions on substratum where they have fall (Ockinger et al., 2005). Extrapolating this data to results received in Moscow it is possible to assume that occurring everywhere and quite often abundant presence of *Phaeophyscia orbicularis* thalli on trees of city is connected to the fact that these species produce vast amount of vegetative propagules spreading by a wind and water on many tens of meters. Thalli of *Xanthoria parietina*, as a rule, are fertile, i.e. with apotecia from which spores from time to time are thrown out. But their number considerably concedes to amount of soredia *P. orbicularis*. Besides in habitats where these spores have fall there should be suitable species of green algae that was generated thallus. Therefore abundance *X. parietina* in Moscow is rather insignificant.

As it was earlier noted, the increase of frequency in city for the compared period of the representatives of highly tolerant against pollution species *Scoliciosporum chlorococcum* considered as acidophyte – in 2006 it was recorded in all surveyed 336 squares  $1 \times 1$  km to six transects whereas in 1988–1991 the index of frequency for this species on same transects was 41% (Table 3.11). In cities of Europe with decrease of levels of acid pollution and increase alkaline recorded they at similar on stability to pollution acidophytic

species *Lecanora conizaeoides* its digression (Bates et al., 2001; Purvis et al., 2003; Kirschbaum et al., 2006). In Moscow city *Scoliciosporum chlorococcum* considerably has expanded the presence that puts under doubt it's belonging to the group of acidophytes. But, probably, the levels of acid pollution all still high, and not enough time has passed for nitrophytic species to replace these lichens.

I tried to establish when settling of lichens in sites where they were absent earlier began in Moscow. For this purpose on sites where at the end of 1980<sup>th</sup> - beginning 1990<sup>th</sup> lichens did not occurred, in the autumn of 2006 by me were carried out measurements of diameters of thalli of frequently occurred lichens *Phaeophyscia orbicularis* (Table 4.1), *Physcia stellaris* (Table 4.2), *Xanthoria parietina* (Table 4.3). The measurements were carried out in the area of the Crimean embarkment (city centre), on the Andropov prospectus at Kashira highway, in the Kustanay street (southeast of city), in area Mar'ino (southeast of city), on Rossoshanskaya street (south of city), in area Bibirevo (north of city). On each of these sites were selected 100 trees with lichens on which I measured diameters of largest thalli on the given trunk

This data gives the basis to believe, that the settling by lichens in various areas of city took place at different times. In our case it is possible to note that in peripheral parts of city in the most "young" area Mar'ino the lichens have appeared later than in areas which are built up earlier. Approximately at the same time as in Марьино, the settling by lichens in city center also began. The colonization of sites where the lichens were absent before probably has proceeded cyclically.

At first there were fixed isolated individuals of separate species nowadays submitted largest thalli on the sizes. A bit later these individuals were capable to generate diaspores which were distributed in immediate proximity from a place of attaching of the primary arrivals. It needed some years, after which there was an attaching of the representatives of species on the next trees, fast increase of number of individuals, to what the evidence is the increased amounts of thalli with smaller values of diameters. A bit later, probably, there will come some stabilization as species composition and number of individuals.

The diameter of thalli of the measured lichen species on the average for one year is increased by 2-3 mm. It is possible to believe, that active colonization by epiphytic lichens of the urban habitats where they were absent in the beginning 1990<sup>th</sup> began approximately in four – five years after 1992–1993 when began to be reduced of pressure of acid pollution of environment. This assumption is confirmed also by (with) the data A.V. Pshchelkin (1998a, 1998b) which in second half 1990<sup>th</sup> recorded presence of some lichen species on sites where they were absent at the end of 1980<sup>th</sup>

However at predicting possible future changes it is necessary to consider that even if absolutely to stop receipt in an atmosphere anthropogenous SO<sub>2</sub> and NO<sub>x</sub>, and the level of ammonia NH<sub>3</sub> will not increase, that is doubtful as its source is the animal industries and in this case value of pH of precipitation will be about 5.0 (Yeremina, 2004). Accordingly trophication of epiphytes habitats will be increased because of the mineral and organic dust deposited on trunks and branches of trees, and also of ammonia, which increases the contents of nitrogen in substratum and reduces acidity of last. The rain water, in itself already practically neutral, at stream on a trunk of a tree will be enriched by various elements which partially will get in lichen thalli. The species of neutral and eutrophic environment will receive advantage before acidophytes and number of species last and also abundance can decrease. In Moscow while there is a process of introduction of spe-

---

cies considered as acidophytes and their abundance is insignificant, and also take place expansion of group of nitrophytic lichens which are abundant and occur everywhere.

The previous period of lichens use as indicators of air pollution in cities and industrial areas passed in conditions of acid pollution of environment mainly by sulfur dioxide to which the lichens reacted rather sensitively. Nowadays quota of SO<sub>2</sub> in pollution has decreased. However amount of nitrogen compounds arrival in the environment has increased. There is a question, whether the lichens can represent themselves in new conditions as reliable indicators of air pollution? Or it will be possible to determine on them a degree of habitats eutrophication? Probably the recent and future studies will give the answers on these questions.

In his previous publications author (Biazrov, 1996, 2002, 2005) called to not overestimate a role of lichens as bioindicators of environment conditions. The empirically established indexes and the correlations with concentration of number of xenobiotics have local importance, and it is not always possible to extrapolate rules established in England or the Alps on the European part of Russia. A little is still known about influence of one phytotoxicants at presence of others in the environment or about transformation of the toxicants under environmental effects. For example the emission of organic compounds can be formed by 16–20 products of transformation, among which there can be more toxic and dangerous, than an initial substance (Malysheva, 1997).

For instance, motors of modern automobiles throw out many organic compounds as benzene, toluene, phenol which as a result of active chemical interactions can quickly turn into substances more toxic than initial. Therefore results of experiments in controllable conditions of laboratories do not always reflect processes occurring in concrete habitats of lichens. In general moderate skepticism and realistic estimation of qualities are suitable at planning, realization and generalization of materials on use of lichens as bioindicators.

## Литература

- Абрамова Л.И., Толпышева Т.Ю., Зуева Ю.И. К экологии произрастания эпигейных мхов и широколопастных ризоидальных лишайников на побережье Кандалакшского залива // Вестник Моск. университета. Сер. 16. Биология. 2002. №1. С. 45-52.
- Аксенова О.И., Волкова И.Ф., Ефимов М.В., Корниенко А.П. Здоровье населения города Москвы // Гигиена и санитария. 1997. № 3. С.44-46.
- Алехин В. В. Растительность и геоботанические районы Московской и сопредельных областей. М.: изд. МОИП. 1947. 79 С.
- Андреев В.Н. Некоторые данные о делихенизации тундры // Растительность и почвы субарктической тундры. Новосибирск. 1980. С. 201-205
- Андреев В.Н., Перфильева В.И. Влияние движения гусеничного транспорта на растительность субарктической тундры // Биологические проблемы Севера. Апатиты. 1979. С. 22-24.
- Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В. Сравнительная характеристика устойчивости горнотундровых сообществ Урала к фактору рекреации // Экология. 1997а. №1. С. 57-59.
- Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В. Сравнительный анализ реакции основных фитоценозов подзоны типичных тундр (полуостров Ямал) на транспортное воздействие // Ботан. журн. 1997б. Т. 82, №2. С. 97-103.
- Анненков (Annencoff). *Flora Mosquensis exiccata* // Bull. de la Soc. Imp. d. Natur. d. Moscou. 1 и 2 Cent.: 1849. Т. 22. Р. 621-624; 3 Cent.: 1850. Т. 23. Р. 680-681; 4 и 5 Cent.: 1851. Т. 24. Р. 347-350.
- Бадтиев Ю.С., Кулёмина А.А. Методика биоиндикации окружающей природной среды // Экологический вестник России. 2001. № 4. С. 27-29.
- Безуглая Э.Ю., Расторгуева Г.П., Смирнова И. Чем дышит промышленный город.- Ленинград: Гидрометеиздат. 1991. 255 С.
- Беккер А.А. Воздух Москвы // Природа. 1989. № 8. С.30-40.
- Битюкова В.Р. Экологическая ситуация в Москве в конце 20 в. // Изв. Академии Наук. Сер. географическая. 2003. № 1. С. 80-89
- Битюкова В.Р., Слободской Д.И. Промышленные зоны Москвы. Часть 1. Территориально-структурные изменения промышленного загрязнения. Часть 2. Комплексная оценка степени экологической опасности промзон Москвы. // Экология и промышленность России. 2002, № 10, С. 23-29; № 11, С. 29-34.
- Блюм О.Б. Водный режим лишайников // Украинский ботан. журн. 1965. Т. 22, №2. С. 3-14.
- Блюм О.Б. Влияние газообразных атмосферных загрязнителей на лишайники // Международная школа по лишайноиндикации, Таллин, 22-25 июня, 1982. Таллин. 1984. С.35-51.
- Бобрицкая М.А. Поглощение литофильной растительностью минеральных элементов из массивно-кристаллических пород // Тр. Почвенного института. М. 1950. Т. 34. С.5-27.
- Буткевич Н. А. Эпифитная флора в районе опытной станции лесоводства Московской сельскохозяйственной академии // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Ленинград: Гидрометеиздат. 1985. Т. 8. С. 72-74.

- Бюллетень о загрязнении воздушного бассейна города Москвы в 2004 году // Электронные ресурсы: <http://www.airmoscow1.nm.ru/bullet.htm>
- Бязров Л.Г. Влагоемкость коры некоторых древесных пород // Лесное хозяйство. 1969а. №11. С. 23-24.
- Бязров Л.Г. Синузии эпифитных лишайников в широколиственно-еловых лесах Подмосковья // Ботан. журн. 1969б. Т. 54, №2. С. 239-249.
- Бязров Л.Г. Эпифитные лишайниковые синузии в лесных биогеоценозах подзоны широколиственно-еловых лесов. Автореферат диссертацииканд. биол. наук: БИН АН СССР, Ленинград. 1970. 26 С.
- Бязров Л. Г. Лишайниковые синузии в лиственничнике разнотравном (Хангайский хребет, МНР) // Ботан. журн. 1974. Т. 59, №10. С. 1425-1438.
- Бязров Л.Г. Об использовании лишайников как индикаторов степени пастбищной нагрузки // Индикация природных процессов и среды. Вильнюс. 1976. С. 38-39.
- Бязров Л.Г. Эпифитизм как форма консортивных отношений // Материалы 6 Конференции по спорным растениям Средней Азии и Казахстана. Душанбе. 1978. С.281.
- Бязров Л.Г. О распределении фитомассы лишайников в кедрово-лиственничном сообществе (Хангай, МНР) // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел биол. 1980. Т. 85, №3. С. 117-123.
- Бязров Л.Г. Некоторые результаты использования лихеноценологических исследований при мониторинге состояния среды в Подмосковье // Биоиндикация в городах и пригородных зонах. М.:Наука. 1993а. С. 55-72.
- Бязров Л.Г. Эпифитные лишайниковые синузии в березовых лесах Восточноуральского радиоактивного следа // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.:Наука. 1993б. С. 134-155.
- Бязров Л.Г. Видовой состав и распределение эпифитных лишайников в лесных насаждениях Москвы // Лесоведение. 1994. №1. С. 45-54.
- Бязров Л.Г. Видовое разнообразие лишайников Москвы // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел биол. 1996а. Т.101, №3. С.68-77.
- Бязров Л.Г. Исчезновение лишайников - сигнал опасности // Наука в России. 1996б. №4. С. 64-68.
- Бязров Л.Г. Биоиндикация качества воздуха в Москве по картированию распространения эпифитных лишайников // Экология и промышленность России. 1998. №7. С.27-31.
- Бязров Л.Г. Индекс развития эпифитных лишайников и оценка состояния воздушного бассейна территории г. Москвы // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел биол. 1999. Т.104, №6. С. 30-40.
- Бязров Л.Г. Лишайники как источник пищи и приправ для человека // Биология. Приложение к газете «1-е сентября». 2000. №19. С. 14.
- Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир. 2002. 336 с.
- Бязров Л.Г. Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения. М.: КМК. 2005. 476 с.
- Бязров Л.Г., Ганболд Э., Губанов И. А., Улзийхутаг Н. Флора Хангая. Ленинград: Наука. 1989. 191 С.
- Бязров Л.Г., Максимова В.Ф., Рухадзе Е.В. Использование эпифитных лишайников для индикации загрязнения воздушной среды в Москве // Вестник Моск. университета. Сер. 5: География. 1997. №4. С. 32-36.

- Вайнштейн Е.А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. III. Минеральное питание // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 5. С. 561-571.
- Викторов С.В. Лишайники как индикаторы литологических и геохимических условий в пустыне // Вестник Моск. университета. Сер. естеств. науки. 1956. № 5. С. 115-119.
- Викторов С.В. Лишайники пустыни Устюрт и их связь с некоторыми свойствами почвы и горных пород // Вопросы индикационной геоботаники. М. 1960. С. 53-56.
- Викторов С.В., Джураева З.Д. Индикационное значение лишайниковых сообществ в пустынях // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биолог. 1979. Т.84, № 5. С.130-134.
- Голубкова Н.С. Очерк флоры лишайников Московской области и смежных районов // Ботан. журн. 1959. Т. 44, №2. С. 153-161.
- Голубкова Н.С. Флора лишайников Московской области. Диссерт. канд. биол. наук. Ленинград: БИН АН СССР. 1962. 775 с.
- Голубкова Н.С. Определитель лишайников средней полосы Европейской части СССР. М.- Л.: Наука. 1966. 256 с.
- Голубкова Н.С. Анализ флоры лишайников Монголии. Ленинград: Наука. 1983. 248 с.
- Голубкова Н.С. К вопросу о происхождении и путях эволюции лишайникового симбиоза // Новости систематики низших растений. СПб.: Наука. 1993. Т.29. С. 84-104.
- Горбанов Ст., Хаджиатанасов Д. Върху акумулацията на микоелементи и естествени радиоактивни елементи от някои видове мъхове и лишайници, разпространени в България // Научн. тр. Висш. селскост. ин-т "В. Коларов". Пловдив. 1973. Т. 22, №4. С. 28-37.
- Горбач Н.В. К вопросу об индикаторной роли лишайников в лесных сообществах // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту. 1965. С. 177-181.
- Гордеева М.М., Толпышева Т.Ю. О реакции эпифитных лишайников на внесение удобрений // Лихеноиндикация состояния окружающей среды.- Таллин. 1978. С. 41-43.
- Горышина Т.К. О влиянии вытаптывания при рекреационных нагрузках на внутреннее строение листа и таллома некоторых растений // Экология. 1983. №4. С. 11-18.
- Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды в Российской Федерации в 2003 году». М.: Мин.природн.ресурсов РФ. 2004. 445 с.
- Дембицкий В.М., Толстиков Г.А. Органические метаболиты лишайников. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал "Гео". 2005. 135 С.
- Джураева З. Лишайниковые группировки в основных растительных ассоциациях такыров и такыровидных почв // Известия АН ТуркмССР. Сер. биол. н. 1979. №3. С. 37-43.
- Добровольский И.А., Гаевая Н.В. Лишайниковая растительность искусственных лесных насаждений степи и ее индикаторная роль // Вопросы степного лесоведения, научные основы лесной рекультивации земель. Днепропетровск. 1985. С. 92-97.
- Доклад «О состоянии окружающей среды в г. Москве в 2000–2001 гг.» // Электронные ресурсы: [http://www.publiceco.ru/report.php?parent\\_id=4&item\\_id=36](http://www.publiceco.ru/report.php?parent_id=4&item_id=36)  
[http://www.publiceco.ru/ecomap.php?ecomap\\_id=12](http://www.publiceco.ru/ecomap.php?ecomap_id=12)
- Доктуровский В.С. Лихенологическая экскурсия в с. Богородское Московской губернии. Протоколы заседаний студенческого кружка для исследования русской-

- природы // Тр. студенческого кружка для исследования русской природы, состоящего при Московском университете. 1905. Книжка 2. С. 7.
- Еленкин А. А. (Elenkin) Lichenes florae Rossiae // Acta Horti Petropolitani. Fasc. 1. 1901. Т. 19., С. 1-52; Fasc. 2,3,4. 1904а. Т. 24. С. 1-118.
- Еленкин А. А. Краткий предварительный отчет о результатах лишенологической экскурсии в Среднюю Россию в 1903 г. // Изв. Императ. СПб. Ботан. сада. 1904б. Т. 4, №1. С. 9-17.
- Еленкин А. А. Флора лишайников Средней России. Ч. 1, 2, 3-4 // Издание естественно-исторического музея графини Е. П. Шереметьевой в с. Михайловском, Московской губ. - Юрьев. 1906. Вып. 3. 184 С.; 1907. Вып. 4. 360 С.; 1911. Вып. 8. 683 С.
- Еремина И.Д. Многолетние наблюдения за химическим составом атмосферных осадков // Вестник Моск. университета. Сер. 5. География. 2004. №2. С. 21-26.
- Иваненко А.В., И.Ф.Волкова, Корниенко А.П. Выбросы автотранспорта, качество атмосферного воздуха и здоровье населения Москвы // Гигиена и санитария. 2007. №6. С. 20-22.
- Израэль Ю.А., Филиппова Л.М., Ровинский Ф.Я. Программа экологического мониторинга в биосферных заповедниках // Биосферные заповедники. Труды 2 советско-американского симпозиума. Ленинград: Гидрометеоизда. 1982. С. 128-141.
- Инсаров Г.Э., Мучник Е.Э. Лишайники в условиях загрязнения воздуха в Москве // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. С.-Пб: Гидрометеоиздат. 2007. Т. 21. С. 404-434.
- Инсарова И.Д., Инсаров Г.Э. Анализ роста лишайников // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Ленинград: Гидрометеоиздат. 1987. Т. 10. С. 87-114.
- Инсарова И.Д., Инсаров Г.Э. Сравнительные оценки чувствительности эпифитных лишайников различных видов к загрязнению воздуха // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Ленинград: Гидрометеоиздат. 1989. Т. 12. С. 113-175.
- История Москвы. / Ред. Хромов С.С. и др. М.: Наука. 1978. 543 С.
- Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С., Викулин С.В. *Winfrenatia reticulata* – древнейший наземный лишайник из нижнего девона; новая находка, новая интерпретация // Палеонтологический журнал. 2009. Т. 43, №1. С. 107-114
- Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М.: Изд-во Мир. 1990. 246 С.
- Климат Москвы за последние 30 лет. М.: Изд-во МГУ. 1989. 94 С.
- Красная книга города Москвы. М. 2001. 622 с.
- Магомедова М.А. Лишайники как индикаторы ландшафтных различий в горных тундрах Северного Урала // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала (информационные материалы). 4. Флора и фауна. Свердловск. 1980. №4. С.55-57.
- Магомедова М.А., Корыгин Н.С., Нифонтова М.Г., Ендукин А.Ю. Влияние выпаса оленей на лишайниковый покров сосновых лесов // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск. 1991. С. 72-78.
- Максимова В.Ф., Бязров Л.Г. Оценка загрязнения воздуха по данным о распространении лишайников [карта, текст] // Экологический атлас Москвы. Москва: Изд-во АБФ/ABF. 2000. С. 66-67.

- Мальшева А.Г. Закономерности трансформации органических соединений в окружающей среде // Гигиена и санитария . 1997. №3. С.5-10.
- Мальшева А.Г., Растянный Е.Г., Беззубов А.А., Козлова Н.Ю., Луцевич И.Н., Кубланов Е.Е. Оценка реальной опасности химического воздействия городской среды на здоровье населения // Гигиена и санитария. 2007. №6. С. 17-20.
- Мальшева Н.В. Лишайники Санкт-Петербурга // Тр. СПб. об-ва естествоиспытателей. Сер. 3. 2003. Т. 79. С. 3-97.
- Мальшева Н.В. О субурбанофлорах лишайников городов // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований. Труды международного совещания, посвященного 120-летию со дня рождения Всеволода Павловича Савича. Санкт-Петербург, 24-27 октября 2006. СПб. 2006.С. 147-148.
- Мальшева Н.В., Рогова Т.В. К вопросу о рекреационном воздействии на эпигейные лишайники // Материалы 6 Конференции по споровым растениям Средней Азии и Казахстана (сентябрь 1978 г., Душанбе). Душанбе. 1978. С. 290-291.
- Мальшева Т.В. Использование напочвенного лишайникового и мохового покрова для индикации стадий рекреационной дигрессии сосняков Подмосковья // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин. 1978.С. 38-40.
- Мальшева Т.В., Толпышева Т.Ю. Влияние вытаптывания на восстановление напочвенного покрова // Биогеохимические аспекты криптоиндикации. Таллин. 1982.С. 52-53.
- Мартин Л.Н. Лихеноиндикация в условиях различного загрязнения воздуха. - Автореферат диссертации к.б.н. Свердловск: ИЭРЖ УНЦ АН СССР. 1984. 24 С.
- Мартин Ю.Л. Формирование лишайниковых синузий на моренах ледников Полярного Урала. Автореферат диссертации к.б.н. Свердловск: ИЭРЖ УФ АН СССР. 1967. 22 с.
- Москва в цифрах: 1987. Статистический ежегодник. Мосгорстат. М.: Финансы и статистика. 1987. 208 С.
- Обухов А.М.. Контроль чистоты воздушного океана // Город, природа, человек. М.: Изд-во Мысль. 1982. С. 91-108.
- Ованесянц А.М., Красильникова Т.А., Иванов А.Б. О загрязнении природной среды и радиационной обстановке на территории России в январе 2007 г. // Метеорология и гидрология. 2007. №4. С. 105-109.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир. 1975. 740 С.
- Окснер А.Н. Взаимоотношения между лишайниками в литотических группировках степных заповедников Украины // Украинский ботан. журн. 1961. Т.18, №6. С. 64-73.
- Окснер А.Н. Морфология, систематика и географическое распространение // Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Ленинград: Наука.. 1974. 284 С.
- Петров И. П. Лишайники Московской губернии. (Первый список) // Изв. Императ. СПб. ботан. сада. 1909. Т. 9, №4. С.73-90.
- Полякова Г.А., Мальшева Т.В., Флеров А.А. Антропогенное влияние на сосновые леса Подмосковья. М.: Наука. 1981. 144 С.
- Полякова Г.А., Мальшева Т.В., Флеров А.А. Антропогенные изменения широколиственных лесов Подмосковья. М.: Наука. 1983. 117 С.
- Предварительная программа по геосистемному мониторингу в биосферных заповедниках. М.: ИГ АН СССР. 1985. 96 С.

- Природа Серебряноборского лесничества. М.: Наука. 1974. 392 С.
- Пчелкин А.В. Лихеноиндикационное картирование территории парка «Сокольники» // Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии. Сборник трудов Международной конференции (Москва, апрель 1998 г.). М.: МГУ. 1998а. С. 379-380.
- Пчелкин А.В. Распространение лишайников в Москве. Рукопись, деп. в ВИНТИ (№2910-В98). М., 1998б. 21 С.
- Пчелкин А. В. Фильтрующая роль лесонасаждений на примере МКАД и Национального парка «Лосиный Остров» // Проблемы управления качеством окружающей среды. М. 1999. С. 225-232.
- Пчелкин А.В. Использование лишайников для мониторинга изменений состояния природной среды // Научные аспекты экологических проблем России. Труды Всероссийской конференции, Москва 13-16 июня 2001. М.: Наука. 2002. Т. 1. С. 275-280.
- Пчелкин А.В. 2003. Распространение лишайников в Москве // Электронные ресурсы: <http://www.lichenhouse.narod.ru/0-0-0/ann.htm>
- Пчелкин А.В. Сравнение флоры лишайников Москвы и Приокско-Террасного заповедника // Экосистемы Приокско-Террасного биосферного заповедника. Пущино. 2005. С. 95-104.
- Пчелкин А.В. Лихенологические исследования в Москве // Материалы Всероссийской конференции «Научные аспекты экологических проблем России, Москва 29-31 мая 2006 г. Секция 3. – Москва. 2006. С. 332-336. (Электронные ресурсы: <http://www.lichenhouse.narod.ru/0-0/images/konf20006.pdf>
- Работнов Т.А. 1936. Экологические наблюдения над лишайниками в Южной Якутии // Советская ботаника. №6. С.149-153
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: МГУ. 1983. 296 С.
- Рахманин Ю.А., Иванов С.И., Новиков С.М., Ревазова Ю.А., Русаков Н.В. Актуальные проблемы комплексной гигиенической характеристики факторов городской среды и их воздействия на здоровье населения. // Гигиена и санитария. 2007. №5. С. 5-7.
- Резер С., Упелли Л. Московские проблемы экологической безопасности и энергетики // Проблемы безопасности при чрезвычайных ситуациях. 1995. Вып. 7. С. 62-70.
- Реуцкая В.В. Трансформация напочвенного покрова рекреационных территорий Усманского бора. Автореферат диссертации канд. биол. наук. Воронеж: ВГЛТА. 2004. 22 С.
- Рысин Л.П. и др. Влияние рекреации на лесные экосистемы и их компоненты. М. 2004. 302 с.
- Савоскул О.С. Лихенометрический метод датирования голоценовых отложений // Известия РАН. Сер. географ. 1995. № 5. С. 94-101.
- Седельникова Н.В. Лишайники – индикаторы горных пород // Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири. Новосибирск: Наука. 1982. С. 35-40.
- Седельникова Н.В. Лишайники Горного Алтая и Кузнецкого нагорья. Автореферат диссертации д.б.н. ЦСБС СО РАН : Новосибирск. 1994. 33 С.
- Седельникова Н.В., Черемисин Д.В. Использование лишайников для датировки петроглифов // Сибирский экологический журн. 2001. № 4. С. 479-481.

- Слука З.А., Абрамова Л.И. Мхи и лишайники лесопарка “Лосиный остров” // Вестник Моск. университета. Сер. 16, Биология. 1984. №2. С.11-19.
- Слука З.А., Абрамова Л. И. Видовой состав и эколого-фитоценологический анализ мхов зеленых массивов г. Москвы // Вестник Моск. университета. Сер. 16. Биология. 2000. №1. С.45-52.
- Соколов Л.С., Астрахан Е.Д. Загрязнение территории Москвы металлами // Природа. 1993. №7. С.68-73.
- Справочник эколого-климатических характеристик г. Москвы. Том 1: Солнечная радиация, солнечное сияние; метеорологические элементы и явления. Характеристика пограничного слоя атмосферы. Москва: изд-во МГУ. 2003. 304 С.
- Справочник эколого-климатических характеристик г. Москвы. Том 2: Прикладные характеристики климата, мониторинг, загрязнение атмосферы, опасные явления, ожидаемые тенденции в 21 веке. Москва: изд-во МГУ. 2005. 410 С.
- Суворов П.А. Скорость роста листоватых и кустистых лишайников // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1961. Т. 66, №1. С. 110-116.
- Таисаев Т.Г., Константинова И.М. Концентрация золота в ягеле на золоторудных полях гольцовых ландшафтов // ДАН СССР. 1988. Т. 302, №3. С. 706-709.
- Таран И.В. Рекреационные леса Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 1985. 230 С.
- Толпышева Т.Ю. Лишайники (лихенизированные грибы) // Ботаника. Курс альгологии и микологии. М.: Изд. МГУ. 2007. С. 494-528.
- Толпышева Т.Ю., Малышева Т.В. Влияние вытаптывания эпигейных лишайников на возобновление сосны // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Ленинград: Гидрометеиздат. 1986. Т. 9. С. 137-149.
- Толпышева Т.Ю., Малышева Т.В., Костенчук Н.А. О взаимоотношениях напочвенных лишайников и мхов // Научн. доклады высшей школы. Биологич. науки. 1984. №1. С. 67-72.
- Трасс Х.Х. Трансплантационные методы лишеноиндикации // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Ленинград: Гидрометеиздат. 1985. Т. 8. С.140-144.
- Турманина В.И. Перспективы применения фитоиндикационных методов в гляциологии // Фитоиндикационные методы в гляциологии. М. 1971. С.5-19.
- Урбанавичюс Г.П. Лишеноиндикация современных и палеоклиматических условий Южного Прибайкалья // Известия РАН. Сер. географ. 2002. №1. С. 81-90.
- Шапиро И.А. Азотный обмен у лишайников и его регуляция // Ботан. журн. 1986. Т. 71, №7. С.841-850.
- Шапиро И.А. Физиолого-биохимические изменения у лишайников под влиянием атмосферного загрязнения // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116, №2. С. 158-171.
- Экологический атлас Москвы. М.: Изд-во АБФ/ABF. 2000. 96 С.
- Юницкий А. О значении в лесоводстве лишенологии и о коллектировании лишайников в связи с производством лишенологических наблюдений. СПб. 1909. 8 С.
- Aarke A. Lavsanking i nord-osterdal spesielt dens betydning for naturling foryngelse av furn // Meddinger Norges Landbrikshogskole. 1966. Vol. 45, №20. P. 34.
- Ahmadjian V.: Studies on the isolation and synthesis of bionts of the cyanolichen *Peltigera canina* (Peltigeraceae) // Plant Systematics and Evolution. 1989. V. 165, №1-2. P. 29-38.
- Ahmadjian V. The lichen symbiosis. New York :John Wiley & Sons, Inc.. 1993. 250 P.

- Ahti T., Oksanen J. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions // *Vegetatio*. 1990. Vol. 86, №1. P. 39-70.
- Ahti T., Vitikainen O. *Bacidia chlorococca*, a common toxitolerant lichen in Finland // *Memoranda Soc.Fauna Flora Fennica*. 1974. Vol. 49. P. 95-100.
- Alstrup V. Cryptogams on imported timber in West Greenland // *Lichenologist*. 1977. Vol. 9, №2. P. 113-117.
- Anonby J.E. Epifyttisk lavflora i vestnorsk furuskog – sammenligning av en naturskog og en kulturskog// *Blyttia*. 1994. Vol. 52, №2. P. 81-87.
- Arb C. von, Brunold C. Lichen physiology and air pollution. I. Physiological responses of in situ *Parmelia sulcata* among air pollution zones within Biel, Switzerland // *Canad. J. Bot.*. 1990. Vol. 68, №1. P. 35-42.
- Armstrong R.A. Substrate colonization, growth, and competition // *CRC Handbook of Lichenology* / Ed. Galun M.. Boca Raton: CRC Press, Inc. 1988. Vol. 2. P. 3-16
- Armstrong R.A. Competitive interactions between four foliose lichens on north and south facing rock surfaces // *Environmental and Experimental Botany*. 1991. V. 31, №1. P. 51-58.
- Arseneau M.-J., Ouellet J.-P., Sirois L. Fruticose arboreal lichen biomass accumulation in an old-growth balsam fir forest // *Canad. J. Bot.* 1998. Vol. 76, №10. P. 1669-1676.
- Barkman J.J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: van Gorcum. 1958. 628 p.
- Bartok K. Pesticide usage and epiphytic lichen diversity in Romanian orchards // *Lichenologist*. 1999. Vol. 31, №1. P. 21-25.
- Bates J.W., Bell J.N.B., Massara A.C. Loss of *Lecanora conizaeoides* and other fluctuations of epiphytes on oak in SE England over 21 years with declining SO<sub>2</sub> concentrations // *Atmospheric Environment*. 2001. Vol. 35, №14. P. 2557-2568.
- Belnap J., Eldridge D. Disturbance and recovery of biological soil crusts // *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management* / Eds. Belnap J., Lange O.: Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 2001. P. 363-383.
- Belnap J., Harper K.T. Effects of a coal fired power plant on the rock lichen *Rhizoplaca melanophthalma* - chlorophyll degradation and electrolyte leakage // *Bryologist*. 1990. Vol. 93, №3. P. 309-312..
- Belnap J., Lange O.L. (eds.). *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Revised 2<sup>nd</sup> printing. –Berlin etc: Springer. 2003. 503 P.
- Beschel R. Eine Flechte als Niederschlagsmesser // *Wetter und Leben*. 1954. Bd. 6, №3-4. S. 56-60.
- Beschel R. Flechtenvereine der Stadte, Stadtflechten und ihr Wachstum // *Ber. Naturwiss. Med. Ver. in Innsbruck*. 1958. Bd. 52. S. 7-185.
- Beschel R.E. Dating rock surfaces by lichen growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry) // *Geology of the Arctic. Proceeding of the First Internationals Symposium on Arctic Geology*. Toronto: University of Toronto Press. 1961. Vol. 2.P. 1044-1062.
- Bitter G. Ueber die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluss ausserer Bedingungen auf ihr Wachstum // *Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik*. 1901. Bd. 36. S. 421-492.
- Britton A. J., Fisher, J. M. Interactive effects of nitrogen deposition, fire and grazing on diversity and composition of low-alpine prostrate *Calluna vulgaris* heathland // *Journal of Applied Ecology*. 2007. Vol. 44, №1.P. 125-135

- Brodo I.M. Transplant experiments with corticolous lichens using a new technique // Ecology. 1961. Vol. 42, №4. P. 838-841.
- Brodo I.M. Lichen growth and cities: a study on Long Island, New York // Bryologist. 1966. Vol. 69. P. 427-449.
- Brodo I.M. Substrate ecology // The Lichens / Eds. V. Ahmadjian, M.E. Hale. New York, London: Academic Press. 1973. P. 401-441.
- Bronstein J. L. Our current understanding of mutualism // Quarterly Review of Biology. 1994. Vol. 69, № 1. P. 31-51.
- Brown D.H., Avalos A., Miller J.E., Bargagli R. Interactions of lichens with their mineral environment // Cryptogamic Botany. 1994. Vol. 4, №2. P. 135-142.
- Charlson R.J., Rodhe H. Factors controlling the acidity of natural rainwater // Nature (London). 1982. Vol. 295, № 5851. P. 683-685.
- Cislaghi C., Nimis P.L. Lichens, air-pollution and lung cancer // Nature (London). 1997. Vol. 387, №6623. P. 463-464.
- Conti M.E., Cecchetti G. Biological monitoring: lichens as bioindicators air pollution assessment – a review // Environmental Pollution. 2001. Vol. 114. P. 471-492.
- Culberson W.L. The corticolous communities of lichens and bryophytes in the upland forests of northern Wisconsin // Ecol. Monogr. 1955. Vol. 25, №2. P. 215-231
- Culberson, W.L., Egan, R.S. & Esslinger, T.L. 2008. Recent literature on lichens. 2006. Электронные ресурсы: [http://www.nhm.uio.no/botanisk/bot-mus/lav/sok\\_rll.htm](http://www.nhm.uio.no/botanisk/bot-mus/lav/sok_rll.htm) [Presented on the Web by E. Timdal. First posted 1997.04.14, latest update 2009.03.02.]
- Cvijan M., Subakov-Simic G., Krizmanic J. Monitoring of the “lichen desert” in the Belgrade area (1980/81, 1991 and 2007) // Archives of biological sciences. 2008. Vol. 60, №2. P. 215-222.
- Dahlman L., Persson J., Palmqvist K., Nasholm T. Organic and inorganic nitrogen uptake in lichens // Planta. 2004. Vol. 219, №3. P. 459-467.
- Dayan F.E., Romagni J.G. Lichens as potential source of pesticides // Pesticides outlook. 2002. Vol. 12, №6. P. 229-232.
- Deruelle S., Guilloux F. Evolution de la vegetation lichenique en region Parisienne entre 1981 et 1991, en relation avec la qualite de l'air // Bulletin d'informations de l'Association Francaise de lichenologie, Memoire. 1993. №2. P. 23-44.
- van Dobben H.F. Vegetation as a monitor for deposition of nitrogen and acidity [Vegetatie als monitor voor depositie van stikstof en zuur]. Rijksuniversiteit te Utrecht, Utrecht. 1993. 214 P.
- van Dobben H.F., de Bakker A.J. Re-mapping epiphytic lichen biodiversity in the Netherlands – effects of decreasing SO<sub>2</sub> and Increasing NH<sub>3</sub> // Acta Botanica Neerlandica. 1996. Vol. 45, №1. P. 55-71.
- van Dobben H.F., ter Braak C.J.F. Effects of atmospheric NH<sub>3</sub> on epiphytic lichens in the Netherlands – the pitfalls of biological monitoring // Atmospheric Environment. 1998. Vol. 32, №3. P. 551-557.
- DuRietz G.E. Zur Vegetationsökologie der Ostschwedischen K<sub>2</sub>O-Felsen // Beihefte zum Botanischen Centralblatt. 1932. Bd. 49, Ergänzungsband. S. 61-112.
- Dyke A.S. A lichenometric study of Holocene rock glaciers and Neoglacial morains, Frances Lake map area, southeastern Yukon Territory and Northwest Territories // Bulletin Geological Survey of Canada, Ottawa. 1990. Vol. 394. P. 1-33.

- Dzubaj A., Backor M., Tomko J., Peli E., Tuba Z. Tolerance of the lichen *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. to metal stress // *Ecotoxicology and environmental safety*. 2008. Vol. 70, №2. P. 319-326.
- Ekman S., Tonsberg T. Most species of *Lepraria* and *Leproloma* form a monophyletic group closely related to *Stereocaulon*. // *Mycological Research*. 2002. Vol. 106, №11. P. 1262-1276.
- Eldridge D.J. Ecology and management of biological soil crusts: recent developments and future challenges // *Bryologist*. 2000. V. 103, N 4. P. 742-747.
- Eldridge D.J., Zaady E., Shachak M. Infiltration through three contrasting biological soil crusts in patterned landscapes in the Negev, Israel // *Catena*. 2000. V. 40, N 3. P. 323-336.
- Erdman J.A., Gough L.P. Variation in the element content of *Parmelia chlorochroa* from the Powder River Basin of Wyoming and Montana // *Bryologist*. 1977. Vol. 80, №2. P. 292-303
- Esseen P.-A., Renhorn K.-E. Epiphytic lichen biomass in managed and old-growth boreal forests: effect of branch quality // *Ecological Applications*. 1996. Vol. 6, №1. P. 228-238.
- Farrar J.F. The lichen as an ecosystem: observation and experiment // *Lichenology: progress and problems* / Eds. D.H.Brown, D.L.Hawksworth, R.H.Bailey.- Academic Press: London, New York, San Francisco. 1976a. P. 385-406.
- Farrar J.F. Ecological physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*. I. Some effects of constant water saturation // *New Phytologist*. 1976b. Vol. 77. P. 93-103.
- Farrar J.F. Ecological physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*. II. Effects of wetting and drying cycles and the concept of "physiological buffering" // *New Phytologist*. 1976c. Vol. 77. P. 105-113.
- Fleischbein K., Wilcke W., Goller R., Boy J., Valarezo C., Zech W., Knoblich K. Rainfall interception in a lower montane forest in Ecuador: effects of canopy properties // *Hydrological Processes*. 2005. Vol. 19, №7. P. 1355-1371.
- Ferry B.W., Coppins B.J. Lichen transplant experiments and air pollution studies // *Lichenologist*. 1979. Vol. 11, №1. P. 63-73.
- Frahm J.-P. Nitrophile Moose und Flechten nehmen zu Bberdngung und Versalzung durch Katalysatoren? // *Biologie in Unserer Zeit*. 2008. Bd.38, No 2. S. 94-101
- Frey E. Flechtenflora und -vegetation des Nationalparks im Unterengadin. II. Teil: Die Entwicklung der Flechtenvegetation auf photogrammetrisch kontrollierten Dauerflachen // *Ergeb. der wiss. Untersuch. des schweiz. Nationalparks, N.F.* 1959. Bd. 6(41). S. 237-319.
- Friedl T., Bdel B. 1996. Photobionts // *Biology of lichens* / Ed. Nash T.H. Oxford: Acad.Press. 1996. P. 8-23.
- Gaio-Oliveira G., Dahlman L., Palmqvist K., Maguas C. Ammonium uptake in the nitrophytic lichen *Xanthoria parietina* and its effects on vitality and balance between symbionts // *Lichenologist*. 2004. Vol. 36, №1. P. 75-86.
- Gaio-Oliveira G., Dahlman L., Palmqvist K., Maguas C. Responses of the lichen *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. to varying thallus nitrogen concentrations // *Lichenologist*. 2005. Vol. 37, № 2. P. 171-179.
- Gauslaa Y. Lungenever, *Lobaria pulmonaria*, som indikator pa arstrike kontinuitetsskoger / Blyttia. 1994. Vol. 52, №3. P. 119-128.

- Gilbert O. L. A successful transplant operation involving *Lobaria amplissima* // Lichenologist. 1991. Vol. 23, №1. P. 73-76.
- Gilenstam G. Studies in the lichen genus *Conotrema*.// Ark.Botan., Ser. 2. 1969. Vol. 7, №2. P. 149-179.
- Gough L., Osenberg C.W., Gross K.L., Collins S.L. Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities // Oikos. 2000. Vol.89. P. 428-439.
- Goward T. Notes on oldgrowth-dependent epiphytic macrolichens in inland British Columbia, Canada // Acta Bot. Fennica. 1994. Vol. 150. P. 31-38.
- Goyal R., Seaward M.R.D. Metal uptake in terricolous lichens. I. Metal localization within the thallus // New Phytologist. 1981. Vol. 89, №4. P. 631-645.
- Goyal R., Seaward M.R.D. Metal uptake in terricolous lichens.II.Effects on the morphology of *Peltigera canina* and *Peltigera rufescens* // New Phytologist. 1982a. Vol. 90, №1. P. 73-84.
- Goyal R., Seaward M.R.D. Metal uptake in terricolous lichens.III.Translocation in the thallus of *Peltigera canina* // New Phytologist. 1982b. Vol. 90, № 1. P. 85-98.
- Gries C., Nash T.H., Kesselmeier J. Exchange of reduced sulfur gases between lichens and the atmosphere // Biogeochemistry. 1994. Vol. 26, №1. P. 25-39.
- Gries C., Romagni J.G., Nash T.H., Kuhn U., Kesselmeier J. The relation of H<sub>2</sub>S release to SO<sub>2</sub> fumigation of lichens // New Phytologist. 1997. Vol. 136, №4. P. 703-711.
- Gries C., Sanz M.-J., Nash T.H. The effect of SO<sub>2</sub> fumigation on CO<sub>2</sub> gas exchange, chlorophyll degradation in different lichen species fromwestern North America // Cryptogamic Botany. 1995. Vol. 5, №3. P. 239-246.
- Gruber N., Galloway J.N. An earth-system perspective of the global nitrogen cycle // Nature. 2008. Vol. 451. P. 293–296.
- Hale M.E. 1955. Phytosociology of corticolous cryptogams in the upland forests of southern Wisconsin // Ecology. 1955. Vol. 36, №1. P. 45-63.
- Hale M.E. 1974. The biology of the lichens. 2d editon. Baltimore: Edward Arnold. 1974. 181 P.
- Harada H. Lichen growth is inhibited at base of tree trunks probably due to dog urine in a city park //Lichenology. 2002. Vol. 1, №1. P. 28. (Реферат с японского языка).
- Hauck M., Hesse V., Jung R., Zoller T., Runge M. Long-distance transported sulphur as limiting factor for the abundance of *Lecanora conizaeoides* in montane spruce forests // Lichenologist. 2001a. Vol. 33, №3. P. 267-269.
- Hauck M., Jung R., Runge M. Does water holding capacity of bark have an influence on lichen performance in dieback affected spruce forests // Lichenologist. 2000. V. 32, №4. P. 407-409.
- Hauck M., Jung R., Runge M. Relevance of element content of bark for the distribution of epiphytic lichens in a montane spruce forest affected by forest dieback // Environ. Pollut. 2001b. Vol.112, №2. P. 221-227.
- Hawksworth D. L. The variety of fungal algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens // Botanical J. of the Linnean Society. 1988. Vol. 96, №1. P. 3-20.
- Hawksworth D. To be or not to be a lichen // Nature (London). 2005. Vol. 433. P. 468.
- Hawksworth D.L., Hill D.J. The Lichen-forming fungi. - Blackie, Glasgow and London. 1984. 158 P.

- Hawksworth D. L., Mc Manus P. M. Lichen recolonization in London under conditions of rapidly falling sulphur dioxide levels, and the concept of zone skipping // Bot. J. Linnean Soc. 1989. Vol. 100, №1. P. 99-109.
- Hawksworth D.L., Rose F. Lichens as pollution monitors // Studies in Biology. 1976. №66. P.1-60.
- Heinrich G., Remele K. Biomonitoring radionuclide deposition with lichens // Protocols in Lichenology. Culturing, Biochemistry, Ecophysiology and Use in Biomonitoring. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 2002. P. 425-457.
- van Herk C.M. Mapping of ammonia pollution with epiphytic lichens in the Netherlands // Lichenologist. 1999. Vol. 31, №1. P. 9-20.
- van Herk C.M. Bark pH and susceptibility to toxic air pollutants as independent causes of changes in epiphytic lichen composition in space and time // Lichenologist. 2001. Vol. 33, № 5. P. 419-441.
- van Herk C.M. Epiphytes on wayside trees as an indicator of eutrophication in the Netherlands // Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens. / Eds. Nimis P.L., Scheidegger Ch., Wolseley P.A. NATO Science Series. IV. Earth and Environmental Sciences. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 2002. P. 285-289.
- van Herk C. M. The effects of short and long distance nitrogen deposition on epiphytic lichens // Lichens in a Changing Pollution Environment / Eds. Lambley P., Wolseley P. English Nature Research Reports, English Nature. 2004. P. 13-20.
- van Herk C.M., Aptroot A., van Dobben H.F. 2002: Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming // Lichenologist. 2002. Vol. 34, №2. P. 141-154.
- van Herk C.M., Mathijssen-Spiekman E.A.M., de Zwart D. Long distance nitrogen air pollution effects on lichens in Europe // Lichenologist. 2003. Vol 35, №4. P. 347-359.
- Hickmott M. 1980. Lichens on lead // Lichenologist. Vol. 12, №3. P. 405-406.
- 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.
- Holien H. The lichen flora on *Picea abies* in a suboceanic spruce forest area in Central Norway with emphasis on the relationship to site and stand parameters // Nordic J. Bot. 1997. Vol. 17, №1. P. 55-76.
- Honegger R. The lichen symbiosis – what is so spectacular about it? // Lichenologist. 1998. Vol. 30, №3. P. 193-212.
- Honegger R. The symbiotic phenotype of lichen-forming *Ascomycetes* // The Mycota. Fungal associations. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2001. Vol. 9. P. 165-188.
- Honegger R. Lichen-forming fungi and their photobionts // The Mycota. Plant relationships. 2nd edition. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2009. Vol. 5. P. 307-333.
- Hultengren S., Martinsson P.O., Steinström J. Lavar och luftförorenigar kanslighetsklassing och indexberäkning av epifytiska lavar // Swedish Environmental Protection Agency, Solna. Report 3967. 1991. 58 P.
- Huneck S. New results on the chemistry of lichen substances // Fortschritte der Chemie organischer Naturstoffe. Eds. Herz W., Falk H., Kirby G.W., Moore R.E. Wien, New York: Springer. 2001. Vol. 81. P. 1-276.

- Hyvarinen M., Halonen P., Kauppi M. Influence of stand age and structure on the epiphytic lichen vegetation in the middle-boreal forests of Finland // *Lichenologist*. 1992. V. 24, №2. P. 165-180.
- Isocrono D., Matteucci E., Ferrarese A., Pensi E., Piervittori R. Lichen colonization in the city of Turin (N Italy) based on current and historical data // *Environmental pollution*. 2007. Vol. 145, №1. P.258-265.
- Jaros W. The influence of cavernous microclimate on the variability of the lichen *Lepraria crassissima* // *Acta Biol. Cracow. Ser. Bot.* 1964. Vol. 7, №1. P. 89-105.
- Kandler O., Poelt J. Wiederbesiedlung der Innenstadt von München durch Flechten // *Naturwissensch. Rundschau*. 1984. Bd. 37. S. 90-95.
- Karström M. The project One step ahead – a presentation // *Svensk Botanisk Tidskrift*. 1992. Vol. 86, №3. P. 103-114.
- Kauppi M. Fluorescence microscopy and microfluorometry for the examination of pollution damage in lichens // *Ann. Bot. Fennici*. 1980. Vol.17, №2. P. 163-173.
- Kauppi M. The gathering of lichens as a trade // *Aquilo, Ser.Bot.* 1993. Vol. 31. P. 89-91.
- Kershaw K.A., Rose W.R. Studies on lichen-dominated systems. 1. The water relations of *Cladonia alpestris* in spruce-lichen woodland in northern Ontario // *Canad. J. Botany*. 1971. V. 49. P.1389-1399
- Kirschbaum U., Windisch U., Vorbeck A., Hanewald K. Mapping lichen diversity in Wetzlar and Giessen as an indicator of air quality – Comparison between the surveys of 1970, 1985, 1995 and 2005 // *Gefahrstoffe Reinhaltung der Luft*. 2006. Bd. 66, №6. S. 272-280.
- Klement O. Der ökologische Zeigerwert der Flechten in the Forstwirtschaft // *Forstarchiv*. 1951. №9-10. S. 138-140.
- Knops J.M.H., Nash T.H., Boucher V.L., Schlesinger W.H. Mineral cycling and epiphytic lichens – implications at the ecosystem level // *Lichenologist*. 1991. Vol. 23, №3. P. 309-321.
- Koskinen A. Über die Kryptogamen der Bäume, besonders die Flechten, im Gewassergebiet des Paijanne sowie an den Flüssen Kalajoki, Lestijoki und Pyhajoki. Floristische, soziologische und ökologische Studie I. – Privately published, printed by Mercatoprin Kirjapaino. Helsinki. 1955. 176 S.
- Kreisler H. Liste der ethnomykologisch und biotechnologisch relevanten Pilze: Literatur – Kunst – Volksmedizin – Pharmazie – Techniken – Drogen // *Feddes Repertorium*. 2005. Bd. 116, №5–6. S. 339–391.
- Krupa S.V. Effects of atmospheric ammonia (NH<sub>3</sub>) on terrestrial vegetation: a review // *Environmental Pollution* 2003. Vol. 124, №2. P. 179-221.
- Kuusinen M., Siitonen J. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in southern Finland // *J. Veget. Sci.* 1998. Vol. 9, №2. P. 283-292.
- Kuziel S. The ratio of K to Ca in thalli of several species of lichens occurring on various trees // *Acad. Soc. Bot. Poloniae*. 1973. Vol. 42. P. 63-71.
- Lang G.E., Reiners W.A., Heier R.K. Potential alteration of precipitation chemistry by epiphytic lichens // *Oecologia*. 1976. Vol. 25. P. 229-241.
- Lange O.L. Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung // *Flora*. 1953. Bd. 140. S. 39-97.
- Lange O.L. Einige Messungen zum Warmehaushalt poikilohydrer Flechten und Moose // *Arch. Meteorol., Geophysik. und Bioklimatol., ser. B: Allg. und biol. Klimatol.* 1954. Bd. 5, №2. S. 182-190.

- Lange O.L. Pflanzenleben unter Stress: Flechten als Pioniere der Vegetation an Extremstandorten der Erde.- Rostra Universitatis Wirceburgensis. 1992. 59 S.
- Lange O., Green T.G.A., Türk R. An unusual growth form of *Cladonia furcata*: the trampling-resistant primary thallus colonising a paved pathway // Lichenologist 1998. Vol. 30, №6. P. 583-588.
- Lange O.L., Wagenitz G. What is a 'phycolichen'? Differences and changes in the meaning of an old lichenological term // Lichenologist. 2003. Vol 35, No 4. P. 341-345.
- Lange O.L., Wagenitz G. Vernon Ahmadjian introduced the term "chlorolichen" // Lichenologist. 2004. Vol 36, No 2. P. 171.
- Lawrey J.D., Hale M.E. Jr. Lichen growth response to stress induced by automobile exhaust pollution // Science. 1979. Vol. 204, №4391. P. 423-424
- Lawrey J.D., Rudolph E.D. Lichen accumulation of some heavy metals from acidic surface substrates of coal mine ecosystems in southeastern Ohio // Ohio J. Sci. 1975. Vol. 75. P. 113-117.
- LeBlanc F. Quotient d'epiphytisme des arbes du Sud du Quebec // Rev. Canad. Biol. 1963. Vol. 22, №1. P. 19-25.
- LeBlanc F. Possibilities and methods for mapping air pollution on the basis of lichen sensitivity // Mitt. Forstlich. Bundes-Veruchsantalt Wein. 1971. Bd. 92. S. 103-126.
- LeBlanc F., Rao D.N. Evaluation of the pollution and drought hypotheses in relation to lichens and bryophytes in urban environments // Bryologist. 1973. Vol. 76, №1. P. 1-19.
- Lesica P., McCune B., Cooper S.V., Hong W.S. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana // Canad. J. Botany. 1991. Vol. 69, №8. P. 1745-1755.
- Lichen survives in space // ESA News bulletin, 8 November 2005. Электронные ресурсы: [www.esa.int/esaCP/SEMUJM638FE\\_index\\_0.html](http://www.esa.int/esaCP/SEMUJM638FE_index_0.html)
- Lindsay D.C. Probable introductions of lichens to South Georgia // British Antarctic Survey Bulletin. 1973. Vol. 33-34. P. 169-172.
- Link S.O., Nash T.H. An analysis of an Arctic lichen community with respect to slope on silicious rocks at Anaktuvuk Pass, Alaska // Bryologist. 1984. Vol. 87, №1. P. 162-166.
- Litterski B. Pflanzengeographische und ökologische Bewertung der Flechtenflora Mecklenburg-Vorpommerns // Dissertationes Botanicae. Berlin-Stuttgart. 1999. Bd 307. 391 S.
- Lounamaa K.J. Studies on the content of iron, manganese and zinc in macrolichens // Ann. Bot. Fennici. 1965. Vol. 2. P. 127-137.
- Lovelock C.E., Feller I.C., Ball M.C., Ellis J., Sorrell B. Testing the growth rate vs. geochemical hypothesis for latitudinal variation in plant nutrients // Ecology Letters. 2007. Vol. 10. P.1154-1163.
- Miadlikowska J., Kauff F., Hofstetter V., Fraker E., Grube M., Hafellner J., Reeb V., Hodkinson B.P., Kukwa M., Lucking R., Hestmark G., Ojalora M.G., Rauhut A., Býdel B., Scheidegger C., Timdal E., Stenroos S., Brodo I., Perlmutter G.B., Ertz D., Diederich P., Lendemer J.C., May P., Schoch C.L., Arnold A.E., Gueidan C., Tripp E., Yahr R., Robertson C., Lutzoni F. New insights into classification and evolution of the Lecanoromycetes (Pezizomycotina, Ascomycota) from phylogenetic analyses of three ribosomal RNA- and two protein-coding genes // Mycologia. 2006. Vol. 98, №6. P. 1088-1103.

- Monitoring with lichens – monitoring lichens: Proceedings of the NATO advanced research workshop on lichen monitoring, Wales, United Kingdom, 16-23 August, 2000. Eds. Nimis P.L., Scheidegger Ch., Wolseley P.A. Dordrecht etc: Academic Publ. 2002. 408 P.
- Nash T.H. (ed.). Lichen Biology. Cambridge: University Press. 2008. 486 P.
- Nash T.H., Dibben M.J. On the ethics of group lichen collecting // International Lichenological Newsletter. 1979. Vol. 12, №1. P. 1-3.
- Nellemann C., Jordhoy P., Stoen O.G., Strand O. Cumulative impacts of tourist resorts on wild reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) during winter // Arctic. 2000. Vol. 53, No 1. P. 9-17.
- Norden B., Appelqvist T. Conceptual problems of ecological continuity and its bioindicators // Biodiversity and Conservation. 2001. Vol. 10, №5. P. 779-791.
- Nylander W. Les lichens du jardin du Luxembourg // Bull. Soc. Bot. France. 1866. Vol. 13, №1. P. 1-19.
- Ockinger E., Niklasson M., Nilsson S.G. Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality? // Biodiversity and Conservation. 2005. Vol. 14, №3. P. 759-773.
- Olech M. Human impact on terrestrial ecosystems in west Antarctica // Proceedings of the National Institute of Polar Research Symposium on Polar Biology. 1996. V. 9. P. 299-306.
- Ovstedal D.O., Lewis Smith R.I. Lichens of Antarctica and South Georgia: a guide to their identification and ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 411 P.
- Palmqvist K., Dahlman L., Valladares F., Tehler A., Sancho L. G., Mattsson J.-E. CO<sub>2</sub> exchange and thallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climate zones // Oecologia 2002. Vol. 133, №3. P. 295–306.
- Pearson L. C. Active monitoring // Lichens as bioindicators of air quality. General Technical Report RM-224 / Eds. K. Stolte. Fort Collins, CO: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. 1993. P. 89-95.
- Peciar V. Epiphytische Moosgesellschaften der Slowakei // Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comenianae. Botanika. 1965. Bd. 9, №12. S. 371-470.
- Pentecost A. Aspect and slope preference in a saxicolous lichen community // Lichenologist. 1979. Vol. 11, №1. P. 81-83.
- Pentecost A., Rose F. Changes in the cryptogam flora of the Wealden sandrocks, 1688-1984 // Botanical J. Linnean Society. 1985. Vol. 90, №3. P. 217-230.
- Purvis O.W., Chimonides J., Din V., Erotokritou L., Jeffries T., Jones G.C., Louwhoff S., Read H., Spiro B. Which factors are responsible for the changing lichen floras of London? // Sci. Total Environ. 2003. Vol. 310. № 1-3. P. 179-189.
- Rambold G., Friedl T., Beck A. Photobionts in lichens - possible indicators of phylogenetic relationships // Bryologist. 1998, Vol 101, №3. P. 392-397.
- Reich P.B., Oleksyn J. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude // Proceedings of the National Academy of Sciences, USA. 2004. Vol. 101. P. 11 001–11 006.
- Robbink R., Hornung M., Roelofs J.G.M. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation // Journal of Ecology 1998. Vol. 86. P. 717–738.
- Rolstad J., Rolstad E. Does tree age predict the occurrence and abundance of *Usnea longissima* in multi-aged submontane *Picea abies* stands // Lichenologist. 1999. Vol. 31, №6. P. 613-625.

- Rose F. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodland // *Lichenology: Progress and Problems*. Eds. Brown D.H., Hawksworth D.L., Bailey R.H.. London and New York :Academic Press. 1976. Vol. 8.P. 279-307.
- Rosentreter R. Indicator value of lichen cover on desert shrubs // *Proceedings - Symposium on Cheatgrass Invasion, Shrub Die-off, and Other Aspects of Shrub Biology and Management*. General Technical Report INT-276, Intermountain Research Station, U.S. Forest Service, U.S.D.A., Ogden, Utah. 1990.P. 282-289
- Rosso A.L., McCune B., Tonsberg T., Printzen C. Lichens of an old-growth forest in a little explored area of western Oregon, U.S.A. // *Evansia*. 1999. Vol. 16, №3. P. 137-142.
- Roturier S., Backlund S., Sunden M., Bergsten U. Influence of ground substrate on establishment of reindeer lichen after artificial dispersal // *Silva Fennica*. 2007. Vol. 42, №2. P. 269-280.
- Rydzak J. Rozmieszczenie i ekologia porostow miasta Lubina // *Ann. Univer. M. Curie-Sklodowska (Lublin)*. Sect. C. 1953.Vol. 8(9). P. 233-356.
- Rydzak J. Lichens as indicators of the ecological condition of the habitat // *Ann. Univer. M. Curie-Sklodowska (Lublin)*. Sect. C. 1968.Vol.32. P.131-164.
- Sansone U., Danesi P.R., Barbizzi S., Belli M., Campbell M., Gaudino S., Jia G.G., Ocone R., Pati A., Rosamilia S., Stellato L. Radioecological survey at selected sites hit by depleted uranium ammunitions during the 1999 Kosovo conflict // *Sci. Total Environ*. 2001 Vol. 281, № 1-3. P. 23-35.
- Scheidegger C., Goward T. 2002: Monitoring lichens for conservation: red lists and conservation action plans // *Monitoring with Lichens - Monitoring Lichens*. NATO Science Series. IV. Earth and Environmental Sciences, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 2002. P. 163-181.
- Scholz P. Flechten als Nahrungs- und Genussmittel // *Boletus*. 1996. Bd. 20, №1. S. 17-20.
- Schumacher J.,Janssen A.-M.,Frahm J.-P. Spiegelt der VDI-Luftguteindex die Schadstoffbelastung durch NO<sub>2</sub> und SO<sub>2</sub> wider? // *Herzogia*. 2006. Bd. 19. S. 205-213.
- Seaward M.R.D. Urban deserts bloom: a lichen renaissance // *New Species and Novel Aspects in Ecology and Physiology of Lichens*. In Honour of O. L. Lange./ Ed. Kappen L. Berlin, Stuttgart. 1997. P. 297-309.
- Seaward M.R.D. Lichens as monitors of radioelements // *Monitoring with lichens – monitoring lichens: Proceedings of the NATO advanced research workshop on lichen monitoring, Wales, United Kingdom, 16-23 August, 2000*. Dordrecht etc.: Kluwer Academic Publ. 2002. P. 85-96.
- Seaward M.R.D. Lichens and hypertrophication // *Lichens in a Changing Pollution Environment* / Eds. Lambley P., Wolseley P.English Nature Research Reports, English Nature. 2004. P.9-12.
- Selva S.B. Lichen diversity and stand continuity in the northern hardwoods and spruce-fir forests of northern New England and western New Brunswick // *Bryologist*.1994.Vol. 97, №4. P. 424-429.
- Sernander R. Studier ofver lafvarnes biologi. 1. Nitrofila lafvar // *Svensk Bot. Tidskr.* 1912. Vol. 6. P. 803-883.
- Sipman H.J.M., Aptroot A. Where are the missing lichens? // *Mycol. Res*. 2001. Vol. 105, №12. P. 1433-1439.

- Smith D.C. Symbiosis research at the end of the millennium // *Hydrobiologia*. 2001. Vol. 461. P. 49-54.
- Steiner M. Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Flechten // *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Berlin etc: Springer Verlag. 1965. Bd. 15. S. 758-801.
- Stevens C. J., Nancy B. Dise N. B., Mountford J.O., Gowing D. J. Impact of Nitrogen Deposition on the Species Richness of Grasslands // *Science*. 2004 Vol. 303. P. 1876-1879.
- Tehler A., Wedin M. Systematics of lichenized fungi // *Lichen Biology* / Ed. Nash T.H. Cambridge: University Press. 2008. P.336-352.
- Thomson J.W. The lichen genus *Physcia* in North America // *Beih. Nova Hedwigia*. 1963. Bd. 7. S. 1-172.
- Tibell L. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests // *Nordic J. Botany*. 1992. Vol.12, №4. P. 427-450.
- Tilman D. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients // *Ecological Monographs*. 1987. Vol.57, №3. P. 189-214.
- Trass H. Lichen sensitivity to air pollution and index of poleotolerance (I.P.) // *Folia cryptogamica Estonica*. 1973. Vol. 3. P. 17-24.
- Trass H., Vellak K., Ingerpuu N. Floristical and ecological properties for identifying of primeval forests in Estonia // *Ann. Bot. Fennici*. 1999. Vol. 36, №1. P. 67-80.
- Trotet G. Recherches sur la nutrition des lichens. Premiers resultants // *Rev. Bryol. et Lichenol.* 1968-1969 (1970). Vol. 36, №3-4. P. 733-736.
- Tschermak-Woess E. 1988. The algal partner // *CRC Handbook of Lichenology* /Ed. Galun M. Boca Raton: CRC Press, Inc.1988. Vol. 1. P. 39-92.
- Търк R. Nationalparke und Flechten – Aufgaben, Chancen, Folgerungen // *Salzburger Geographische Materialien*. 1993. Heft 19. S. 53-55.
- Vitousek P.M., Aber J., Howarth R.W., Likens G.E., Matson P.A., Schindler D.W., Schlesinger W.H., Tilman D. Human alteration of the global nitrogen cycling: sources and consequences // *Ecological Applications*. 1997. Vol. 7. P.737–750.
- Vodopivec C., Smichowski P., Marcovecchio J. Trace metals monitoring as a tool for characterization of Antarctic ecosystems and environmental management. The Argentine programme at Jubany station // *Environmental contamination in Antarctica. A challenge to Antarctic chemistry*. – Amsterdam-London-NY etc.: Elsevier: 2001. P. 155-180.
- Walker D.A., Webber P.J., Everett K.R., Brown J. 1978. Effects of crude and diesel oil spills on plant communities at Prudhoe Bay, Alaska, and the derivation of oil spill sensitivity maps // *Arctic*. 1978. Vol. 31, No 3. P. 242-259.
- Wedin M., Doring H., Gilenstam G. Saprotrophy and lichenization as options for the same fungal species on different // *New Phytologist*. 2004. Vol. 164, №3. P. 459-465.
- Wetmore C.M. Lichens and air quality in Indiana Dunes National Lakeshore // *Mycotaxon*. 1988. V. 33. P. 25-39.
- Wetmore C.M. Lichens and air quality in Cuyahoga Valley National Recreation Area, Ohio // *Bryologist*. 1989. V. 92, №3. P. 273-281.
- Will-Wolf S. Structure of corticolous lichen communities before and after exposure to emissions from a “clean” coal-fired generating station // *Bryologist*. 1980. Vol.83, №3. P. 281-295.
- Will-Wolf S. Quantitative approaches to air quality studies // *Lichens, Bryophytes and Air Quality* / Eds. T.H. Nash, V. Wirth. Berlin-Stuttgart: J.Cramer. 1988. P. 109-140

- 
- Williamson B.J., Mikhailova I., Purvis O.W., Udachin V. SEM-EDX analysis in the source apportionment of particulate matter on *Hypogymnia physodes* lichen transplants around the Cu smelter and former mining town of Karabash, South Urals, Russia // *Sci. Total Environ.* 2004. Vol. 322, №1-3. P. 139-154.
- Winner W.E., Atkinson C.J., Nash T.H. Comparison of SO<sub>2</sub> absorption capacities of mosses, lichens, and vascular plants in diverse habitats// *Lichens, bryophytes and air quality* / Eds. T.H. Nash, V. Wirth. Berlin-Stuttgart: J.Cramer. 1988. S. 217-230.
- Wirth V. Zeigewerte von Flechten // *Scripta Geobotanica*.1991.Bd.18. S. 215-237.
- Wirth V. Flechtenflora. Bestimmung und ökologische Kennzeichnung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete. Stuttgart:Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co. 1995. 661 S.
- Wolseley P., James P. Assessing the role of biological monitoring using lichens to map excessive ammonia (NH<sub>3</sub>) deposition in the UK // *Effects of NO<sub>x</sub> and NH<sub>3</sub> on lichen communities and urban ecosystems. A Pilot Study: A report produced by Imperial College & The Natural History Museum.* 2002. P. 68-87.
- Wolseley P.A., James P.W., Theobald M.R., Sutton M.A. Detecting changes in epiphytic lichen communities at sites affected by atmospheric ammonia from agricultural sources // *Lichenologist*. 2006. Vol. 38, №2. P. 161-176.
- Xia J., Wan S. Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition // *New Phytologist*. 2008. Vol. 179. P. 428-439
- Yuan X.L., Xiao S.H., Taylor T.N. Lichen-like symbiosis 600 million years ago // *Science*. 2005. Vol. 308, №5724. P. 1017-1020.

## Указатель латинских названий таксонов, упомянутых в тексте

### Название таксона стр.

- Acarospora gwynnii* 27  
*Acer negundo* 38  
*Alectoria implexa* 48  
*A. sarmentosa* ssp. *sarmentosa* 98  
*Alnus glutinosa* 23  
*A. incana* 23  
*Amandinea punctata* 48, 71, 80, 91  
*Anaptychia ciliaris* 48, 71  
*Arthonia didyma* 98  
*A. leucopellaena* 98  
*A. patellulata* 101  
*A. vinosa* 98  
*Arthopyrenia cinereopruinosa* 98  
*Arthrosporium populorum* 71, 80, 91, 102  
*Ascomycota* 16, 20  
*Asterochloris* 21  
*Bacidia beckhausii* 101  
*B. igniarum* 98  
*B. phacodes* 71  
*Baeomyces roseus* 49, 53  
*Basidiomycota* 16, 20  
*Betula* 30  
*B. verrucosa* 23  
*Biatora epixanthoidiza* 98  
*B. fusca* 50  
*B. helvola* 80, 82, 91  
*B. sanguineoatra* 50  
*B. sphaeroides* 98  
*B. symmicta* 49  
*B. uliginosa* 50  
*Biatorella moriformis* 49  
*Bryoria* 53  
*B. capillaris* 98  
*B. fuscescens* 71, 73, 91, 95  
*B. implexa* 48, 71  
*B. lanestrus* 98  
*B. nadvornikiana* 98  
*Buellia alboatra* 101  
*B. disciformis* 50, 102  
*B. frigida* 27  
*B. geophila* 103  
*B. grisea* 27  
*B. punctata* 48  
*B. schaererii* 98  
*Calicium abietinum* 71, 91  
*C. adaequatum* 98  
*Caloplaca* 103, 106, 118, 121  
*C. cerina* 48, 52, 57, 71, 75, 76, 80, 82, 85, 88, 91, 105, 111, 116, 117, 120  
*C. citrina* 48, 51, 52, 71  
*C. decipiens* 71, 91  
*C. ferruginea* 71, 92  
*C. flavorubescens* 71, 92  
*C. holocarpa* 48, 52, 57, 71, 76, 80, 85, 91, 105, 116, 120  
*C. lactea* 71, 91  
*C. pyracea* 48  
*C. saxicola* 71  
*Candelaria concolor* 48, 71  
*Candelariella* 103, 106, 118, 121  
*C. aurella* 71, 91, 95  
*C. vitellina* 48, 52, 57, 71, 76, 80, 82, 88, 89, 91, 95, 111, 116, 117  
*C. vitellina* var. *xanthostigma* 48  
*C. xanthostigma* 48, 71, 80, 91  
*Carbonea vorticosa* 27  
*Catinaria atropurpurea* 98, 101  
*Cavernularia hultenii* 98  
*Cetraria* 37  
*C. glauca* 50  
*C. islandica* 34, 35, 36, 48, 53, 71, 73, 97  
*C. pinastri* 49  
*C. sepincola* 52, 57, 71, 80, 91  
*Cetrelia olivetorum* 48, 71  
*Chaenotheca chlorella* 98  
*Ch. chrysocephala* 98  
*Ch. ferruginea* 71, 91  
*Ch. furfuracea* 50  
*Ch. gracillima* 98  
*Ch. laevigata* 98  
*Ch. phaeocephala* 98  
*Ch. stemonea* 50  
*Ch. subroscida* 98  
*Chaenothecopsis nana* 98  
*C. viridialba* 98  
*Chrysothrix candelaris* 72, 80, 92  
*Cladina* 29, 37, 53  
*C. arbuscula* 48, 72, 73, 97  
*C. mitis* 34, 35, 36, 38  
*C. portentosa* 48, 72  
*C. rangiferina* 29, 34, 35, 36, 48, 72  
*C. stellaris* 34, 35, 36, 50, 72, 73

- Cladonia* 29, 103, 118  
*C. bacillaris* 48  
*C. botrytes* 50, 72, 73, 92, 95  
*C. caespitica* 52, 57, 72, 80, 92, 103, 118  
*C. cariosa* 48, 51, 52, 53, 72, 73  
*C. cenotea* 34, 801, 82, 92  
*C. cervicornis* ssp. *verticillata* 34  
*C. chlorophaea* 48, 52, 58, 72, 80, 92  
*C. coccifera* 50  
*C. coniocraea* 48, 52, 57, 72, 80, 92  
*C. cornutoradiata* f. *cornutoradiata* 48  
*C. digitata* 50, 52, 58, 72, 80, 92, 103, 118  
*C. fimbriata* 48, 52, 58, 72, 80, 92  
*C. foliacea* 35, 50, 72  
*C. furcata* 50, 72, 73, 90, 92, 95  
*C. glauca* 80, 82, 92  
*C. gracilis* 34, 35, 36  
*C. impexa* ssp. *spumosa* 48  
*C. macilenta* 51, 73, 80, 92, 95  
*C. macilenta* ssp. *macilenta* 48, 72  
*C. ochrochlora* 52, 58, 72, 80, 92  
*C. parasitica* 48, 72, 92, 98  
*C. pityrea* 48  
*C. pocillum* 26  
*C. pyxidata* 35, 48, 51, 72, 92  
*C. ramulosa* 48, 72, 80, 92, 95  
*C. rangiferina* 48  
*C. rei* 72, 92, 95  
*C. silvatica* 48  
*C. squamosa* 48, 72, 80, 92  
*C. stellaris* 50  
*C. subulata* 48, 51, 72, 80, 92  
*C. turgida* 48, 72, 73  
*C. uncialis* 34, 35, 36  
*Cliostomum griffithii* 102  
*Collema* 19  
*C. curtisporum* 98  
*C. flaccidum* 98  
*C. fragrans* 98  
*C. furfuraceum* 98  
*C. nigrescens* 98  
*C. occultatum* 98  
*Colobanthus quitensis* 33  
*Coniocybe furfuracea* 50  
*Conotrema* 16, 17  
*C. populorum* 98  
*Cora pavonia* 38  
*Cybebe gracilentia* 98  
*Cyphelium inquinans* 98  
*C. karelicum* 98  
*C. pinicola* 98  
*C. tigillare* 98  
*Dactylonema glomeratum* 38  
*Degelia plumbea* 98  
*Deschampsia antarctica* 33  
*Deuteromycota* 16, 20  
*Dibaes baeomyces* 48, 53, 72  
*Dimerella lutea* 98  
*D. pineti* 98  
*Diploschistes muscorum* 72  
*Enterographa crassa* 98  
*Evernia divaricata* 98  
*E. furfuracea* 50  
*E. mesomorpha* 72, 73, 92, 95, 98  
*E. prunastri* 49, 52, 53, 55, 58, 72, 73, 80, 82, 92, 95, 99, 115  
*Flavoparmelia caperata* 49, 72  
*Fraxinus* 30  
*Gleocapsa* 19  
*Glomeromycota* 18  
*Graphis scripta* 52, 53, 55, 58, 72, 92  
*Gyalecta* sp. 72, 90, 92  
*Heterodermis speciosa* 99  
*Hypocenomyce friesii* 72, 99  
*H. scalaris* 52, 57, 72, 80, 92  
*Hypogymnia austerodes* 99  
*H. bitteri* 99  
*H. physodes* 24, 27, 31, 49, 51, 52, 57, 63, 69, 70, 72, 75, 76, 80, 92, 95, 101, 102, 105, 120  
*H. tubulosa* 72, 73, 92, 95  
*H. vittata* 99  
*Klebshormidium crenulatum* 102  
*Lecanactis premnea* 99  
*Lecania dubitans* 49, 72, 80, 92  
*L. dimera* 49  
*L. fuscella* 80, 82, 93  
*Lecanora* 63, 106, 121  
*L. albella* 49, 72  
*L. albelula* 49, 101  
*L. allophana* 49, 52, 57, 72, 93, 101  
*L. carpinea* 49, 72, 80, 82  
*L. chlarotera* 72, 93  
*L. conizaoides* 72, 93, 107, 122  
*L. crenulata* 72  
*L. dispersa* 72, 93  
*L. glaucella* 49  
*L. hagenii* 52, 57, 72, 75, 76, 80, 82, 85, 89, 93, 105, 111, 116, 120  
*L. intumescens* 49, 72  
*L. muralis* 51, 52, 72, 73, 93, 95  
*L. ochrococca* 99  
*L. pallida* var. *cinerella* 49

- L. phaeostigma* 72  
*L. pinastris* 50  
*L. piniperda* 49, 52, 57, 72, 80, 93  
*L. pulicaris* 50, 80, 82, 93  
*L. rugosella* 49, 72  
*L. cfr. saepimentorum* 72  
*L. saligna* 72, 93  
*L. symmicta* 33, 49, 52, 58, 72, 80, 93  
*L. umbrina* 49, 51, 52, 72  
*L. varia* 52, 57, 72, 75, 76, 80, 89, 93, 105, 120  
*Lecanora* sp. 89  
*Lecideia canciformis* 27  
*L. erythrophaea* 52, 57, 72, 81, 93  
*L. glomerulosa* 49  
*L. sphaerella* 72, 93  
*L. symmicta* 49  
*Lecideia* sp. 72  
*Lecidella elaeochroma* 34, 32, 33, 39, 75, 76, 81, 102  
*L. euphorea* 49, 52, 57, 72, 93  
*Lepraria* 20, 25  
*L.aeruginosa* 49  
*L. incana* 49, 52, 57, 72, 81, 93, 102, 105, 120  
*L. lobificans* 81, 82, 93  
*Leptogium teretiusculum* 99  
*Lithographa flexella* 99  
*Lobaria* 97  
*L. amplissima* 99  
*L. pulmonaria* 50, 72, 99, 106, 121  
*L. virens* 99  
*Loxospora elatinum* 99  
*Maronea constans* 81, 82, 93  
*Melanelia* 103, 118  
*Melanelia elegantula* 81, 82, 93  
*M. exasperata* 52, 55, 58, 72, 81, 93  
*M. exasperatula* 50, 52, 57, 72, 81, 93  
*M. olivacea* 49, 72, 81, 93  
*M. subargentifera* 81, 82, 93  
*M. subaurifera* 50  
*Micarea globulosella* 99  
*Micarea lignaria* 81, 82, 93  
*Microcalicium ahlneri* 99  
*M. arenarium* 99  
*Mycobilimbia hypnorum* 50  
*M. tetramera* 101  
*Mycoblastus affinis* 99  
*Nephroma arcticum* 36, 37  
*N. laevigatum* 99  
*Nostoc* 19  
*Opographa* 63  
*O. atra* 52, 58, 72, 81, 93, 102  
*O. diaphora* 49  
*O. lyncea* 99  
*O. pulicaris* 102  
*O. rufescens* 52, 58, 72, 81, 93  
*O. varia* 49, 72  
*Pachyphiale carneola* 99  
*Pannaria conoplea* 99  
*P. mediterranea* 99  
*Parmelia caperata* 49  
*P. cetrarioides* 48  
*P. exasperatula* 60  
*P. olivacea* 49  
*P. papulosa* 50  
*P. saxatilis* 49, 72  
*P. scortea* 49  
*P. subaurifera* 50  
*P. submontana* 38  
*P. sulcata* 33, 38, 49, 52, 53, 57, 63, 72, 75, 76, 81, 82, 85, 89, 93, 95, 101, 106, 111, 116, 121  
*P. tiliacea* 49  
*Parmeliella triptophylla* 99  
*Parmelina tiliacea* 49, 72  
*Parmeliopsis ambigua* 49, 52, 58, 72, 73, 81, 93, 95, 103, 118  
*P. hyperopta* 49, 52, 58, 72, 81, 94, 103, 118  
*Parmotrema crinita* 99  
*Peltigera* 28, 53  
*P. apthosa* 50  
*P. apthosa* f. *variolosa* 49  
*P. canina* 36, 37, 49, 72, 73, 94, 95  
*P.canina* f. *subcanina* 49  
*P. collina* 99  
*P. didactyla* 49, 72  
*P. horizontalis* 99  
*P. leucophlebia* 49, 72  
*P. malacea* 50, 72  
*P. polydactyla* 49, 72  
*P. praetextata* 49, 72  
*P. rufescens* 49, 72, 73, 94, 95  
*P. spuria* f. *spuria* 49  
*P. venosa* 49, 72  
*Peltula* 19  
*Pertusaria albescens* 49, 72, 81, 94, 102  
*P. coccodes* 101  
*P. globulifera* 49  
*P. leioplaca* 81, 82, 94, 102  
*P. pupillaris* 99  
*Phaeocalicium populneum* 99  
*P. praecedans* 99  
*Phaeophyscia* 103, 118  
*P. ciliata* 49, 52, 57, 72, 81, 94, 103, 118

- P. nigricans* 52, 57, 72, 76, 81, 82, 85, 89, 94, 105, 111, 116, 120  
*P. orbicularis* 49, 52, 53, 57, 59, 72, 75, 76, 81, 82, 84, 85, 88, 89, 94, 95, 102, 105, 106, 107, 108, 111, 112, 116, 117, 118, 120, 121, 122  
*P. sciastra* 81, 82, 85, 94, 105  
*Phlyctis argena* 72, 94  
*Physcia* 38, 104, 118  
*P. adscendens* 72, 75, 76, 81, 82, 84, 85, 89, 94, 102, 105, 111, 116, 118, 120  
*P. aipolia* 49, 52, 57, 72, 81, 94, 103, 118  
*P. caesia* 52, 57, 72, 94  
*P. ciliata* 49  
*P. dubia* 49, 72, 81  
*P. grisea* 49  
*P. hispida* 49  
*P. pulverulacea* var. *leucoleptes* f. *isidiosa* 50  
*P. pulverulenta* 49  
*P. stellaris* 49, 52, 53, 57, 59, 72, 75, 76, 81, 83, 84, 85, 88, 89, 94, 95, 102, 105, 106, 107, 108, 111, 116, 117, 118, 120, 121, 122  
*P. tenella* 49, 72, 75, 76, 81, 94  
*P. tribacia* 49, 52, 57, 72, 81, 89, 94  
*P. teretiuscula* 49  
*P. virella* 49  
*Physconia* 103, 118  
*P. detera* 72, 94  
*P. distorta* 49, 72, 75, 76, 81, 94  
*P. enteroxantha* 50, 72, 94  
*P. grisea* 49, 52, 57, 72, 81, 94, 103, 118  
*Picea* 30  
*P. abies* 23  
*Pinus* 30  
*P. sylvestris* 23  
*Placyniella uliginosa* 50  
*Platismatia glauca* 50  
*P. norvegica* 99  
*Poa annua* 33  
*Populus tremula* 16, 23  
*Porina leptalea* 99  
*Pseudevernia furfuracea* 50  
*Punctelia ruddenda* 99  
*Pyrenula nitida* 99  
*Pyrrhospora cinnabarina* 99  
*P. elabens* 99, 101  
*Quercus robur* 23  
*Q. suber* 30  
*Ramalina dilacerata* 99  
*R. farinacea* 50, 72, 74, 81, 82, 94, 95, 99, 115  
*R. menziesii* 31  
*R. pollinaria* 49, 72, 81, 82, 94, 115  
*R. thrausta* 99  
*Rhizocarpon geographicum* 114  
*Rhizoplaca melanophthalma* 27  
*Rinodina isidioides* 99  
*R. pyrina* 72, 81, 94  
*R. septentrionalis* 72  
*R. sophodes* 72, 94  
*Salix* sp. 23  
*Sarcogyne privigna* 27  
*Schismatomma pericleum* 99  
*Sclerophora coniophaea* 99  
*Scoliciosporum chlorococcum* 52, 57, 63, 72, 75, 76, 81, 82, 84, 88, 89, 94, 95, 102, 106, 107, 111, 116, 117, 118, 120, 121, 122  
*Scytonema* 19  
*Sorbus aucuparia* 23  
*Squamarina* 20  
*Stenocybe septata* 99  
*Stereocaulaceae* 20  
*Stereocaulon* 20  
*S. tomentosum* 49, 72  
*Sticta limbata* 99  
*S. pulmonacea* 50  
*S. sylvatica* 99  
*Stictidaceae* 16, 18  
*Stictis* 16, 17  
*Strangospora moriformis* 49, 72  
*S. pinicola* 81, 82, 94  
*Thelopsis rubella* 99  
*Thelotrema lepadinum* 99  
*Tilia* 30  
*T. cordata* 23, 117  
*Trapeliopsis granulosa* 72, 81, 95  
*Trebouxia* 19, 28, 106, 121  
*T. arboricola* 106, 121  
*T. decolorans* 106, 121  
*T. irregularis* 106, 121  
*Trentepohlia* 19  
*Tuckermanopsis chlorophylla* 52, 58, 72, 81, 95  
*Usnea* 53  
*U. comosa* ssp. *similes* 50  
*U. extensa* 99  
*U. florida* 50, 72  
*U. glabrescens* 50, 72  
*U. hirta* 49, 72, 74, 95, 96  
*U. subfloridana* 50  
*Verrucaria* cfr. *calciseda* 72  
*V. muralis* 72, 95  
*V. nigrescens* 72, 95  
*Vulpicida juniperinus* 99  
*V. pinastri* 49, 52, 58, 72, 82, 95, 102

*Winfrenatia reticulata* 18

*Xanthoria* 103, 118

*X. candelaria* 49, 72, 82, 95

*X. elegans* 114

*X. fallax* 52, 57, 72, 95

*X. lichneae* 49

*X. parietina* 25, 49, 52, 57, 72, 75, 76, 82, 84, 85,  
88, 89, 95, 102, 105, 106, 107, 109, 111, 112,  
116, 117, 118, 120, 121, 122

*X. polycarpa* 49, 52, 57, 72, 82, 95.