



Серия «Биология. Экология»
2025. Т. 53. С. 17–41
Онлайн-доступ к журналу:
<http://izvestiabio.isu.ru/ru>

ИЗВЕСТИЯ
Иркутского
государственного
университета

Обзорная статья

УДК 582.29:581.93(571.53)
<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.53.17>

Экологические группы, жизненные формы эпифитных лишайников Предбайкалья и метод эколого-климатических контуров: обзор

А. В. Лиштва*

Иркутский государственный университет, г. Иркутск, Россия
E-mail: Lishtva@rambler.ru

Аннотация. Обсуждается ценность показателей аридности и гумидности территории для оценки степени распространённости эпифитных лишайников и обособления экорегионов с характерными устойчивыми эколого-флористическими комплексами. Представлена система из пяти эколого-климатических контуров на территории Предбайкалья, выделенных на базе индексов аридности – гумидности. Подробно описаны территориальная приуроченность контуров, видовое богатство и структура экологических групп лишайников. Представлена оригинальная система жизненных форм эпифитных лишайников региона, анализируется соотношение жизненных форм и экологических групп в эпифитной лишайнофлоре Предбайкалья.

Ключевые слова: эпифитные лишайники, экологические группы, жизненные формы, эколого-климатические контуры, Предбайкалье.

Для цитирования: Лиштва А. В. Экологические группы, жизненные формы эпифитных лишайников Предбайкалья и метод эколого-климатических контуров: обзор // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2025. Т. 53. С. 17–41. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.53.17>

Review

Ecological Groups, Life Forms of Epiphytic Lichens of the Cis-Baikal Region and the Environmental Contour Method: A Review

A. V. Lishtva*

Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation

Abstract. In the Baikal region, 433 species of lichens were identified as epiphytes, including 11 lichen-like and 14 species of saprophytic fungi. Based on ecological consistency and the need for air humidity, five ecological groups of lichens are isolated in relation to aridity–humidity indices: hygromesophytes – 71 species (16%) of the entire flora, mesophytes – 264 species (61% of the flora), xeromesophytes – 52 species (12%), xerophytes – 17 species (4%) and cryoxerophytes – 29 species (7% of the flora). By delineating the district's territories based on aridity-humidity indices, five eco-climatic contours were identified: non-arid areas of constant and excessive moisture (150 species); dispersed-arid areas of optimal moisture (302 species); slightly arid areas of insufficient moisture (94 species); moderately and moderately arid (43 species), and cryoarid (62 species),

© Лиштва А. В., 2025

*Полные сведения об авторе см. на последней странице статьи.
For complete information about the author, see the last page of the article.

differing in the number of epiphytic lichen species. Overall, the epiphytic lichen flora of the Cis-Baikal region is mesophytic, with a significant presence of hygromesophytic and xeromesophytic species. The greatest species richness is observed in the dispersed-arid climate of optimal moisture. The wide diversity of ecotopes within each eco-climatic contour and the diversity of lichen ecotypes are among the main reasons for the presence of species with different life forms in the epiphytic lichen flora. Among the epiphytic lichens of the Cis-Baikal region, 27 life forms have been identified using a hierarchical system, grouped into six classes, four phyla, and two divisions. Plagiotropic crustose and foliose species predominate in the life form class spectra across all identified ecological and climatic zones, but the life forms themselves vary significantly. Significant diversity in the life strategies of crustose species is observed under conditions of dispersed-arid optimal moisture.

Keywords: epiphytic lichens, ecological groups, life forms, ecological and climatic contours, the Cis-Baikal region.

For citation: Lishtva A.V. Ecological Groups, Life Forms of Epiphytic Lichens of the Cis-Baikal Region and the Environmental Contour Method: A Review. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2025, vol. 53, pp. 17-41. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.53.17> (in Russian)

Важнейшими факторами, определяющими расселение лишайников, являются наличие необходимых субстратов, освещённость, температурный режим и влажность [Макрый, 2014]: именно их влияние, как правило, анализируется в большинстве лихенологических исследований. Тесно связанные между собой величины светового потока и температурный режим зависят от широтных характеристик территории исследования и попытки разграничивать группы видов лишайников по этим показателям при изучении локальных флор дают крайне слабую дифференциацию [Окснер, 1974; Голубкова, 1983]. Территория Предбайкалья вследствие обилия антициклонов и высокой прозрачности атмосферы характеризуется значительными величинами светового потока и большой продолжительностью солнечного сияния. Разграничение эпифитных видов по отношению к освещённости в этой связи требует либо выполнения специальных инструментальных исследований в каждом отдельном экотопе [Bechtel, Rivard, Sanchez-Azofeifa, 2002; Osyczka, Myśliwa-Kurdziel, 2023], что не всегда осуществимо, либо присвоения каждому виду эмпирического балла потребности к освещённости [Цуриков, 2023], что резко увеличивает субъективность анализа. Разграничение видов по степени термофильности является ещё менее информативным [Effects ... , 2007; Lichen ... , 2023] с учётом относительно невысокой суммы активных температур и малой продолжительности вегетационного периода в регионе. Многочисленные исследования по водному режиму лишайников позволяют сделать вывод о том, что для лишайника, как пойкилогидрического организма, важным является не столько количество жидкой влаги, сколько влажность воздуха [Surface ... , 2008; Differential ... , 2012; Variability ... , 2020]. Установлено, что наибольшей дифференцирующей способностью при разграничении экологических групп эпифитов обладает комплексная оценка количества осадков, температурного фактора и интенсивности испарения в конкретных регионах [Influence ... , 2010; Lichen ... , 2023]. Применительно к исследуемой территории, наибольшую дисперсию по видовому богатству эпифитов демонстрирует предложенный Де Мартоном [De Martonne, 1925] индекс аридности территории и тесно связанный с точкой росы коэффициент

гумидности Торнтвейта [Thorntwaite, 1948]. Хотя индексы аридности и гумидности предложены давно, их применение в биогеографических и эколого-ботанических целях было довольно ограниченным [Holdridge, 1959, 1967]. В последнее время указанные индексы стали использоваться при разграничении биогеографических зон и крупных естественных климатических выделов [Шумова, 2021]. При анализе распространения лишайников в Северной Америке установлено, что именно степень аридности – гумидности является важнейшей характеристикой при обособлении экорегионов и определяет широту распространения или редкость лишайников [Manzitto-Tripp, Lendemer, McCain, 2022].

На основе разграничения отдельных территорий района исследований по индексам аридности – гумидности выделены пять эколого-климатических контуров: неаридные территории постоянного и избыточного увлажнения; дисперсноаридные оптимального увлажнения; слабоаридные недостаточного увлажнения; умеренно и среднеаридные; криоаридные (рис. 1). Контуры существенно различаются по числу эпифитных видов лишайников (табл. 1).

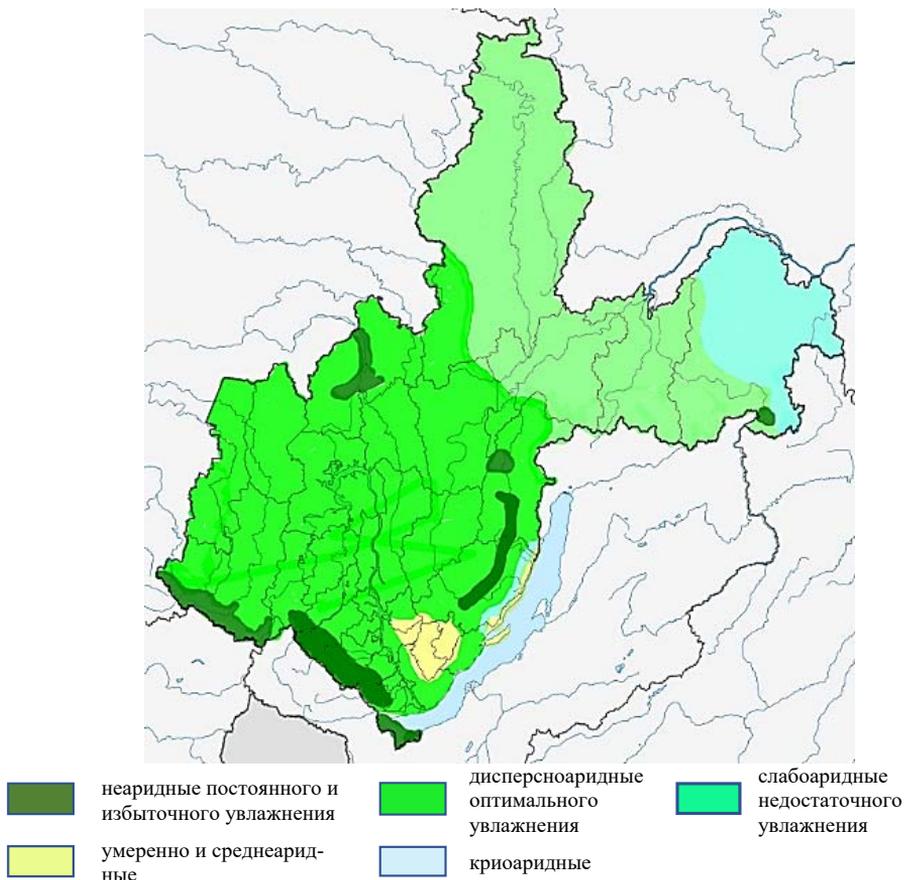


Рис. 1. Эколого-климатические контуры на территории Предбайкалья, выделенные по индексам аридности – гумидности

Таблица 1

Зависимость видового богатства эпифитных лишайников на территории Предбайкалья от индексов аридности – гумидности

Индекс аридности Индекс гумидности	Характеристика условий	Число видов
$\frac{0,71-0,82}{32-46}$	Неаридные постоянного и избыточного увлажнения	150
$\frac{0,61-0,71}{25-31}$	Дисперсноаридные оптимального увлажнения	302
$\frac{0,55-0,6}{21-24}$	Слабоаридные недостаточного увлажнения	94
$\frac{0,39-0,59}{5-17}$	Умеренно- и среднеаридные	43
$\frac{0,24-0,38}{6-19}$	Криоаридные	62

В Предбайкалье в качестве эпифитов выявлены 433 вида лишайников, в том числе 11 лишайникоподобных и 14 видов сапрофитных грибов [Лиштва, 2024]. На основе экологической приуроченности и потребности во влажности воздуха обособляются пять экологических групп лишайников по отношению к индексам аридности – гумидности (рис. 2): гигромезофиты – 71 вид (16 %) всей флоры, мезофиты – 264 вида (61 %), ксеромезофиты – 52 вида (12 %), ксерофиты – 17 видов (4 %) и криоксерофиты – 29 видов (7 % флоры).

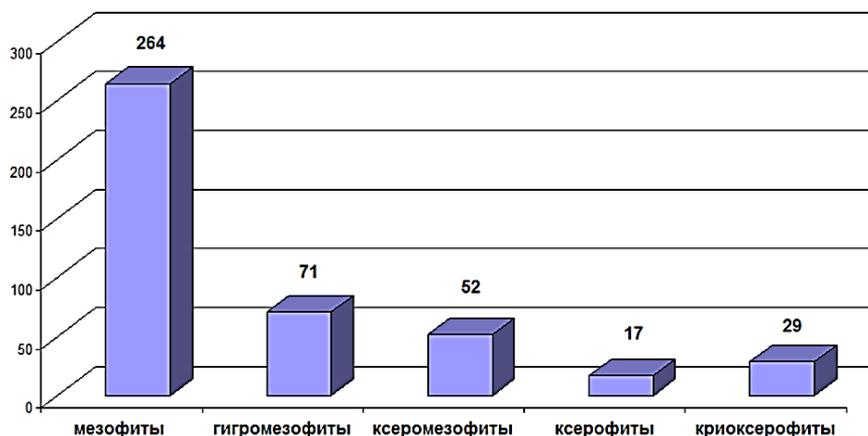


Рис. 2. Экологические группы эпифитных лишайников по отношению к индексам аридности – гумидности

Особенно влаголюбивыми и требовательными к влажности воздуха являются гигромезофиты, получившие распространение в наиболее влажных регионах Предбайкалья: северном макросклоне хребта Хамар-Дабан, Присаянье и Предбайкальском прогибе – неаридных территориях с постоянным и избыточным увлажнением – обычно эти виды ассоциированы с тёмнохвойными древесными породами, также тяготеющими к высокой влажности воз-

духа и почв. Распространение части гигромезофитов в регионе приурочено только к Хамар-Дабану (*Calicium viride* Pers., *Chaenotheca hispidula* (Ach.) Zahlbr., *Fuscidea arboricola* Coppins et Tønsberg, и др.), другие (*Usnocetraria oakesiana* (Tuck.) M.J. Lai et J.C. Wei, *Normandina pulchella* (Borrer) Nyl., *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A. Massal. и др.) выходят за его пределы.

Самой многочисленной экологической группой эпифитных лишайников в Предбайкалье являются мезофиты, составляющие более 60 % всего видового богатства. Мезофитные виды широко распространены в условиях оптимального дисперсноаридного увлажнения, которое свойственно обширным пространствам Среднесибирского плоскогорья. Среди таких видов *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid., *Bryoria chalybeiformis* (L.) Brodo et D. Hawksw., *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Ramalina dilacerata* (Hoffm.) Hoffm., *Usnea subfloridana* Stirt. и др.

Эпифитные лишайники из группы ксеромезофитов широко распространены в слабоаридных условиях недостаточного увлажнения, которые наиболее характерны для восточной части Среднесибирского плоскогорья. Именно эти виды обычны и массово встречаются в сухих лиственничниках и сосняках – *Athallia holocarpa* (Hoffm.) Arup, Frödén et Søchting, *Bryoria furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw., *Buellia schaeferi* De Not., *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) Du Rietz, *Physcia stellaris* (L.) Nyl., *Polyozosia hagenii* (Ach.) S.Y. Kondr., Lőkös et Farkas, *Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold, *Tuckermannopsis ciliaris* (Ach.) Gyeln. и др.

Немногочисленная группа ксерофитных эпифитных лишайников имеет распространение в умеренно и среднеаридных условиях Приольхонья и Южного Приангарья, они приурочены к остепнённым и скально-степным экотопам, поселяясь на кустарниках и в селягинелловых сообществах. К эпифитным ксерофитам могут быть отнесены *Candelariella placodizans* (Nyl.) H. Magn., *Phaeophyscia constipata* (Norrl. et Nyl.) Moberg, *Physcia phea* (Tuck.) J.W. Thomson, *Physcia vitii* (Ach.) Nyl. и др.

Экологически своеобразной является группа криоксерофитов, обитающих в суровых условиях высокогорий Станового и Патомского нагорий и Байкальского хребта, которые отличаются низкими активными температурами и сильным иссушением. Набор эпифитных видов в подобных условиях хотя и невелик, но специфичен – *Arctoparmelia incurva* (Pers.) Hale, *Hypogymnia subobscura* (Vain.) Poelt, *Lecanora orae-frigidae* R. Sant., *Myriolecis zosteriae* (Ach.) Śliwa, Zhao Xin et Lumbsch, *Rinodina cinereovirens* (Vain.) Vain. и др.

Каждый из выделенных эколого-климатических контуров содержит большое количество различных экотопов, отличающихся друг от друга климатическими параметрами, что предопределяет встречаемость эпифитных лишайников из различных экологических групп в пределах одного контура (рис. 3).

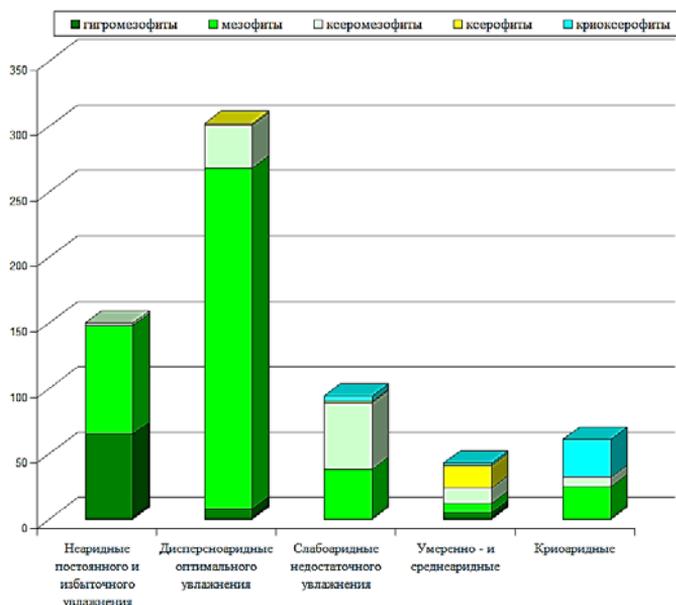


Рис. 3. Экологические группы эпифитных лишайников, свойственные эколого-климатическим контурам, выделенным на территории Предбайкалья

В условиях неаридного постоянного и избыточного увлажнения выявлены 150 видов лишайников из трёх экологических групп: гигромезофиты – 65 видов, мезофиты – 83 вида, ксеромезофиты – 2 вида. Практически все выявленные гигромезофиты не встречаются в иных условиях увлажнения и только 8 видов (*Bacidia beckhausii* Körb., *B. biatorina* (Körb.) Vain., *Buellia erubescens* Arnold, *Myelochroa metarevoluta* (Asah.) Elix et Hale и *Normandina pulchella*) изредка встречаются и в условиях дисперсно-аридного оптимального увлажнения. Многие гигромезофитные лишайники в регионе имеют реликтовую природу и являются редкими в районе исследований [Макрый, 2002a]. Мезофитные лишайники доминируют в условиях повышенной влажности воздуха, возможно, вследствие своей широкой экологической амплитуды, что подтверждается распространением таких мезофитных видов, как *Amandinea punctata*, *Buellia disciformis*, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata* Taylor и *Rinodina archaea* (Ach.) Arnold во всех эколого-климатических контурах. Такие виды, как *Hypogymnia bitteri* (Lyng.) Ahti, *Imshaugia aleuritica* (Ach.) S.F. Meyer, *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach, *Mycoblastus sanguinari-us* (L.) Norman, *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl., *P. hyperopta* (Ach.) Vain., несмотря на широкую распространённость, отсутствуют в качестве эпифитов только в умеренно- и среднеаридных условиях. Немногочисленная группа ксеромезофитов включает только 2 вида – *Nephroma helveticum* Ach. и *N. parile* (Ach.) Ach. – широко распространённые в Предбайкалье и встречающиеся во многих эколого-климатических контурах.

На обширных территориях региона, характеризующихся оптимальным дисперсноаридным увлажнением, выявлены 302 вида эпифитных лишайников из четырёх экологических групп: гигромезофиты – 8 видов, мезофиты – 260 видов, ксеромезофиты – 33 вида и единственный вид – *Physcia vitii*, относимый к ксерофитам. Все выявленные гигромезофиты встречаются и в условиях неаридного эколого-климатического контура. Среди большого числа мезофитов 161 вид не встречается в других эколого-климатических контурах. Среди таких лишайников *Alyxoria varia* (Pers.) Ertz et Tehler, *Bacidia laurocerasi* (Delise ex Duby) Zahlbr., *Caloplaca cerina* (Hedw.) Th.Fr., *Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau, *Chrysothrix candelaris* (L.) J. R. Laundon, *Japewia subaurifera* Muhr et Tønsberg, *Lobarina scrobiculata* (Scop.) Cromb., *Melanelixia subargentifera* (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. et Lumbsch, *Nephroma resupinatum* (L.) Ach., *Pannaria conoplea* (Ach.) Bory, *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg и др. Широкую экологическую амплитуду мезофитных лишайников подчёркивают такие виды, как *Calicium lucidum* (Th. Fr.) M. Prieto et Wedin, *Evernia mesomorpha* Nyl., *Hypogymnia austerodes* (Nyl.) Räsänen, *H. vittata* (Ach.) Parrique и др., встречающиеся в качестве эпифитов даже в криоаридных условиях высокогорий. Из 33 видов ксеромезофитов 24 встречаются также и в слабоаридных условиях недостаточного увлажнения, среди таких видов *Biatora vernalis* (L.) Fr., *Lecidea nylanderii* (Anzi) Th. Fr., *Leptorhaphis epidermidis* (Ach.) Th. Fr., *Mycobilimbia epixanthoides* (Nyl.) Vitik. et al. и др. Высокую степень приспособленности к недостатку влаги демонстрируют *Bryoria simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw., *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *Flavopunctelia soledica* (Nyl.) Hale, *Parmelia saxatilis* (L.) Ach. и *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt, поселяющиеся в качестве эпифитов в умеренно- и среднеаридных условиях горных степей Предбайкалья. Небольшая часть ксеромезофитов – *Bryoria furcellata* и *B. nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. – кроме степных экотопов способны поселяться в качестве эпифитов и в условиях высокогорий.

Основные площади региона со слабоаридным и недостаточным увлажнением расположены к востоку от р. Лены, но отдельные контуры с такими условиями встречаются и западнее. Для подобных условий известны 94 вида эпифитных лишайников из четырёх экологических групп: мезофиты – 38 видов, ксеромезофиты – 51 вид, 4 вида – криоксерофиты и, как и в предыдущем эколого-климатическом контуре, единственный ксерофит – *Physcia vitii*. Группа мезофитных лишайников в подобных условиях слабо специфична и содержит широко распространённые в условиях избыточного и оптимального увлажнения виды. Среди ксеромезофитов только 12 видов приурочены строго к слабоаридным территориям: *Lecidea plebeja* Nyl., *Rinodina intermedia* Vagl., *Usnea hirta* (L.) Weber ex F.H.Wigg. и др., следует отметить, что в подобных условиях в качестве эпифитов часто выступают эпиксильные лишайники: *Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer., *Cladonia cyanipes* (Sommerf.) Nyl., *Cladonia digitata* (L.) Hoffm. Немногочисленная группа криоксерофитов, кроме собственно эпифитных *Rinodina excrescens* Vain. и *Rinodina laevigata* (Ach.) Malme также содержит неспецифичные лишайники: *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell.

Умеренно и среднеаридные территории в Предбайкалье расположены в центральной части северо-западного побережья оз. Байкал (Приольхонье) и в верхнем течении р. Ангары (Южное Приангарье). Вследствие особенностей увлажнения и температурного режима растительные сообщества в указанных регионах представлены степными сообществами, в которых в качестве эпифитов выявлены 43 вида лишайников из пяти экологических групп: ксерофиты (17 видов), ксеромезофиты (12 видов), мезофиты (7 видов), гигромезофиты (5 видов) и криоксерофиты (2 вида). Все выявленные ксерофитные эпифиты встречаются только в подобных условиях и не отмечены в других эколого-климатических контурах, среди таких видов *Candelariella placodizans*, *Phaeophyscia constipata* и др. Ксеромезофиты представлены как видами с широкой экологической амплитудой (*Bryoria furcellata*, *Evernia esorediosa*, *Flavoparmelia caperata*), встречающимися и в других эколого-климатических контурах, так и видами, специфичными для условий с недостаточной влагообеспеченностью (*Buellia schaeereri*, *Flavopunctelia flaventior* (Stirt.) Hale). Немногочисленная группа мезофитных лишайников содержит широко распространённые в Южной Сибири экологически пластичные виды: *Amandinea punctata*, *Buellia disciformis*, *Evernia mesomorpha* и др. Крайне специфичной является группа гигромезофитных лишайников, встречающихся в качестве эпифитов в умеренно и среднеаридных условиях: *Myelochroa aurulenta*, *Punctelia borrieri* (Sm.) Krog, *P. ruderata* (Vain.) Canêz et Marcelli, *P. toxodes* (Stirt.) Kalb et M. Götz. Все они, кроме *P. Sorediata*, не встречаются в иных условиях. Указанные виды, несомненно, имеют реликтовую природу [Макрый, 2002б, 2009] и требовательны к высоким показателям тепло- и влагообеспеченности.

В высокогорных сообществах Предбайкалья выявлены 62 вида эпифитных лишайников, среди которых доминируют криоксерофиты (29 видов), немногим уступают им мезофиты (25 видов), а группа ксеромезофитов содержит 7 видов. Большинство криоксерофитных видов являются микротермными лишайниками, встречающимися в регионе исключительно в высокогорьях: *Blastenia ammiospila*, *L. septentrionalis* H. Magn., *Megaspora verrucosa* (Ach.) Hafellner et V. Wirth, *Micarea elachista* (Körb.) Coppins et R. Sant., и др. – указанные лишайники широко распространены в арктической зоне тундр [Andreev, Kotlov, Makarova, 1996; Kristinsson, Zhurbenko, Hansen, 2010]. Важной особенностью криоксерофитных эпифитов является наличие среди них нехарактерных видов (*Asahinea chrysantha* (Tuck.) W.L. Culb. et C.F. Culb., *A. scholanderi* (Llano) W.L. Culb. et C.F. Culb., *Cetraria laevigata* Rass., *Flavocetraria nivalis* (L.) Kärnefelt et A. Thell), осваивающих древесный субстрат в качестве дополнительного, что демонстрирует их ценотическую активность в условиях высокогорий. Мезофитные лишайники в криоаридных условиях высокогорий, как правило, являются эвритопными видами, широко распространёнными в регионе: *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia bitteri*, *Lecanora chlarotera* Nyl., *L. symmicta* и др. Группа ксеромезофитов также содержит высоко экологически пластичные виды: *Bryoria furcellata*, *Evernia esorediosa* и др.

В целом эпифитная лишенофлора Предбайкалья является мезофитной с заметным участием гигромезофитных и ксеромезофитных видов. Наибольшее видовое богатство прослеживается в условиях дисперсноаридного климата оптимального увлажнения.

Представления о влиянии условий обитания на растительные организмы утвердились ещё после работы А. Гумбольдта [1806, цит. по: Гумбольдт, 1936] и впоследствии совершенствовались и углублялись. Так, А. А. Еленкин [1907] анализирует особенности орто- и плагиотропного роста талломов с точки зрения биомеханики и приспособленности к окружающей среде. Первая относительно стройная система жизненных форм лишайников появилась только в первой трети XX в. [Frey, 1923] и основывалась на многообразии типов роста лишайников Альп. Особенности форм роста лишайников арктических и альпийских пустошей детально с точки зрения морфологии и анатомии рассматривал О. Клемент [Klement, 1955]; позднее Й. Пельт (J. Poelt), основываясь на идеях О. Клемента, предложил подробную систему форм роста лопастных леканор [Poelt, 1958]. Важным этапом в становлении системы жизненных форм явилась унификация терминологии. В кратком обзоре А. Н. Окснера [1971] отождествляются применяемые в различных публикациях подходы: «...анализ самых различных требований, предъявляемых к жизненным формам, даёт возможность убедиться, что все они сходятся в одном фокусе и посвящены изучению одного и того же сложного экологического явления, каким бы термином его ни обозначать – жизненная ли форма, биологический тип, форма ли роста...» [Окснер, 1971, с. 22]. Морфолого-анатомический подход к выделению морфотипов, хотя и с признанием некоторой искусственности дробления талломов на типы, был применён при детальном описании морфологии и анатомических особенностей более 30 типов лишайниковых слоевищ [Окснер, 1974].

Анализируя лишенофлору Монголии, Н. С. Голубкова (1983) предложила иерархическую систему жизненных форм лишайников, состоящую из соподчинённых элементов: отделов – типов – классов – групп – подгрупп. Для классификации морфологических форм использовалась классификация морфологических типов А. Н. Окснера с учётом филогенетических отношений групп жизненных форм. На основе отношений лишайников к субстрату (погружённое, поверхностное или не прикрепленное) выделялись отделы; типы диагностировались по направлению роста (плагио-, ортотропные или плагио-ортотропные). Классы разграничивались на основе морфологического строения слоевища, группы – более дробной классификации морфотипов слоевищ. Несомненным преимуществом системы жизненных форм Н. С. Голубковой является её эволюционная составляющая [Мучник, 2015]. Модели филогенеза экобиоморф лишайников, основанные на постулате об уменьшении площади прикрепления таллома как главном направлении эволюции [Еленкин, 1975], позволили предположить основные пути эволюции жизненных форм лишайников [Котлов, 1995]. Система жизненных форм Н. С. Голубковой была разработана для ксерофильной лишенофлоры Монголии и, естественно, не учитывала всего многообразия экобиоморф лишайников, поэтому постепенно дополнялась по мере изучения лишенофлор различных регио-

нов. При изучении лишайников субарктических тундр п-ова Ямал в систему были введены дополнительные группы и подгруппы [Пристяжнюк, 1996а, б], свойственные арктическим тундровым сообществам. Некоторые дополнения в систему были внесены при анализе жизненных форм лишайников Беларуси [Цуриков, 2020]. Таким образом, прослеживаются два основных взгляда на систему жизненных форм лишайников: тривиальный – без соподчинения жизненных форм [Poelt, 1958; Окснер, 1974; Brodo, Duran-Sharnoff, Sharnoff, 2001; Büdel, Scheidegger, 2008 и др.] и традиционный для отечественной лишайнологии – эволюционно-иерархический [Голубкова, 1983; Голубкова, Бязров, 1989; Бязров, 2009; Котлов, 1995; Пристяжнюк, 1996а, б; Бязров, 2015; Цуриков, 2020]. Сопоставление указанных подходов в выделении жизненных форм [Гимельбрант, Кузнецова, 2014] позволяет выделить чёткую эволюционную составляющую в иерархической системе биоморф и проследить особенности экологической адаптации лишайников на анатомо-морфологическом уровне.

Среди эпифитных лишайников Предбайкалья на основе иерархической системы нами выделены 27 жизненных форм лишайников, сгруппированных в шесть классов, четыре типа и два отдела (табл. 2). А. Н. Окснер [1971] упоминал об обозначении жизненных форм лишайников буквенными символами, что упрощало бы аналитические построения, однако до настоящего времени унифицированная система обозначений отсутствует. Нами по возможности использованы сокращённые буквенные символы, ранее введённые в отдельных работах [Голубкова, Бязров, 1989; Бязров, 2015].

Таблица 2

Жизненные формы эпифитных лишайников Предбайкалья

Отдел	Тип	Класс	Группа	Число видов
Эндогенные (En)	Плагитропные (Pl)	Накипные (Ct)	Эндосубстратные (Ens)	24
Эпигенные (Ep)	Плагитропные (Pl)	Накипные (Ct)	Аталлические (Cta)	14
			Лепрозные (Ctl)	8
			Гониоцистные (Ctg)	3
			Зернисто-бородавчатые (Cgp)	59
			Плёнчатые (Cbt)	5
			Плотнокорковые (Ctt)	41
			Трещиноватые (Ctc)	30
			Трещиновато-ареолированные (Cch)	19
			Ареолированные (Ctp)	16
			Чешуйчато-ареолированные (Sqp)	5
		Чешуйчатые (Sq)	5	
		Листоватые (Fl)	Широколопастные (Ll)	36
			Среднешироколопастные (Llm)	25
			Узколопастные (Sl)	53
Вздутолопастные (Cl)	13			
		Студенистые (Flg)	15	
		Мелкоокруглолопастные (Flr)	6	

Окончание табл. 2

Отдел	Тип	Класс	Группа	Число видов
Эпигенные (Ep)	Плагิโอ-ортотропные (Pl-Or)	Бородавчато- и чешуйчато-кустистые (Sqf)	Шиловидные (Sc)	2
			Палочковидные (Sb)	1
			Сцифовидные (Ss)	4
	Ортотропные (Or)	Листоватые (Fl)	Субфрутикозные (Flc)	2
			Повисающие (Flp)	1
			Прямостоячие (Fle)	5
		Кустистые (Fc)	Филаментозные (Fcf)	1
			Повисающие (Fcp)	34
			Прямостоячие (Fce)	7

К отделу эндогенных жизненных форм отнесены 24 вида, все они принадлежат к типу плагитропных, классу накипных, группе эндосубстратных Ens. К таким видам относятся *Leptorhaphis epidermidis*, *Arthopyrenia cinereopruinosa* (Schaeerer) A. Massal., *Naevia dispersa* (Schrad.) Thiagaraja, Lücking et K.D. Hyde, *Polyozosia hagenii* и ряд других лишайников, для них характерен полностью погружённый в субстрат таллом с выступающими на поверхность генеративными структурами.

Все прочие виды эпифитных лишайников – 410 видов (более 94 % всей флоры) – принадлежат к отделу эпигенных жизненных форм Ep, формирующих талломы на поверхности субстрата, однако распределяются они на три типа: плагитропные Pl (353 вида), плагิโอ-ортотропные Pl-Or (7 видов) и ортотропные Or (50 видов).

Плагитропные лишайники представлены двумя классами: накипными St (205 видов) и листоватыми Fl (148 видов). Накипные эпифитные лишайники распределяются на 11 жизненных форм. К аталлическим видам Sta со слабо развитым талломом, состоящим из немногочисленных отдельных бугорков, относятся *Sarea resinae* (Fr.) Kuntze, *Athallia holocarpa*, *Lecanora hypopta* (Ach.) Vainio, *Myriolecis zosterae*, *Sclerophora nivea* (Hoffm.) Tibell. и др., всего 14 видов. К лепрозным лишайникам Ctl, имеющим нестратифицированный таллом, состоящий из мелких комплексов грибных гиф и фотобинта, не покрытых коровым слоем, принадлежат 8 видов, среди которых *Chaenotheca furfuracea* (L.) Tibell, *Lecania koerberiana* J. Lahm, *Mycobilimbia pilularis* (Hepp ex Korb.) Hafellner et Türk и др. Гониоцистные лишайники Ctg формируют также нестратифицированный таллом, состоящий, однако, из отдельных зернистых элементов – гониоцист, таких видов немного: *Micarea prasina* Fr., *Chrysothrix candelaris* и *Athallia cerinelloides* (Erichsen) Arup, Frödén et Søchting. Наиболее многочисленная биморфа среди эпифитных лишайников Предбайкалья, в том числе и среди накипных, – группа зернистобородавчатых лишайников Cgp, формирующих однородные талломы – 59 видов. К таким видам можно отнести *Calicium notarisii* (Tul.) M. Prieto et Wedin, *Arthonia vinosa* Leight., *Bacidina friesiana* (Hepp) S. Ekman, *Biatorella conspurcans* Norman, *Lecania citrellina* (Nyl.) Sandst. и др. Плёнчатые лишайники Cbt характеризуются талломом, который во влажном состоянии имеет вид слизистой пленки: *Absoconditella lignicola* Vězda et Pišut, *Dictyocatenuolata*

alba Finley et E.F. Morris, *Thelenella pertusariella* (Nyl.) Vain. и др., всего 5 видов. Лишайники из многочисленной группы плотнокорковых Ctt (41 вид) имеют хорошо развитый таллом, не дифференцированный на отдельные морфологические элементы: *Graphis scripta* (L.) Ach., *Lecanora pullicaris*, *Arthonia radiata* (Pers.) Ach., *Diploforma alboatrum* (Hoffm.) Flotow, *Buellia erubescens*, *Lecanora circumborealis* Brodo et Vitik., *Swinscowia stigmatella* (Ach.) S.H.Jiang, Lücking et Sérus. и др. Немногим уступают по численности предыдущей группе трещиноватые лишайники Ctc с хорошо выраженным талломом, рассечённым глубокими трещинами (30 видов). Среди них наиболее типичными являются *Amandinea punctata*, *Cliostomum griffithii* (Sm.) Coppins, *Blastenia ammiospila*, *Buellia schaeferi*, *Mycoblastus sanguinari-us* и др. Трещиновато-аролированные Cch лишайники формируют таллом, разделённый трещинами на отдельные фрагменты – ареолы, таких видов выявлено 19: *Solitaria chrysophthalma* (Degel.) Arup, Søchting et Frödén, *Bibbya vermifera* (Nyl.) Kistenich, Timdal, Bendiksby et S. Ekman, *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lyngé и др. Ареолированные лишайники Ctr имеют таллом, состоящий из отдельных обособленных ареол – в изученной лихенофлоре таких видов 16: *Biatora ocelliformis* (Nyl.) Arnold, *Lecanora confusa* Almb., *Toensbergia leucococca* (R. Sant.) Bendiksby et Timdal и др. Группы чешуйчато-ареолированных Sqr и чешуйчатых Sq лишайников содержат по 5 видов: к первой группе отнесены *Waynea hirsuta* Tretiach, *Rinodina excrescens*, *Rostania occultata* (Bagl.) Otálora, P. M. Jørg. et Wedin и др., ко второй – *Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy, *Normandina pulchella*, *Carbonicola anthracophila* (Nyl.) Bendiksby et Timdal и др.

Следует отметить, что классификация биоморф листоватых лишайников не является общепринятой. Так, изначально в системе Н. С. Голубковой [1983] выделялись только три группы: широколопастные, рассечённолопастные и вздутолопастные неризоидальные. Позднее, при изучении экологических адаптаций листоватых лишайников к условиям арктических тундр [Пристяжнюк, 1996а] и широколиственных лесов [Цуриков, 2020] были введены дополнительные биоморфологические группы, позволяющие детализировать экологические адаптации видов. В ряде случаев критические замечания об излишней раздробленности жизненных форм листоватых плагиотропных видов [Мучник, 2015] имеют основание. Кроме того, в иерархической системе [Голубкова, 1983; Гимельбрант, Кузнецова, 2014; Пристяжнюк, 1996а, б] отсутствует группа студенистых лишайников, однако учитывая особенность биологии видов этой группы и её специфическую экологическую адаптацию, часть авторов [Nordic ... , 2007; The lichens ... , 2009; Цуриков, 2020] считает целесообразным её выделять. При исследовании жизненных форм эпифитных лишайников Предбайкалья, с учётом большого числа видов и пестроты экологических условий региона, использована максимально дробная система биоморф листоватых лишайников, позволяющая сопоставить экологические группы, жизненные формы и экотипы эпифитных видов. Класс плагиотропных листоватых лишайников во флоре эпифитов представлен 148 видами, распределяющимися между шестью группами: широко-

лопастные Ll (36 видов), среднешироколопастные Llm (25 видов), узколопастные Sl (53 вида), вздутолопастные Cl (13 видов), студенистые Flg (15 видов) и мелкоокруглолопастные Flr (6 видов). Широколопастные лишайники (*Lobaria isidiophora* Yoshim., *Nephroma resupinatum*, *Nephromopsis ornata* (Müll. Arg.) Hue, *Peltigera collina* (Ach.) Schrad., *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog и др.) имеют крупный, слабо разветвлённый таллом с хорошо развитыми ризинами. Среднешироколопастные лишайники (*Melanelixia albertana* (Ahti) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. et Lumbsch, *Melanohalea exasperatula* (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. et Lumbsch, *Nephromopsis laureri* (Kremp.) Kurok., *Parmelia asiatica* A. Crespo et Divakar, *Parmelina yalungana* (Zahlbr.) P.R. Nelson et Kepler и др.) имеют талломы с лопастями средней ширины, не превышающими 10 мм, но обычно около 0,5 см. Узколопастные листоватые лишайники (*Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevis., *Imshaugia aleurites*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Phaeophyscia ciliata*, *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier и др.) характеризуются талломами с узкими до 3 мм шириной лопастями. Вздутолопастные лишайники имеют центральную полость – это все выявленные представители рода *Hypogymnia* и *Menegazzia terebrata*. К группе студенистых отнесены цианобионтные лишайники (*Scytinium fragrans* (Sm.) Otálora, P.M. Jørg. et Wedin, *Leptogium asiaticum* P.M. Jørg., *Collema subflaccidum* Degel. и др.) с цианобактериями в качестве фотобionта. Немногочисленная группа мелкоокруглолопастных лишайников, выделенная в составе жизненных форм С. А. Пристяжнюком [1996а], характеризуется наличием некрупных округлых лопастей (*Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M.J. Lai, *Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale, *Cetraria sepincola* (Ehrh.) Ach. и др.).

Тип плагио-ортотропных лишайников (Pl-Or) включает всего 7 эврисубстратных видов из рода *Cladonia*, осваивающих древесный субстрат в качестве дополнительного. Все они объединены в класс бородавчато-чешуйчато-кустистых Sqf и распределяются на три группы: шиловидные Sc (*Cladonia cornuta* (L.) Hoffm., *Cl. cyanipes*), палочковидные Sb (*Cl. macilenta* Hoffm.) и сцифовидные Ss (*Cl. cenotea*, *Cl. fimbriata* (L.) Fr., *Cl. digitata*, *Cl. ramulosa* (With.) J.R. Laundon).

Лишайники ортотропного типа Or (50 видов) сгруппированы в два класса: листоватые Fl (8 видов) и кустистые Fc (42 вида), каждый из которых в свою очередь подразделяется на группы. В составе класса листоватых ортотропных лишайников три группы: субфрутикозные Flc – *Phaeophyscia denigrata* (Hue) Moberg и *Polyscauliona polycarpa* (Hoffm.) Frödén, Arup et Søchting; повисающие Flp – *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf и прямостоячие Fle – *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Cetrariella delisei* (Bory ex Schaer.) Kärnefelt et A. Thell, *Flavocetraria cucullata* и *F. nivalis*. Субфрутикозные лишайники формируют таллом, состоящий из узких лопастей, образующих мелкие дерновинки, повисающие имеют свисающие вдоль субстрата дорсовентральные лопасти. К группе прямостоячих отнесены лишайники, не являющиеся истинно эпифитными, но изредка произрастающие на стволах деревьев и формирующие вертикальные дорсовентральные талломы. Кустистые орто-

тропные лишайники также подразделяются на три класса: филаментозные Fcf – *Thermutis velutina* (Ach.) Flot.; прямостоячие Fce – *Bryoria furcellata*, *Ramalina dilacerata*, *Usnea hirta* и др. и повисающие Fcp – *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw., *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. и др.

Широту и разнонаправленность адаптационных стратегий эпифитных лишайников демонстрирует спектр жизненных форм в пределах экологических групп (табл. 3). Так, среди гигромезофитов доминирующими жизненными формами являются накипные зернисто-бородавчатые (11 видов), листоватые широколопастные (9 видов) и эндосубстратные накипные (7 видов) лишайники. В целом из 16 вариантов выявленных среди гигромезофитов жизненных форм 10 являются накипными, 5 – листоватыми, а ортотропные кустистые лишайники представлены только кустисто-повисающей биоморфой. Адаптационная стратегия накипных видов обсуждалась многими исследователями [Poelt, 1958; Голубкова, 1983; Котлов, 1995; Пристяжнюк, 1996а; Lichen ... , 2023], причём подчеркивается их приспособленность к колебаниям влажности и температуры таллома, разобъённого на отдельные, разделённые трещинами участки, которые могут либо сливаться, либо разделиться в зависимости от степени набухания ареол.

Таблица 3

Соотношение жизненных форм и экологических групп
в эпифитной лихенофлоре Предбайкалья

Класс	Число видов	Жизненная форма	Экологические группы*				
			ГМ	М	КМ	КС	КК
Эндогенные Накипные	24	Эндосубстратные	7	13	4	–	–
Эпигенные накипные	205	Аталлические	3	6	4	–	1
		Лепрозные	4	2	1	–	1
		Гониоцистные	1	2	–	–	–
		Зернисто-бородавчатые	11	36	8	–	3
		Плёнчатые	2	3	–	–	–
		Плотнокорковые	6	31	2	–	2
		Трещиноватые	3	22	2	–	3
		Трещиновато-ареолированные	1	12	3	–	4
		Ареолированные	–	14	–	–	2
		Чешуйчато-ареолированные	–	3	–	–	1
Чешуйчатые	1	3	–	1	–		
Листоватые	148	Широколопастные	9	22	3	1	2
		Среднешироколопастные	2	12	7	2	2
		Узколопастные	5	34	4	10	–
		Вздутолопастные	3	9	–	–	1
		Студенистые	1	14	–	–	–
		Мелкоокруглолопастные	–	3	1	1	1
Бородавчато- и чешуйчато- кустистые	7	Шиловидные	–	1	1	–	–
		Палочковидные	–	1	–	–	–
		Сцифовидные	–	1	2	–	1

Окончание табл. 3

Класс	Число видов	Жизненная форма	Экологические группы*				
			ГМ	М	КМ	КС	КК
Ортотропные листоватые	8	Субфрутикозные	–	2	–	–	–
		Листоватые повисающие	–	–	1	–	–
		Листоватые прямостоячие	–	–	–	–	5
Ортотропные кустистые	42	Филаментозные	–	1	–	–	–
		Кустистые повисающие	11	14	7	–	–
		Кустистые прямостоячие	–	3	2	2	–
		Всего жизненных форм	16	25	16	6	14

Примечание: Экологические группы: ГМ – гигромезофиты; М – мезофиты; КМ – ксеромезофиты; КС – ксерофиты; КК – криоксерофиты.

Мезофитные лишайники представлены 25 жизненными формами, главенствующее положение среди которых занимают зернисто-бородавчатые (36 видов), узколопастные (34 вида) и плотнокорковые (31 вид). Класс накипных лишайников в составе мезофитов представлен всеми выявленными (12) жизненными формами, в том числе и эндосубстратными, что указывает на широту экологической валентности корковых видов. Также полно отражено многообразие жизненных форм класса листовых плагиотропных лишайников, причём именно в мезофитных условиях наиболее широко распространены узколопастные (34 вида), широколопастные (22 вида) и студенистые (14 видов). Степень рассечённости талломов листоватых видов возрастает при увеличении сухости вследствие возрастания площади контакта лопастей таллома с воздушной средой, что находит отражение в ряде специально проведённых исследований [Пристяжнюк, 1996б; Цуриков, 2020]. Студенистые листоватые лишайники демонстрируют иную стратегию адаптации. Одной из важных особенностей анатомии подобных видов является наличие цианобактерий в качестве фотобионта. Клеточные стенки цианобактерий в водной среде способны сильно ослизняться за счёт содержащихся в них гликанов [Sanders, Masumoto, 2021] и относительно долго поддерживать влагообеспеченность талломов. Вероятно, именно благодаря указанной характеристике слизистые лишайники широко представлены в переменнo-влажнoм условиях [Макрый, Лиштва, Скирина, 2000; Макрый, 2022; Лиштва, 2023].

Ксеромезофитные лишайники представлены 16 биоморфами с доминированием зернисто-бородавчатых (8 видов), а также среднешироколопастных и кустистых повисающих талломов (по 7 видов). Накипные лишайники объединяют 7 жизненных форм; листоватые – 4; бородавчато- и чешуйчато-кустистые – 2; ортотропные кустистые – 2 и ортотропные листоватые – только листоватые повисающие. Обращает внимание обилие в составе экологической группы ксеромезофитов нехарактерных видов, обычно поселяющихся на других субстратах. Это все представители класса бородавчато- и чешуйчато-кустистых – представители рода *Cladonia*, обитающих в покрове и на колодке. Ортотропные листоватые и ортотропные кустистые виды широко представлены в сухих сосновых и лиственничных лесах, не отличающихся

видовым богатством эпифитных лишайников. Возможно, именно недонаселённость стволовых экотопов и является одной из причин внедрения нехарактерных видов.

Группа ксерофитных эпифитных лишайников немногочисленна и представлена шестью экоморфами, причём главенствующее положение занимают листоватые лишайники с четырьмя жизненными формами, среди которых доминируют узколопастные (10 видов). Преобладание в ксеротических условиях узколопастных лишайников отмечается многими исследователями [Thell, Moberg, 2011; Цуриков, 2020] и, по-видимому, является закономерным. Участие в составе ксерофитных эпифитов широколопастных и среднешироколопастных видов можно объяснить тем, что скально-степные экотопы, где они встречаются в селягинелловых сообществах, испытывают значительные суточные перепады температур – это причина активного и обильного образования росы, способствующей выживанию таких видов.

Криоксерофитные лишайники, обитающие в условиях высокогорий, являются довольно обособленной группой, состоящей из 14 жизненных форм, среди которых восемь приходятся на накипные лишайники, четыре на листоватые и по одной на сцифовидные и листоватые прямостоячие. Суровые климатические условия, связанные с большими перепадами влажности и температуры, а также повышенной инсоляцией, способствуют расселению накипных лишайников, особенно с трещиновато-ареолированными талломами. Кроме того, ценотически активные в условиях высокогорных сообществ лишайники со сцифовидными и прямостоячими листоватыми талломами вследствие широты своей экологической амплитуды способны осваивать дополнительные субстраты, поселяясь на ветвях кустарников и кустарничков.

Широкое разнообразие экотопов в пределах каждого эколого-климатического контура и разнообразие экотипов лишайников является одной из основных причин присутствия в составе эпифитной лишайнофлоры видов с различными жизненными формами. Многие виды лишайников способны менять свою жизненную форму как в течение онтогенетического развития слоевища, так и под воздействием окружающих условий [Окснер, 1974]. Лишайники рода *Cladonia* на ранних этапах развития таллома могут не иметь ортотропных подециев и классифицируются по форме первичного слоевища как чешуйчатые, а некоторые даже как узколопастные [Hammer, 2001]. Кроме того, широко известно, что некоторые виды лишайников могут содержать различные водорослевые компоненты и в зависимости от этого жизненная форма радикально меняется. Так, хлоротип *Ricasolia amplissima* (Scop.) De Not. образует широколопастные талломы, в то время как цианотип – кустистые прямостоячие (до недавнего времени во флористических сводках он приводился как *Dendrisocaulon umhausense* (Auersw.) Degel. [Cornejo, Derr, Dillman, 2017]), подобная ситуация наблюдается и у *Dendriscosticta* [Global ... , 2021]. Разобщённые популяции даже одного вида лишайника, произрастающие в разных условиях, способны формировать отдельные различающиеся морфологически экотипы, тем не менее являющиеся особями одного вида [Rogers, 1990; The ecology ... , 2024], а в ряде случаев различия

экотипов могут выражаться только в хемотипах талломов [Bjerke, 2003; Chemotype ... , 2020]. Таким образом, совокупность жизненных форм лишайников представляет собой суммарный экотип видов [Fahsel, 2008], обитающих в пределах эколого-климатического контура.

Анализируя участие лишайников в формировании биологических почвенных корок в степях Хангая, Л. Г. Бязров (2015) предложил обозначение спектра жизненных форм (СЖФ) в виде формулы, причём для характеристики каждой выделенной лишайносинузии им определялся СЖФ как доля (%) видов каждой жизненной формы от общего числа видов (в %). Подобный подход применён и нами, хотя вследствие того, что рассматриваются не отдельные лишайносинузии, а крупные эколого-климатические контуры, спектр построен на классах жизненных форм (рис. 4).

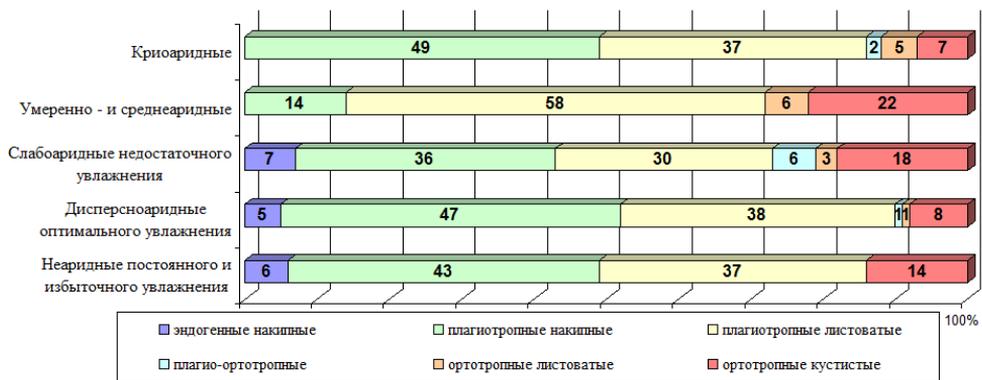


Рис. 4. Спектр классов жизненных форм, свойственных эколого-климатическим контурам, выделенным на территории Предбайкалья, %

Для неаридного климатического контура с постоянным и избыточным увлажнением СЖФ эпифитных лишайников состоит из четырёх классов: эндогенных накипных, плагиотропных накипных, плагиотропных листоватых и ортотропных кустистых: $6EnCt\ 43PIcT\ 37PIFl\ 14OrFc$. Обращает внимание значительное преобладание эпигенных плагиотропов, на которые суммарно приходится 80 % всего видового богатства. Подобный спектр жизненных форм можно классифицировать как семигумидный, для которого характерен резкий сдвиг видового богатства в сторону накипных и листоватых простёртых лишайников [Lichen ... , 2023].

В СЖФ дисперсноаридного эколого-климатического контура с оптимальным режимом увлажнения характерен спектр $5EnCt\ 47PIcT\ 38PIFl\ 1PI-Or\ 1OrFl\ 8Or$, в котором прослеживается увеличение количества классов жизненных форм до шести, что свидетельствует об увеличении количества адаптационных стратегий видов [Belinchón, Yahr, Ellis ... , 2014]. Для дисперсноаридного спектра также свойственно преобладание эпигенных плагиотропов (85 % всего видового богатства), но с незначительным участием (~ 1 %) плагио-ортотропных и ортотропных видов.

В условиях слабоаридного эколого-климатического контура с недостаточным увлажнением по-прежнему наблюдается преобладание плагиотропных накипных и листоватых видов, но с уменьшением их видового богатства (66 % от всех эпифитных видов). Суммарно растёт количество плагио-ортотропных и ортотропных групп жизненных форм (27 %), что подтверждает тезис об увеличении степени рассечённости талломов при увеличении сухости [Thell, Moberg, 2011]. Подобный спектр можно считать слабоаридным: *7EnCt 36PICt 30PIFl 6Pl-Or 3OrFl 18Or*.

Территории с умеренно и среднеаридным климатом – степные и скально-степные экотопы – не отличаются видовым богатством эпифитных видов, поселяющихся на стволах кустарников и веточках селягинеллы. Для среднеаридного спектра жизненных форм *14PICt 58PIFl 6OrFl 22Or* свойственно уменьшение числа классов: плагиотропные накипные и листоватые (72 %, причём с увеличением доли листоватых видов до 58 %). Ортотропные виды (листоватые и кустистые) составляют 28 % с преобладанием кустистых. Из СЖФ полностью исчезает группа эндогенных накипных лишайников.

Для криоаридного спектра жизненных форм *49PICt 37PIFl 2Pl-Or 5OrFl 7Or* свойственно резкое преобладание плагиотропных накипных и листоватых форм, на долю которых приходится 86 % всего видового богатства, участие плагио-ортотропных и ортотропных форм невелико: суммарно 14 %, эндогенные накипные лишайники отсутствуют в составе флоры криоаридного эколого-климатического контура.

В спектрах классов жизненных форм во всех выделенных эколого-климатических контурах доминируют плагиотропные накипные и листоватые виды, однако собственно жизненные формы существенно различаются. Наибольшее разнообразие жизненных стратегий накипных видов наблюдается в условиях дисперсноаридного оптимального увлажнения: 11 вариантов жизненных форм, причём доминируют виды с зернисто-бородавчатыми, плотнокорковыми и трещиноватыми талломами (рис. 5).

В пределах неаридного эколого-климатического контура с постоянным и избыточным увлажнением главенствуют накипные лишайники с зернисто-бородавчатыми и плотнокорковыми слоевищами, в то время как доля трещиноватых видов снижается более чем вдвое. В условиях недостаточного увлажнения видовое богатство эпифитных накипных видов повсеместно снижается, но в слабоаридном и криоаридном эколого-климатических контурах представлены те же жизненные формы (зернисто-бородавчатые, плотнокорковые и трещиноватые) примерно в равных пропорциях. В среднеаридных условиях полностью отсутствуют зернисто-бородавчатые накипные лишайники.

Среди плагиотропных листоватых лишайников наибольшее количество видов также выявлено в дисперсноаридных условиях оптимального увлажнения (рис. 6). Доминирующей группой являются узколопастные, как наиболее приспособленные к условиям переменной влагообеспеченности, несколько уступают им широколопастные и среднешироколопастные виды. В неаридных условиях постоянного и избыточного увлажнения, напротив, преобладают лишайники с широколопастными талломами, далее следуют

узколопастные и затем среднешироколопастные. В эколого-климатических контурах с недостаточным увлажнением (слабоаридные, среднеаридные и криоаридные) главенствующее положение принадлежит среднешироколопастным и узколопастным, однако в криоаридных условиях высокогорий заметно возрастает роль лишайников со вздутолопастными талломами, у которых полость внутри таллома, вероятно, обеспечивает большую приспособленность в сложившихся условиях.

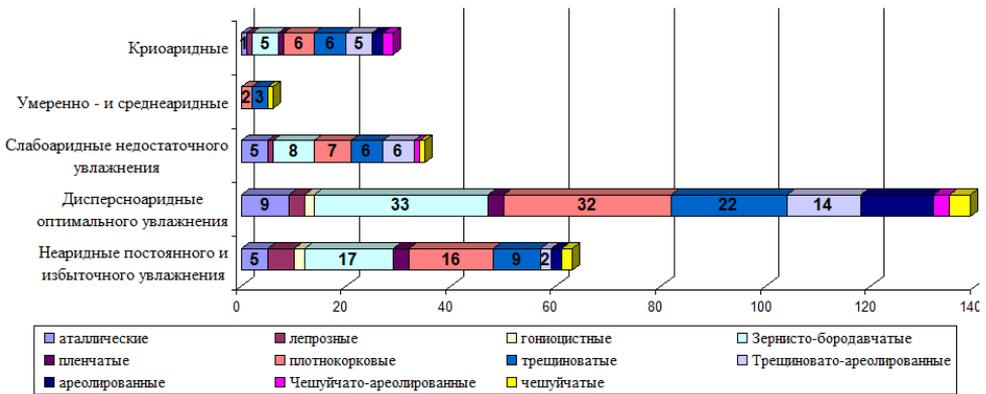


Рис. 5. Спектр жизненных форм плагиотропных накипных лишайников, свойственных эколого-климатическим контурам, выделенным на территории Предбайкалья

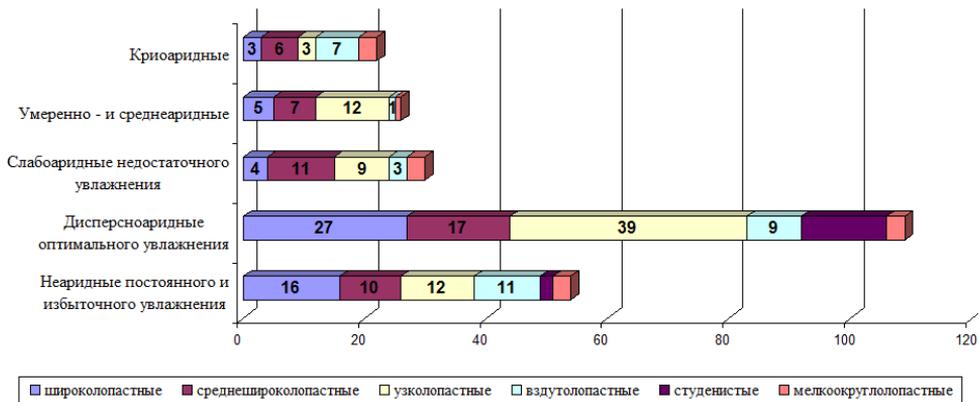


Рис. 6. Спектр жизненных форм плагиотропных листоватых лишайников, свойственных эколого-климатическим контурам, выделенным на территории Предбайкалья

Разнообразие жизненных форм эпифитных лишайников в регионе обеспечивается пестротой экотопов даже в пределах одного эколого-климатического контура и демонстрирует различные адаптационные стратегии видов, позволяющие формировать устойчивые эколого-флористические комплексы как в пределах отдельных экотопов или фитоценозов, так и в рамках крупных климатических выделов.

Список литературы

- Бязров Л. Г. Участие лишайников в формировании биологических почвенных корок в степях Хангая (Монголия) // Аридные экосистемы. 2015. Т. 21, № 3 (64). С. 64–73.
- Бязров Л. Г. Эпифитные лишайники г. Москвы: современная динамика видового разнообразия. М. : КМК, 2009. 146 с.
- Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С. Таллом и репродуктивные структуры лишайников // Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М. ; СПб. : КМК, 2014. С. 61–123.
- Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л. : Наука, 1983. 248 с.
- Голубкова Н. С., Бязров Л. Г. Жизненные формы лишайников и лишеносинузии // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 6. С. 794–805.
- Гумбольдт А. Идеи о физиогномичности растений. М., 1936. 42 с.
- Еленкин А. А. Орто- и плагитропный рост с биомеханической точки зрения у лишайников и некоторых других низших споровых // Ботанический журнал Императорского Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1907. Т. 2, № 2. С. 19–61.
- Еленкин А. А. Понятие «лишайник» и «лишайниковый симбиоз» // Новости систематики низших растений, 1975. Т. 12. С. 3–81.
- Котлов Ю. В. О моделировании эволюции основных жизненных форм лишайников. Ботанический журнал. 1995. Т. 80, №3. С. 26–30.
- Лыштва А. В. Лишайники карбонатных субстратов Патомского нагорья (Восточная Сибирь) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2023. Т. 22, № 2. С. 179–182. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2023121>
- Лыштва А. В. Таксономическая структура эпифитной лишенофлоры Предбайкалья и её положение в ряду смежных флор // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2024. Т. 23, № 2. С. 214–221. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2024093>
- Макрый Т. В. Мезофильные реликты в лишенофлоре Прибайкалья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы I Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2002а. С. 45–55.
- Макрый Т. В. Редкие, нуждающиеся в охране лишайники аридных территорий Забайкалья и Прибайкалья // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда : материалы V регион. науч.-практ. конф. Барнаул, 2002б. С. 115–125.
- Макрый Т. В. Редкие лишайники Иркутской области, нуждающиеся в охране // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы VIII Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2009. С. 454–458.
- Макрый Т. В. Экология лишайников // Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М. ; СПб. : КМК, 2014. С. 187–203.
- Макрый Т. В. Слизистые цианобионтные лишайники Оренбургского заповедника (Южный Урал, Россия) // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2022. Т. 41. С. 35–44. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2022.41.35>
- Макрый Т. В., Лыштва А. В., Скирина И. Ф. Особенности строения, физиологии и химии эпилитных лишайников в экстремальных условиях высокогорий // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. СПб. : Изд-во С.-Петербур. хим.-фарм. акад., 2000. С. 349–351.
- Мучник Е. Э. Жизненные формы лишайников : взгляды, системы, эволюция // Биотические связи грибов: мосты между царствами : материалы VII Всерос. микол. школы-конф. М. : Изд-во Моск. гос. ун-та, 2015. С. 173–186.
- Окснер А. Н. Жизненные формы лишайников // Материалы I конференции по спорным растениям Украины. Киев : Наукова думка, 1971. С. 22–24.
- Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР: Морфология, систематика и географическое распространение. Л. : Наука, 1974. Вып. 2. 284 с.
- Присяжнюк С. А. Жизненные формы лишайников субарктических тундр полуострова Ямал. I. Система жизненных форм // Ботанический журнал. 1996а. Т. 81, № 3. С. 34–41.

- Пристяжнюк С. А. Жизненные формы лишайников субарктических тундр полуострова Ямал. II. Связь с экологическими факторами // Ботанический журнал. 1996б. Т. 81, № 4. С. 48–55.
- Цуриков А. Г. Лишайники Беларуси. Гомель : Изд-во Гомел. гос. ун-та, 2023. 379 с.
- Цуриков А. Г. Жизненные формы лишайников Беларуси // Ботанический журнал. 2020. Т. 105, № 6. С. 523–541. <https://doi.org/10.31857/S0006813620040092>
- Шумова Н. А. Количественные показатели климата в приложении к оценке гидротермических условий в Республике Калмыкия // Аридные экосистемы, 2021. Т. 27, № 4 (89). С. 13–24.
- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Т. 99, N 2. P. 137–169. <https://doi.org/10.2307/3244545>
- Bechtel R., Rivard B., Sanchez-Azofeifa A. Spectral properties of foliose and crustose lichens based on laboratory experiments // Remote Sensing of Environment. 2002. Vol. 82, N 2–3. P. 389–396. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00055-X](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00055-X)
- Belinchón R., Yahr R., Ellis C. J. Interactions among species with contrasting dispersal modes explain distributions for epiphytic lichens // Ecography. 2014. Vol. 38, Is. 8. P. 762–768. <https://doi.org/10.1111/ecog.01258>
- Bjerke W., Zielke M., Solheim B. Long-term impacts of simulated climatic change on secondary metabolism, thallus structure and nitrogen fixation activity in two cyanolichens from the Arctic // New Phytol. 2003, Vol. 159, N 2. P. 361–367. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00812.x>
- Brodo I. M., Duran-Sharnoff S., Sharnoff S. Lichens of North America. New Haven ; London : Yale Univ. Press., 2001. 795 p.
- Büdel B., Scheidegger C. Thallus morphology and anatomy // Lichen Biol. / T. H. Nash III (Ed.). Cambridge : Univ. Press., 2008. P. 40–68. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790478.005>
- Chemotype variations among lichen ecotypes of *Umbilicaria aprina* as revealed by LC-ESI-MS/MS: a survey of antioxidant phenolics / H. Norouzi, A. Azizi, M. Gholami, M. Sohrabi, J. Boustie // Environ. Sci. Pollut. Res. 2020. Vol. 27, N 32. P. 40296–40308. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-10053-2>
- Cornejo C., Derr Ch., Dillman K. *Ricasolia amplissima* (Lobariaceae): one species, three genotypes and a new taxon from south-eastern Alaska // The Lichenologist. 2017. Vol. 49, Is. 6. P. 579–596. <https://doi.org/10.1017/S002428291700041X>
- De Martonne E. Traité de Géographie Physique. 11. Paris, Colin, 1925. 544 p.
- Differential interception and evaporation of fog, dew and water vapour and elemental accumulation by lichens explain their relative abundance in a coastal desert / K. W. Maphangwa, C. F. Musil, L. Raitt, L. Zedda // J. Arid Environ. 2012. Vol. 82. P. 71–80. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.02.003>
- Effects of high temperature on epiphytic lichens: Issues for consideration in a changing climate scenario / T. Pisani, L. Paoli, C. Gaggi, S. A. Pirintsos, S. Loppi // Plant Biosyst. 2007. Vol. 141, N 2. P. 164–169. <https://doi.org/10.1080/11263500701401356>
- Fahsel D. Individuals and populations of lichens // Lichen Biol. / T. H. Nash III (Ed.). Cambridge : Univ. Press., 2008. P. 252–273. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790478.014>
- Frey E. Die Berücksichtigung der Lichenen in der soziologischen Pflanzengeographie, speziell in den Alpen // Verb. Natf. Ges. Basel. 1923. N 35. P. 303–320.
- Global phylogeny and taxonomic reassessment of the lichen genus *Dendriscosticta* (Ascomycota: Peltigerales) / A. Simon, B. Goffinet, L.-S. Wang, T. Spribille, T. Goward, T. Pystina, N. Semenova, N. V. Stepanov, B. Moncada, R. Lücking, N. Magain, E. Sérusiaux // Taxon. 2021. Vol. 71, Is. 2. P. 1–32. <https://doi.org/10.1002/tax.12649>
- Hammer S. Lateral growth patterns in the Cladoniaceae // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88, N 5. P. 788–796. <https://doi.org/10.2307/2657031>
- Holdridge L. R. Life zone ecology. San Jose : Tropical Science Center, 1967. 206 p.
- Holdridge L. R. Simple Method for determining Potential Evapotranspiration from Temperature Data // Science. 1959. Vol. 130, Is. 3375. 572 p. <https://doi.org/10.1126/science.130.3375.572>
- Humboldt A. von. Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Tübingen : J. G. Cotta, 1806. 19 p.
- Influence of sun irradiance and water availability on lichen photosynthetic pigments during a Mediterranean summer / L. Paoli, T. Pisani, S. Munzi, C. Gaggi, S. Loppi // Biologia. 2010. Vol. 65, N 5. P. 776–783. <https://doi.org/10.2478/s11756-010-0087-6>

Klement O. Prodrömus der mitteleuropaischen Flechtengesellschaften [Prodrömus of Central European lichen communities]. Feddes Repertorium. 1955. N 135. P. 5–194.

Kristinsson H., Zhurbenko M., Hansen E. Panarctic checklist of lichens and lichenicolous fungi. CAFF Technical Report. 2010. N 20. 120 p.

Lichen ecophysiology in a changing climate / D. E. Stanton, A. Ormond, N. M. Koch, C. Colesie // Am. J. Bot. 2023. Vol. 110, N 2. e16131. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16131>

Manzitto-Tripp E. A., Lendemer J. C., McCain C. M. Most lichens are rare, and degree of rarity is mediated by lichen traits and biotic partners // Diversity and Distribution. 2022. Vol. 28. P. 1810–1819. <https://doi.org/10.1111/ddi.13581>

Nordic lichens flora / eds.: T. Ahti, P. M. Jørgensen, H. Kristinsson, R. Moberg, U. Søchting, G. Thor // Uddevalla : Nordic Lichen Soc., Mus. Evol., Uppsala Univ., 2007. Vol. 3. Cyanolichens. 219 p.

Osyczka P., Myśliwa-Kurziel B. The pattern of photosynthetic response and adaptation to changing light conditions in lichens is linked to their ecological range // Photosynth. Res. 2023. Vol. 157, N 1. P. 21–35. <https://doi.org/10.1007/s11120-023-01015-z>

Poelt J. Die lobaten Arten der Flechtengattung *Lecanora* Ach. sensu ampl. in der Holarktis. Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München, 1958. Vol. 2, N 19–20. P. 411–589.

Rogers R. W. Ecological strategies of lichens // The Lichenologist. 1990. Vol. 22, N 2. P. 149–162. <https://doi.org/10.1017/S002428299000010X>

Sanders W. B., Masumoto H. Lichen algae: the photosynthetic partners in lichen symbioses // The Lichenologist. 2021. Vol. 53, Is. 5. P. 347–393. <https://doi.org/10.1017/S0024282921000335>

Surface hydrophobicity causes SO₂ tolerance in lichens / M. Hauck, S. R. Jürgens, M. Brinkmann, S. Herminghaus // Ann. Bot. 2008. Vol. 101, N 4. P. 531–539. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm306>

The ecology of lichenicolous lichens: a case-study in Italy / P. L. Nimis, E. Pittao, M. Caramia, P. Pitacco, S. Martellos, L. Muggia // MycoKeys. 2024. N 105. P. 253–266. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.105.121001>

The lichens of Great Britain and Ireland / C. W. Smith, A. Aptroot, B. J. Coppins, A. Fletcher, O. L. Gilbert, P. W. James, P. A. Wolseley (Eds). London : Brit. Lichen Soc., Nat. Hist. Mus., 2009. 1046 p.

Thell A., Moberg R. Nordic lichens flora. Göteborg, 2011. Vol. 4. Parmeliaceae. 184 p.

Thornthwaite C. W. An Approach Toward a Rational Classification of Climate // Geographic. Rev. 1948. Vol. 38, N 1. P. 55–94. <https://www.jstor.org/stable/210739>

Variability of water storage capacity in three lichen species / A. Klamerus-Iwan, R. Kozłowski, J. Przybylska, W. Solarz, W. Sikora // Biologia. 2020. Vol. 75. P. 899–906. <https://doi.org/10.2478/s11756-020-00437-7>

References

Byazrov L.G. Uchastie lishaynikov v formirovanii biologicheskikh pochvennykh korok v stepyakh Khangaya (Mongoliya) [Participation of lichens in the formation of biological soil crusts in the Khangai steppes (Mongolia)]. *Aridnyye ekosistemy* [Arid ecosystems], 2015, vol. 21, no. 3 (64), pp. 64–73. (in Russian)

Byazrov L.G. *Epifitnye lishayniki g. Moskvy: sovremennaya dinamika vidovogo raznoobraziya* [Epiphytic lichens of Moscow: modern dynamics of species diversity]. Moscow, KMK Publ., 2009, 146 p. (in Russian)

Gimelbrant D.E., Kuznetsova E.S. Tallom i reproduktivnye struktury lishaynikov [Thallus and reproductive structures of lichens]. *Flora lishaynikov Rossii: biologiya. Ekologiya, raznoobraziye, rasprostraneniye i metody izucheniya lishaynikov* [Flora of lichens of Russia: biology. Ecology, diversity, distribution and methods of studying lichens]. Moscow, St. Petersburg, KMK Publ., 2014, pp. 61–123. (in Russian)

Golubkova N.S. *Analiz flory lishaynikov Mongolii* [Analysis of the lichen flora of Mongolia]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1983, 248 p. (in Russian)

Golubkova N.S., Byazrov L.G. Zhiznennyye formy lishaynikov i likhenosinuzii [Life forms of lichens and lichenosinusia]. *Botanicheskii Zhurnal*, 1989, vol. 74, no. 6n pp. 794–805. (in Russian)

Humboldt A. *Idey o fiziognomichnosti rasteniy* [Ideas about the physiognomy of plants]. Moscow, 1936, 42 p. (in Russian)

Elenkin A.A. Orto- i plagiotropnyy rost s biomekhanicheskoy tochki zreniya u lishaynikov i nekotorykh drugikh nizshikh sporovykh. [Ortho- and plagiotropic growth from a biomechanical point of view in lichens and some other lower spores]. *Botanicheskii zhurnal Imperatorskogo Sankt-Peterburgskogo obshchestva estestvoispytatelei* [Botanicheskii Zhurnal of Imperial St-Petersburg Society of Naturalists], 1907, vol. 2, no. 2, pp. 19-61. (in Russian)

Elenkin A.A. Ponyatiye "lishaynik" i "lishaynikovyy simbioz" [The concept of "lichen" and "lichen symbiosis"]. *Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*, 1975, vol. 12, pp. 3-81. (in Russian)

Kotlov Yu.V. O modelirovaniy evolyutsii osnovnykh zhiznennykh form lishaynikov [On modeling the evolution of the main life forms of lichens]. *Botanicheskii Zhurnal*, 1995, vol. 80, no. 3, pp. 26-30. (in Russian)

Lishtva A.V. Lishayniki karbonatnykh substratov Patomskogo nagoria (Vostochnaya Sibir) [Lichens of carbonate substrates of the Patom Upland (Eastern Siberia)]. *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii* [Problems of botany of Southern Siberia and Mongolia], 2023, vol. 22, no. 2, pp. 179-182. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2023121> (in Russian)

Lishtva A.V. Taksonomicheskaya struktura epifitnoy likhenoflory Predbaykalia i ee polozheniye v ryadu smezhnykh flor [The taxonomic structure of the epiphytic lichenoflora of the Baikal region and its position among related flora]. *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii* [Problems of botany of Southern Siberia and Mongolia], 2024, vol. 23, no. 2, pp. 214-221. (in Russian). <https://doi.org/10.14258/pbssm.2024093>

Makryy T.V. Mezofilnyye relikty v likhenoflore Pribaykalia [Mesophilic relics in the lichenoflora of the Baikal region]. *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii* [Problems of botany in Southern Siberia and Mongolia. Proc. I Int. Sci. Conf. Barnaul, Russia]. Barnaul, 2002a, pp. 45-55. (in Russian)

Makryy T.V. Redkiye. nuzhdayushchiesya v okhrane lishayniki aridnykh territoriy Zabaykalia i Pribaykalia [Rare lichens in need of protection in arid territories of Transbaikalia and the Baikal region]. *Osobo okhranyayemyye prirodnyye territorii Altayskogo kraya i sopredelnykh regionov. Taktika sokhraneniya vidovogo raznoobraziya i genofonda* [Specially protected natural territories of the Altai Territory and adjacent regions. Tactics of species diversity and gene pool conservation]. Proc. 5th Reg. Sci. Conf. Barnaul, Russia. Barnaul, 2002b, pp. 115-125. (in Russian)

Makryy T.V. Redkiye lishayniki Irkutskoy oblasti. nuzhdayushchiesya v okhrane [Rare lichens of the Irkutsk region in need of protection]. *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii* [Problems of botany in Southern Siberia and Mongolia]. Proc. 8th Int. Sci. Conf. Barnaul, Russia. Barnaul, 2009, pp.454-458. (in Russian)

Makryy T.V. Ekologiya lishaynikov [Ecology of lichens]. *Flora lishaynikov Rossii: biologiya. ekologiya. raznoobraziye. rasprostraneniye i metody izucheniya lishaynikov* [Flora of lichens of Russia: biology, ecology, diversity, distribution and methods of studying lichens]. Moscow, St. Petersburg, KMK Publ., 2014, pp. 187-203. (in Russian)

Makryy T. V. Slizistyye tsianobiontnyye lishayniki Orenburgskogo zapovednika (Yuzhnyy Ural, Rossiya) [Slimy cyanobiont lichens of the Orenburg Nature Reserve (Southern Urals, Russia)]. *Bull. Irkutsk St. Univ. Ser. Biol. Ecol.*, 2022, vol. 41, pp. 35-44. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2022.41.35> (in Russian)

Makryy T.V., Lishtva A.V., Skirina I.F. Osobennosti stroyeniya. fiziologii i khimii epilinykh lishaynikov v ekstremalnykh usloviyakh vysokogoriy [Features of the structure, physiology and chemistry of epilithic lichens in extreme conditions of high mountains]. *Mikologiya i kriptogamnaya botanika v Rossii: traditsii i sovremennost* [Mycology and cryptogamous botany in Russia: traditions and modernity]. St. Petersburg, St.-Petersb. Chem. Pharm. Acad. Publ., 2000, pp. 349-351. (in Russian)

Muchnik E.E. Zhiznennyye formy lishaynikov : vzglyady. sistemy. Evolyutsiya [Life forms of lichens : views, systems, evolution]. *Bioticheskiye svyazi gribov : mosty mezhdru tsarstvami* [Biotic connections of fungi : bridges between kingdoms]. Proc. VII Allruss. Mycol. School. Moscow, Russia]. Moscow, Moscow St. Univ. Publ., 2015, pp. 173-186. (in Russian)

Oksner A.N. Zhiznennyye formy lishaynikov [Life forms of lichens]. *Materialy I konferentsii po sporovym rasteniyam Ukrainy* [Proc. 1st Conf. Spore Plants of Ukraine. Kiev, Ukraine]. Kiev, Naukova Dumka Publ., 1971, pp. 22-24. (in Russian)

Oksner A.N. *Opredelitel lishaynikov SSSR: Morfologiya, sistematika i geograficheskoye rasprostraneniye* [Key of lichens of the USSR: Morphology, systematics and geographical distribution]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1974, is. 2, 284 p. (in Russian)

Pristyazhnyuk S.A. Zhiznennyye formy lishaynikov subarkticheskikh tundr poluostrova Yamal. I. Sistema zhiznennykh form [Life forms of lichens of the subarctic tundra of the Yamal Peninsula. I. System of life forms]. *Botanicheskii Zhurnal*, 1996a, vol. 81, no. 3, pp. 34-41. (in Russian)

Pristyazhnyuk S.A. Zhiznennyye formy lishaynikov subarkticheskikh tundr polu ostrova Yamal. II. Svyaz s ekologicheskimi faktorami [Life forms of lichens of the subarctic tundras of the Yamal Island. II. The relationship with environmental factors]. *Botanicheskii Zhurnal*, 1996b, vol. 81, no. 4, pp. 48-55. (in Russian)

Tsurikov A.G. Lishayniki Belarusi [Lichens of Belarus]. Gomel, Gomel St. Univ. Publ., 2023, 379 p. (in Russian)

Tsurikov A.G. Zhiznennyye formy lishaynikov Belarusi [Life forms of lichens of Belarus]. *Botanicheskii Zhurnal*, 2020, vol. 105, no. 6, pp. 523-541. <https://doi.org/10.31857/S0006813620040092> (in Russian)

Shumova N.A. Kolichestvennyye pokazateli klimata v prilozhenii k otsenke gidrotermicheskikh usloviy v respublike Kalmykiya [Quantitative climate indicators in an appendix to the assessment of hydrothermal conditions in the Republic of Kalmykia]. *Aridnyye ekosistemy* [Arid ecosystems], 2021. vol. 27, no. 4 (89), pp. 13-24. (in Russian)

Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic. *The Bryologist*, 1996, vol. 99, no. 2, pp. 137-169. <https://doi.org/10.2307/3244545>

Bechtel R., Rivard B., Sanchez-Azofeifa A. Spectral properties of foliose and crustose lichens based on laboratory experiments. *Remote Sensing of Environment*, 2002, vol. 82, no. 2-3, pp. 389-396. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00055-X](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00055-X)

Belinchón R., Yahr R., Ellis C.J. Interactions among species with contrasting dispersal modes explain distributions for epiphytic lichens. *Ecography*, 2014, vol. 38, is. 8, pp. 762-768. <https://doi.org/10.1111/ecog.01258>

Bjerke W., Zielke M., Solheim B. Long-term impacts of simulated climatic change on secondary metabolism, thallus structure and nitrogen fixation activity in two cyanolichens from the Arctic. *New Phytol.*, 2003, vol. 159, no. 2, pp. 361-367. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00812.x>

Brodo I.M., Duran-Sharnoff S., Sharnoff S. Lichens of North America. New Haven, London, Yale Univ. Press, 2001, 795 p.

Büdel B., Scheidegger C. Thallus morphology and anatomy. *Lichen Biol.* T.H. Nash III (Ed.). Cambridge, Univ. Press, 2008, pp. 40-68. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790478.005>

Norouzi H., Azizi A., Gholami M., Sohrabi M., Boustie J. Chemotype variations among lichen ecotypes of *Umbilicaria aprina* as revealed by LC-ESI-MS/MS: a survey of antioxidant phenolics. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 2020, vol. 27, no. 32, pp. 40296-40308. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-10053-2>

Cornejo C., Derr Ch., Dillman K. *Ricasolia amplissima* (Lobariaceae): one species, three genotypes and a new taxon from south-eastern Alaska. *The Lichenologist*, 2017, vol. 49, is. 6, pp. 579-596. <https://doi.org/10.1017/S002428291700041X>

De Martonne E. *Traité de Géographie Physique*. 11. Paris, Colin, 1925, 544 p.

Maphangwa K.W., Musil C.F., Raitt L., Zedda L. Differential interception and evaporation of fog, dew and water vapour and elemental accumulation by lichens explain their relative abundance in a coastal desert. *J. Arid Environ.*, 2012, vol. 82, pp. 71-80. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.02.003>

Pisani T., Paoli L., Gaggi C., Pirintsos S. A., Loppi S. Effects of high temperature on epiphytic lichens: Issues for consideration in a changing climate scenario. *Plant Biosyst.*, 2007, vol. 141, no. 2, pp. 164-169. <https://doi.org/10.1080/11263500701401356>

Fahselt D. Individuals and populations of lichens. *Lichen Biol.* T.H. Nash III (ed.), Cambridge, Univ. Press., 2008, pp. 252-273. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790478.014>

Frey E. Die Berücksichtigung der Lichenen in der soziologischen Pflanzengeographie, speziell in den Alpen. *Verb. Natf. Ges. Basel.*, 1923, no. 35, pp. 303-320.

Simon A., Goffinet B., Wang L.-S., Spribille T., Goward T., Pystina T., Semenova N., Stepanov N.V., Moncada B., Lücking R., Magain N., Sérusiaux E. Global phylogeny and taxonomic reassessment of the lichen genus *Dendroscosticta* (Ascomycota: Peltigerales). *Taxon*, 2021, vol. 71, is. 2, pp. 1-32. <https://doi.org/10.1002/tax.12649>

- Hammer S. Lateral growth patterns in the Cladoniaceae. *Amer. J. Bot.*, 2001, vol. 88, no. 5, pp. 788-796. <https://doi.org/10.2307/2657031>
- Holdridge L.R. *Life zone ecology*. San Jose, Tropical Science Center, 1967, 206 p.
- Holdridge L.R. Simple Method for determining Potential Evapotranspiration from Temperature Data. *Science*, 1959, vol. 130, is. 3375, 572 p. <https://doi.org/10.1126/science.130.3375.572>
- Humboldt A. von. *Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse*. Tübingen, J.G. Cotta, 1806, 19 p.
- Paoli L., Pisani T., Munzi S., Gaggi C., Loppi S. *Biologia*, 2010, vol. 65, no. 5, pp. 776-783. <https://doi.org/10.2478/s11756-010-0087-6>
- Klement O. Prodomus der mitteleuropaischen Flechtengesellschaften [Prodomus of Central European lichen communities]. *Feddes Repertorium*, 1955, no. 135, pp. 5-194.
- Kristinsson H., Zhurbenko M., Hansen E. Panarctic checklist of lichens and lichenicolous fungi. *CAFF Technical Report*, 2010, no. 20, 120 p.
- Stanton D.E., Ormond A., Koch N.M., Colesie C. Lichen ecophysiology in a changing climate. *Am. J. Bot.*, 2023, vol. 110, no. 2, e16131. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16131>
- Manzitto-Tripp E.A., Lendemer J.C., McCain C.M. Most lichens are rare, and degree of rarity is mediated by lichen traits and biotic partners. *Diversity and Distribution*, 2022, vol. 28, pp. 1810-1819. <https://doi.org/10.1111/ddi.13581>
- Ahti T., Jørgensen P.M., Kristinsson H., Moberg R., Søchting U., Thor G. Nordic lichens flora. Uddevalla, Nordic Lichen Soc., Mus. Evol., Uppsala Univ., 2007, vol. 3, Cyanolichens, 219 p.
- Oszycza P., Myśliwa-Kurziel B. The pattern of photosynthetic response and adaptation to changing light conditions in lichens is linked to their ecological range. *Photosynth. Res.*, 2023, vol. 157, no. 1, pp. 21-35. <https://doi.org/10.1007/s11120-023-01015-z>
- Poelt J. Die lobaten Arten der Flechtengattung *Lecanora* Ach. sensu ampl. in der Holarktis. *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München*, 1958, vol. 2, no. 19-20, pp.411-589.
- Rogers R.W. Ecological strategies of lichens. *The Lichenologist*, 1990, vol. 22, no. 2, pp. 149-162. <https://doi.org/10.1017/S002428299000010X>
- Sanders W. B., Masumoto H. Lichen algae: the photosynthetic partners in lichen symbioses. *The Lichenologist*, 2021, vol. 53, is. 5, pp. 347-393. <https://doi.org/10.1017/S0024282921000335>
- Hauck M., Jürgens S.R., Brinkmann M., Herminghaus S. Surface hydrophobicity causes SO₂ tolerance in lichens. *Ann. Bot.*, 2008, vol. 101, no. 4, pp. 531-539. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm306>
- Nimis P.L., Pittao E., Caramia M., Pitacco P., Martellos S., Muggia L. The ecology of lichenicolous lichens: a case-study in Italy. *MycoKeys*, 2024, no. 105, pp. 253-266. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.105.121001>
- Smith C.W., Aptroot A., Coppins B.J., Fletcher A., Gilbert O.L., James P.W., Wolseley P.A. *The lichens of Great Britain and Ireland*. London, Brit. Lichen Soc., Nat. Hist. Mus., 2009, 1046 p.
- Thell A., Moberg R. *Nordic lichens flora*. Göteborg, 2011, vol. 4. Parmeliaceae, 184 p.
- Thornthwaite C.W. An Approach Toward a Rational Classification of Climate. *Geographic. Rev.*, 1948, vol. 38, no. 1, pp. 55-94. <https://www.jstor.org/stable/210739>
- Klamerus-Iwan A., Kozłowski R., Przybylska J., Solarz W., Sikora W. Variability of water storage capacity in three lichen species. *Biologia*, 2020, vol. 75, pp. 899-906. <https://doi.org/10.2478/s11756-020-00437-7>

Сведения об авторах

Лиштва Андрей Владимирович
кандидат биологических наук, доцент
Иркутский государственный университет
Россия, 664003 г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
e-mail: Lishtva@rambler.ru

Information about the authors

Lishtva Andrey Vladimirovich
Candidate of Sciences (Biology),
Associate Professor
Irkutsk State University
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003,
Russian Federation
e-mail: Lishtva@rambler.ru