



Фото С.Д. Балыковой
Photo by S.D. Balykova

РОЛЬ ЛИШАЙНИКОВ-ЭПИЛИТОВ В ЭКОЛОГО-ГЕОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

КОРОЛЁВ В.А.

Профессор кафедры инженерной и экологической геологии геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, д. г.-м. н., г. Москва, Россия
va-korolev@bk.ru

АННОТАЦИЯ

Лишайники-эпилиты являются важнейшей составляющей эколого-геологических систем (ЭГС) и выполняют ряд важных экологических функций, которые определяют особенности каждой конкретной ЭГС в целом. Однако эти функции пока слабо изучены, в связи с чем в настоящей статье характеризуется специфическая роль лишайников-эпилитов в эколого-геологических системах.

Показано, что лишайники-эпилиты являются важнейшими компонентами эколого-геологических систем, обуславливающими сложные взаимосвязи между абиотическими и биотическими составляющими в ЭГС.

Разработана систематика лишайников-эпилитов по их взаимосвязи с определенными литолого-петрографическими типами грунтов.

Обнаружена приуроченность накипных форм эпилитов к скальным грунтам магматического, метаморфического и осадочного генезиса, тогда как листоватые и кустистые формы больше тяготеют к дисперсным осадочным грунтам. Эпигейные лишайники должны рассматриваться как разновидность лишайников-эпилитов. Выявлена эколого-геологическая роль эпилитов в ЭГС и в формировании экологических функций литосферы – ресурсной, геодинамической и геохимической. Выделены специфические лишайники-эпиматериалы, субстратом для которых служат техногенные материалы строительных и инженерных конструкций разного состава, играющие существенную роль в техногенных ЭГС.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:

лишайники-эпилиты; систематика; эколого-геологические системы; экологические функции; литолого-петрографические типы грунтов.

ССЫЛКА ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ:

Королёв В.А. Роль лишайников-эпилитов в эколого-геологических системах // Геоинфо, 2023. № 4. С. 6–25 doi:10.58339/2949-0677-2023-5-4-6-25

A ROLE OF EPILITHIC LICHENS IN ECOLOGICAL- GEOLOGICAL SYSTEMS

VLADIMIR A. KOROLEV

DSc (Geology and Mineralogy), professor at the Department of Engineering and Ecological Geology, Faculty of Geology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
va-korolev@bk.ru

ABSTRACT

Epilithic lichens are among the most important constituents of ecological-geological systems (EGS). They perform a number of important ecological functions that determine the characteristics of each specific EGS as a whole. However, these functions have been still poorly studied, so this article characterizes a specific role of epilithic lichens in ecological-geological systems.

It is shown that epilithic lichens are among the most important components of ecological-geological systems because they cause complex relationships between abiotic and biotic constituents in EGSs. Systematics of epilithic lichens were developed according to their relationships with certain lithological-petrographic types of grounds. The confinement of crustose epilithic lichens to igneous, metamorphic, and sedimentary rocks was found. While foliose and fruticose lichens confine to disperse sedimentary soils. Epigeic lichens should be considered as a kind of epilithic lichens. An ecological-geological role of epilithic lichens in EGSs and in the formation of the ecological functions of the lithosphere (resource, geodynamic and geochemical functions) was revealed. Specific epimaterial lichens were distinguished. The substrate for them is technogenic materials of building and engineering structures of various compositions, which play a significant role in technogenic EGSs.

KEYWORDS:

epilithic lichens; systematics; ecological-geological systems; ecological functions; lithological-petrographic types of grounds.

FOR CITATION:

Korolev V.A. Rol' lishaynikov-epilitov v ekologo-geologicheskikh sistemah [A role of epilithic lichens in ecological-geological systems] // Geoinfo. 2023. 4: 6–25 doi:10.58339/2949-0677-2023-5-4-6-25 (in Rus.).

ВВЕДЕНИЕ ►

Большую роль в функционировании эколого-геологических систем (ЭГС) среди биотических компонентов играют лишайники-эпилиты, то есть виды лишайников, развивающиеся непосредственно на грунтах¹. Соотношение эпилитных лишайников с прочими в разных природных зонах России весьма различно. Например, для Центрального Черноземья эпилиты составляют 25%, а для северных регионов страны их доля может увеличиваться до 90% и более [12].

Как и прочие лишайники, они являются симбиотическими организмами, тело которых (таллом) образовано в результате соединения грибных и водорослевых или цианобактериальных клеток в одном казалось бы внешне едином организме. При этом субстратами для них могут служить чаще всего массивы скальных грунтов (выходы лав, интрузивных и метаморфических пород, а

также массивы скальных осадочных сцементированных грунтов), крупно-обломочные грунты (валунные, каменные-стые, галечные и др.) и реже – мелко-дисперсные грунты (пески, супеси, суглинки и глины), включая почвы (для напочвенных, или эпигейных, лишайников) и заторфованные грунты.

Многообразие грунтов как субстратов лишайников-эпилитов обуславливает их широкое видовое разнообразие в природе и в частности на территории России. При этом необходимо иметь в виду, что состав субстрата (тип грунта) не является единственным фактором развития эпилитных лишайников: не менее большое значение имеют внешние атмосферные условия, состав воздуха, тепло- и влагообеспеченность, освещенность, рельеф, микроклиматические условия и др. [8, 14, 16, 17].

Вопрос о ведущем влиянии субстрата или внешних атмосферных условий

на жизнедеятельность лишайников-эпилитов остается пока открытым: одни ученые допускают ведущую роль типа горных пород на жизнедеятельность эпилитов, другие ее отрицают и отстаивают ведущую роль внешних атмосферных условий. Возможно, правы и те, и другие, учитывая что среди эпилитов выделяются облигатные виды, приуроченные к горной породе определенного минерального состава, а среди факультативных эпилитов имеются виды, безразличные к субстрату и селящиеся как на горных породах, почвах, древесных остатках, так и на искусственных материалах – бетоне, шифере, кирпиче и т. п.

Среди жизненных форм лишайников-эпилитов выделяют накипные, листоватые, кустистые. В составе фитоценозов они образуют различные лишайно-синузии – сообщества лишайников одного или близких видов. Зависимость

¹ В отличие от лишайников-эпифитов, развивающихся на различных растениях: коре и ветках деревьев, корнях растений, листьях сосудистых растений, древесных остатках и т. п.

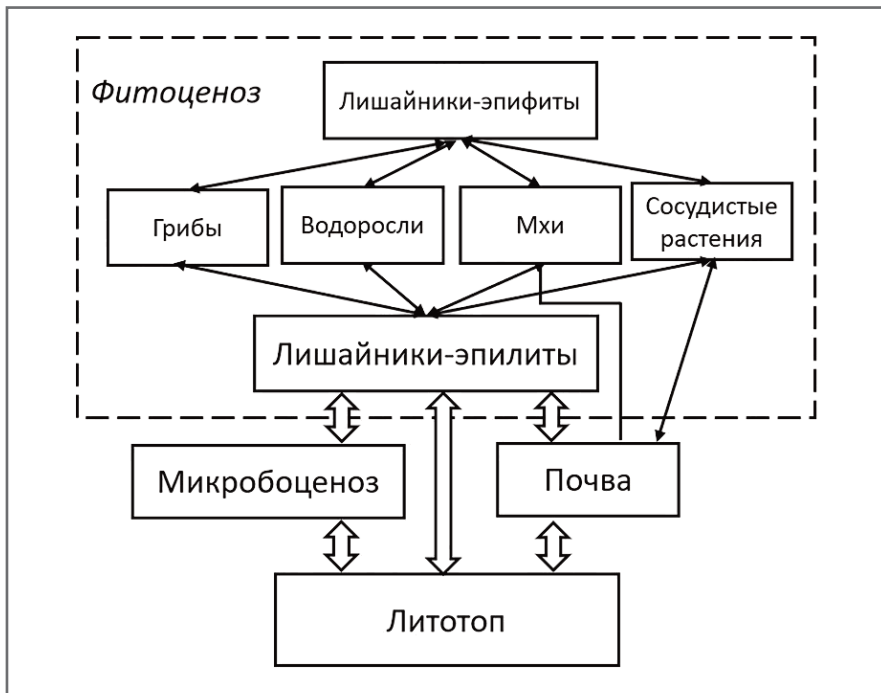


Рис. 1. Схема положения лишайников-эпилитов в структуре ЭГС (составил В.А. Королев)

особенностей лишайников-эпилитов от типа субстрата также окончательно не выяснена.

Лишайники-эпилиты являются важнейшими компонентами (составляющей) эколого-геологических систем и выполняют ряд важных экологических функций, которые определяют особенности каждой конкретной ЭГС в целом. Однако эти функции также пока слабо изучены, в связи с чем цель настоящей статьи – восполнить данный пробел и охарактеризовать роль лишайников-эпилитов в эколого-геологических системах.

ЛИШАЙНИКИ-ЭПИЛИТЫ КАК КОМПОНЕНТЫ ЭКОЛОГО-ГЕОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ ▶

Лишайники-эпилиты занимают важное положение в структуре эколого-геологической системы (рис. 1). Прежде всего, они непосредственно связаны с грунтами литотопа. Причем субстрат литотопа (те или иные типы грунтов от скальных до дисперсных) обуславливает развитие на нем определенных видовых сообществ лишайников-эпилитов, включая и их лишайносунузии. При этом лишайники взаимодействуют не только с грунтом, но и с микробным сообществом, развитым в нем, влияя таким образом и на микробоценоз каждой конкретной ЭГС.

Наряду с этим лишайники-эпилиты могут взаимодействовать и с почвой (см. рис. 1). Эта группа лишайников, которую обычно относят к так называемым напочвенным, или эпигейным, ли-

шайникам, может рассматриваться как разновидность эпилитов.

С формированием в ЭГС фитоценоза и появлением в нем грибов, мхов, водорослей, сосудистых растений (от травянистых до древесных) лишайники-эпилиты могут вступать во взаимодействие и с ними, в том числе косвенным путем: лишайники-эпилиты конкурируют с растениями за жизненное пространство в данной ЭГС. Прямое же взаимодействие растений с лишайниками осуществляется лишайниками-эпифитами, развивающимися не на грунтовой субстрате, а на растениях (см. рис. 1).

Таким образом, в структуре ЭГС эпилиты выполняют важную роль «связующего звена» между абиотическими компонентами, прежде всего горными породами, и биотическими – микробо- и фитоценозом.

ПРИУРОЧЕННОСТЬ ЛИШАЙНИКОВ-ЭПИЛИТОВ К ГРУНТОВЫМ СУБСТРАТАМ ▶

Этот вопрос пока не разработан в достаточной степени: облигатные лишайники-эпилиты, приуроченные к тем или иным грунтам, в полной мере не выделены [1, 8, 16]. Это обстоятельство, по мнению автора, обусловлено тем, что жизнеобеспечение лишайников-эпилитов зависит не только от субстрата, то есть типа грунта (1-й фактор), но и от внешних климатических условий (2-й фактор) – освещенности, состава воздуха, его влажности, температуры, экспозиции поверхности и т. п. Поэтому со-

четание 1-го и 2-го указанных факторов в конечном итоге и определяет особенности экологических форм лишайников-эпилитов.

Если для данного вида лишайника-эпилита (или группы видов) превалирует 1-й фактор, то его можно отнести к облигатным видам, приуроченным к определенному типу грунта. Если же для эпилита превалирует 2-й фактор, то его следует относить к факультативным (эврисубстратным) видам, которые могут развиваться на разных типах грунтов. Естественно, что такое деление условно, так как степень облигатности может быть различной: некоторые виды эпилитов приурочены только к какой-либо одной горной породе (например, к нефелиновым сиенитам в случае вида *Rhizocarpon lavatum*), а другие – только к разным группам алюмосиликатных горных пород.

Разные авторы чаще всего делят эпилитные лишайники по приуроченности к породам-субстратам всего на две категории – кальцефильные и кальцефобные [19]. При этом в группу кальцефобных попадает огромное число видов лишайников-эпилитов, предпочитающих совершенно разные по минеральному составу горные породы – алюмосиликатные, кремниевые, сульфатные, железистые, галлоидные и др. Кальцефобные эпилитные лишайники иногда называют также «силикатными эпилитами», что неправильно, так как среди них могут быть и несилкатные.

Говоря о скальных субстратах эпилитов, большинство авторов, к сожалению, не указывает их минеральный состав, используя вместо этого малозначащие фразы и термины: «скальные выступы», «голые скалы», «каменистые выступы», «валуны», «камни», «большие камни», «на склоне горы», «россыпь камней» и т. п.

Наряду с лишайниками-эпилитами выделяются также эпигейные лишайники, развивающиеся на почвенных субстратах. Поскольку почвы являются одним из видов дисперсных грунтов, то с этой точки зрения эпигейные лишайники необходимо рассматривать как подгруппу лишайников-эпилитов, а не как самостоятельную группу. Главной особенностью эпигейных лишайников необходимо считать их способность конкурировать с быстрорастущими сосудистыми и иными растениями за жизненное пространство на конкретной территории.

Среди скальных **магматических грунтов** эпилиты встречаются как на

интрузивных, так и на эффузивных разностях различной кислотности (от кислых до ультраосновных) и в основном представлены накипными формами. Так, например, на *гранитных* валунах Псковской области встречено 36 видов, из них облигатных эпилитов – восемнадцать: *Acarospora fuscata*, *Aspicilia cinerea*, *Candelariella vitellina*, *Myriolecis crenulata*, *Myriolecis dispersa*, *Lecanora intricata*, *Lepraria neglecta*, *Montanelia sorediata*, *Xanthoparmelia verruculifera*, *Xanthoparmelia conspersa*, *Xanthoparmelia somloensis*, *Xanthoparmelia pulla*, *Parmelia saxatilis*, *Physcia caesia*, *Physcia phaea*, *Protoparmeliopsis muralis*, *Rhizocarpon distinctum*, *Rhizocarpon grande*. Остальные виды – факультативные, обладают широкой экологической пластичностью и произрастают на нескольких типах силикатных субстратов (*Hypogymnia physodes*, *Hypogymnia tubulosa*, *Lecanora symmetrica*, *Melanelixia subargentifera*, *Melanohalea exasperatula*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia ciliata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *Physcia aipolia*, *Physcia dubia*, *Physcia stellaris*, *Physcia tenella*, *Physconia enteroxantha*, *Pseudevernia furfuracea*, *Ramalina pollinaria*, *Vulpicida pinastri*, *Xanthoria parietina*) [7].

Все виды эпилитов рода *Calvitimela* и подавляющее большинство *Miriquidica* являются сугубыми ацидофилами². Исключение – вид *Miriquidica garovaglii*, встречающийся иногда на силикатных породах с небольшим содержанием кальция [1].

На *гранитах* Нечерноземья отмечены петрофитные эпилиты: *Candelariella vitellina*, *Dermatocarpon minutum*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora lithophyla*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia caesia* [12]. На гранитах Балтийского щита (Карелия) встречаются *Acarospora fuscata*, *Physcia caesia*, *Xanthoria candelaria*, *Caloplaca* sp., *Rinodina* sp.; на гранитах Самарской Луки – *Lobothallia radiosa* [9]; на гранитах степной зоны Украины (Кривой Рог) отмечены преимущественно накипные виды: *Acarospora veronensis*, *Caloplaca decipiens*, *Caloplaca saxicola*, *Candelariella aurella*, *Candelariella vitellina*, *Endocarpon pusillum*, *Lecanora crenulata*, *Lecanora dispersa*, *Lecanora flotviana*, *Lecanora helicopsis*, *Lecidea fuscoatra*, *Physcia caesia*, *Verrucaria nigrescens* [5].

На территории Белоруссии только на *силикатных породах* выделено 67 видов эпилитов, в том числе: *Acarospora*

admissa, *Acarospora fuscata*, *Acarospora umbilicata*, *Acarospora veronensis*, *Arctoparmelia centrifuga*, *Aspicilia cinerea*, *Bacidina inundata*, *Blastenia crenularia*, *Brianaria sylvicola*, *Brianaria tuberculata*, *Bryoria chalybeiformis*, *Buellia badia*, *Caeruleum heppii*, *Calogaya lobulata*, *Caloplaca chlorina*, *Candelariella coralliza*, *Circinaria contorta*, *Circinaria gibbosa*, *Circinaria sphaerothallina*, *Dimelaena oreina*, *Diplotomma epipolium*, *Hydropunctaria rheitrophila*, *Lecanora polytropha*, *Lecanora rupicola*, *Lecidea fuscoatra*, *Lecidea anomaloides*, *Lecidea carpathica*, *Leimonis erratica*, *Lepraria neglecta*, *Micarea lynceola*, *Montanelia sorediata*, *Myriospora rufescens*, *Parmelia omphalodes*, *Parmelia saxatilis*, *Physcia dimidiata*, *Porpidia cinereoatra*, *Porpidia crustulata*, *Porpidia macrocarpa*, *Porpidia soresidizodes*, *Protoparmelia badia*, *Ramalina subfarinacea*, *Rhizocarpon badioatrum*, *Rhizocarpon distinctum*, *Rhizocarpon geographicum*, *Rhizocarpon grande*, *Rhizocarpon hochstetteri*, *Rhizocarpon lavatum*, *Rhizocarpon lecanorinum*, *Rhizocarpon obscuratum*, *Rhizocarpon petraeum*, *Rhizocarpon polycarpum*, *Rhizocarpon reductum*, *Rhizocarpon subpostumum*, *Rhizocarpon timdalii*, *Rhizocarpon viridiatrum*, *Rinodina oxydata*, *Rinodina teichophila*, *Stereocaulon dactylophyllum*, *Stereocaulon tomentosum*, *Trapelia glebulosa*, *Trapelia involuta*, *Umbilicaria deusta*, *Varicellaria lactea*, *Verrucaria hydrela*, *Verrucaria madida*, *Xanthoparmelia angustiphylla*, *Xanthoparmelia delisei*, *Xanthoparmelia pulla* [20].

Для андезитово-базальтов Камчатки (ключевой группы) выявлены следующие характерные петрофитные эпилиты, преимущественно листоватые: *Asahinea chrysantha*, *Asahinea scholanderi*, *Arctoparmelia incurva*, *Arctoparmelia separata*, *Arctoparmelia centrifuga*, *Arctoparmelia centrifuga*, *Xanthoparmelia stenophylla*, *Xanthoparmelia conspersa*, *Parmelia saxatilis*, *Parmelia skultii*, *Melanelia commixta*, *Melanelia hepatizon*, *Melanelia panniformis*, *Melanelia stygia*, *Melanelia disjuncta*, *Allantoparmelia alpicola*, *Hypogymnia subobscura*, *Pseudephebe pubescens*, *Pseudephebe minuscula*, *Cystocoleus ebenus*, *Physcia caesia*, *Physcia dubia*, *Xanthoria elegans*, *Xanthoria sorediata*, *Umbilicaria cinereorufescens*, *Umbilicaria proboscidea*, *Stereocaulon vesuvianum*, *Rhizocarpon geographicum* [4].

Среди скальных **метаморфических грунтов** отмечаются как эпилиты-ацидофилы, так и кальцефилы. Так, например на гнейсах Карелии отмечены аци-

дофилы: умбликарии (*Umbilicaria hyperborea*, *Umbilicaria proboscidea*, *Umbilicaria torrefacta*), а также *Melanelia sorediata*, *Melanelia stygia*, *Rhizocarpon badioatrum*, *Rhizocarpon geographicum*, *Rhizocarpon grande*. На базальтах Самарской Луки – *Lobothallia radiosa* [9].

Среди скальных **осадочных сцементированных грунтов** карбонатного состава в первую очередь выделяются лишайники-кальцефилы, связанные с выходами известняков. В Псковской области среди них отмечены: *Circinaria contorta*, *Lathagrium fuscovirens*, *Lecidella stigmatea*, *Lepraria incana*, *Placynthium nigrum*, *Protoblastenia rupestris*, *Verrucaria muralis*, *Verrucaria nigrescens* и др. [7]. Большая часть лишайников рода *Lecidella* предпочитает каменистые карбонатные субстраты, сложенные массивами карбонатных грунтов – известняков, доломитов, мела и мергелей [1].

Для территории Центрального Черноземья на массивах, сложенных известняками, установлено наличие следующих видов лишайников-эпилитов, большая часть из которых является облигатными кальцефилами (рис. 2): *Collema polycarpum*, *Dermatocarpon minutum*, *Lecania erysibe*, *Lecania rabenhorstii*, *Lecanora albescens*, *Lecanora crenulate*, *Lecanora dispersa*, *Lecanora flotviana*, *Lecanora muralis*, *Lecanora perpruinosa*, *Lecanora umbrina*, *Lecidella stigmatea*, *Leproloma vouauxii*, *Lobothallia radiosa*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Phaeophyscia sciastra*, *Physcia caesia*, *Physcia tribacia*, *Placidium lachneum*, *Placynthium nigrum*, *Protoblastenia rupestris*, *Protoparmelia badia*, *Rimularia furvella*, *Rinodina bischoffii*, *Rinodina calcarea*, *Rinodina lecanorina*, *Sarcogyne regularis*, *Staurothele caesia*, *Verrucaria acrotella*, *Verrucaria calciseda*, *Verrucaria fuscella*, *Verrucaria glaucina*, *Verrucaria muralis*, *Verrucaria nigrescent*, *Verrucaria viridula* [12].

Для территории Белоруссии выделены облигатные кальцефилы: *Acarospora sibirica*, *Caloplaca albolutescens*, *Circinaria calcarea*, *Collema subflaccidum*, *Flavoplaca citrina*, *Flavoplaca flavocitrina*, *Lathagrium cristatum*, *Lecania erysibe*, *Lecania sylvestris*, *Placynthium nigrum*, *Polysporina simplex*, *Protoblastenia rupestris*, *Rinodina bischoffii*, *Sarcogyne hypophaea*, *Sarcogyne hypophaeoides*, *Sarcogyne regularis*, *Schaereria fuscocinerea*, *Staurothele drummondii*, *Thelidium minutulum*, *Vario-spora aurantia*, *Verrucaria floerkeana*, *Verrucaria rupestris* [20].

² Ацидофилы – лишайники, предпочитающие кислые субстраты.

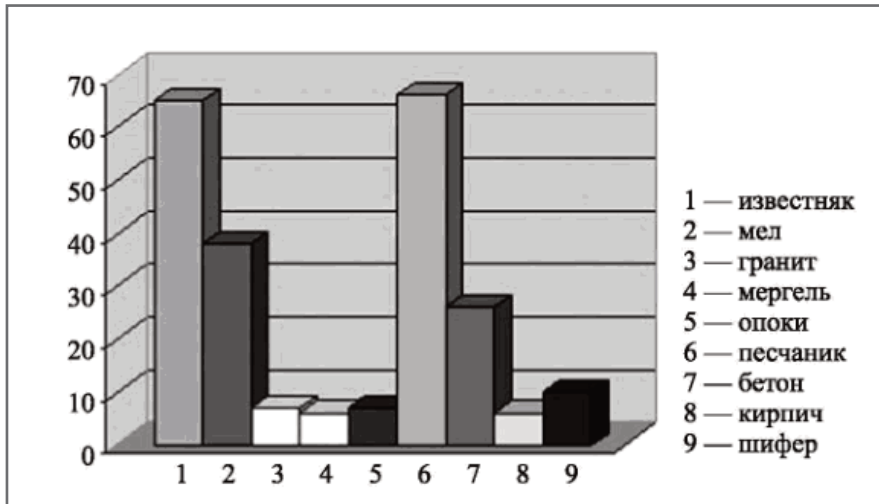


Рис. 2. Количественное распределение видов лишайников-эпилитов Центрального Черноземья [12]

В регионе Самарской Луки на карбонатных породах (известняках, доломитах, мергелях) встречаются эпилиты: *Acarospora cervina*, *Acarospora fuscata*, *Acarospora glaucocarpa*, *Acarospora oligospora*, *Acarospora veronensis*, *Aspicilia calcarea*, *Aspicilia contorta*, *Bacidia arnoldiana*, *Caloplaca aurantia*, *Caloplaca citrina*, *Caloplaca coronata*, *Caloplaca decipiens*, *Caloplaca flavovirescens*, *Caloplaca sinapisperma*, *Caloplaca variabilis*, *Caloplaca vitellinula*, *Candelariella medians*, *Chrysothrix chlorina*, *Clauzadea monticola*, *Collema fuscovirens*, *Collema limosum*, *Dermatocarpon miniatum*, *Diplotomma alboatrum*, *Diplotomma chlorophaeum*, *Endocarpon adsurgens*, *Glypholecia scabra*, *Lecania erysibe*, *Lecania nylanderiana*, *Lecania rabenhorstii*, *Lecania turicensis*, *Lecanora crenulata*, *Lecanora dispersa*, *Lecanora muralis*, *Lecidella patavina*, *Lecidella stigmatea*, *Lepraria lobificans*, *Leptogium lichenoides*, *Leptogium tenuissimum*, *Lobothallia radiosa* (факульт), *Mycobilimbia lirida*, *Mycobilimbia sabuletorum*, *Phaeophyscia sciastra*, *Phaeophyscia caesia*, *Physconia muscigena*, *Placidium rufescens*, *Polychidium muscicola*, *Psora decipiens*, *Rinodina bischoffii*, *Rinodina calcarea*, *Rinodina immersa*, *Rinodina lecanorina*, *Rinodinella controversa*, *Sarcogyne privigna*, *Staurothele areolata*, *Tephromela atra*, *Toninia candida*, *Verrucaria acrotella*, *Verrucaria caerulea*, *Verrucaria calciseda*, *Verrucaria dufourii*, *Verrucaria muralis*, *Verrucaria nigrescens*, *Verrucaria pontica*, *Xanthoria calcicola*, *Xanthoria elegans*, *Xanthoria sorediata* [9].

Выявлены облигатные виды лишайников-эпилитов, развивающиеся на кремнистых грунтах. Например, на массивах Центрального Черноземья, сложенных опоками, найдены *Protobla-*

stena rupestris, *Sarcogyne regularis*, *Verrucaria acrotella*, *Verrucaria caerulea*, *Verrucaria fuscella*, *Verrucaria muralis*, *Verrucaria nigrescent* [12].

Довольно многочисленны лишайники-эпилиты, предпочитающие скальные массивы, сложенные песчаниками. Для ЭГС массивов песчаниковых грунтов Центрального Черноземья установлено наличие видов: *Diploschistes muscorum*, *Diploschistes scruposus*, *Lecania erysibe*, *Lecanora campestris*, *Lecanora cenisea*, *Lecanora crenulata*, *Lecanora dispersa*, *Lecanora frustulosa*, *Lecanora lithophyla*, *Lecanora muralis*, *Lecanora polytropa*, *Lecanora umbrina*, *Lecidea fuscoatra*, *Lecidella anomaloides*, *Lecidella carpathica*, *Lecidella stigmatea*, *Lobothallia alphoplaca*, *Neofuscella pulla*, *Ochrolechia lacteal*, *Parmelia sulcata*, *Parmelia tiliacea*, *Pertusaria rupestris*, *Phaeophyscia ciliate*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia caesia*, *Physcia dubia*, *Physcia tenella*, *Physcia tribacia*, *Placopyrenium trachyticum*, *Pleopsideum flavum*, *Porpidia crustulata*, *Protoblastenia rupestris*, *Ramalina polymorpha*, *Rhizocarpon geographicum*, *Rhizocarpon macrosporum*, *Rinodina milvina*, *Staurothele drummondii*, *Trapelia coaretata*, *Verrucaria fusca*, *Verrucaria fuscella*, *Verrucaria muralis*, *Verrucaria nigrescent* [12].

Среди крупнообломочных грунтов эпилиты развиты на каменных развалах, элювии, коллювии, аллювии и других генетических типах отложений разного минерального состава. Например, на валунах и глыбах из железистых кварцитов (джеспилитов) и железистых сланцев Кривого Рога отмечены преимущественно накипные виды: *Acarospora veronensis*, *Amandinea punctata*, *Caloplaca decipiens*, *Caloplaca saxicola*, *Candelariella aurella*, *Candelariella vitellina*,

Lecanora dispersa, *Lecanora muralis*, *Lecanora straminea*, *Lecanora xanthostoma*, *Lecidea fuscoatra*, *Lepraria incana*, *Phaeophyscia nigricans* (лущ), *Rhizocarpon subgeminatum*, *Rinodina milvina*, *Rinodina pyrura*, *Verrucaria nigrescens* [5]. На известковых осыпях отмечены: *Bilimbia sabuletorum*, *Cladonia chlorophaea*, *Cladonia pocillum*, *Cladonia puxidata*, *Cladonia symphyocarpa*, *Scytinium lichenoides*. На валунах изверженных пород в Карелии – *Parmelia fraudans*., *Parmelia saxatilis*, *Parmelia sulcata*, *Melanelia hepatizon*, *Arctoparmelia centrifuga*, *Umbilicaria deusta*, *Nephroma parile*, *Peltigera malacea*, *Leproloma membranaceum*, *Cladonia gracilis*.

Специфические эпилиты встречаются на мелкодисперсных грунтах – песках (псаммофиты), лессах и глинистых грунтах (пелитофиты). Среди них преобладают уже не накипные формы (как для скальных и крупнообломочных грунтов), а листоватые и кустистые эпилиты, относящиеся к родам *Cladonia* и *Cetraria*.

Напочвенные (эпигейные) лишайники в зависимости от физико-географических условий создают покрытие от 8 до 35%. Например, в Хангайском нагорье (Монголия) для напочвенных лишайников карагановых тырсово-мелкодерновиннозлаковых и мелкодерновиннозлаково-тырсовых степей на каштановых глубококарбонатных песчаных почвах покрытие лишайников для разных лишайносинузий варьировало в пределах 0,3–15%, а для лишайносинузий петрофитноразнотравно-малкодерновинно-злаково-типчаковых степей на каштановых и темно-каштановых бескарбонатных скелетных почвах – в пределах 0,2–1,5% [3]. В целом для Хангайского нагорья характерно преобладание одного вида – *Xanthoparmelia camtschadalis*, являющегося кочующим (то есть не прикрепленным к субстрату) листоватым, с ареалом, охватывающим аридные и полуаридные регионы Северного полушария. Этот вид входит в состав большинства других выявленных там лишайносинузий разных типов ассоциирования. Кроме того, там отмечены жизненные формы хлоролишайников (представляющих симбиоз гриба и зеленой водоросли) с примесью цианолишайников (представляющих симбиоз гриба и цианобактерий, например *Collema minor*, *Heppia lutosa*, *Peltigera rufescens*).

Анализ приуроченности эпилитов к определенным литолого-петрографическим видам грунтов позволил составить их систематику, представленную в таблице.

Таблица 1. Приуроченность лишайников-эпилитов к литолого-петрографическим видам грунтов

Грунты				Лишайники-эпилиты			
Группа	Подгруппа	Тип	Вид	Накипные	Листовые	Кустовые	
Скальные и полускальные	Магматические интрузивные	Силикатные ультраосновные и основные	Дуниты, габбро	Петрофиты:			
				Acarospora fuscata ⁴	Rhizocarpon sp.,	Parmelia sp.,	Stereocaulon alpinum
Caloplaca sp.,	Rhizocarpon geographicum,			Physcia sp.,			
Circinaria sp.,	Rinodina sp.,			Xanthoparmelia sp.,			
Lecanora sp.,	Trapelia sp.,						
Lecidea sp.,	Verrucaria sp.,						
Montanelia sp.,	Verrucaria nigrescens,						
Porpidia sp.,							
Скальные и полускальные	Магматические интрузивные	Силикатные средние и кислые	Граниты, сиениты	Петрофиты:			
				Acarospora admissa,	Porpidia cinereoatra,	Arctoparmelia centrifuga	Alectoria nigricans
				Acarospora fuscata ⁴	Porpidia crustulata ⁵	Arctoparmelia incurve	Bryoria chalybeiformis
				Acarospora umbilicata,	Porpidia macrocarpa,	Collema flaccidum	Cladonia metacorallifera
				Acarospora veronensis	Porpidia sore dizodes,	Pheophyscia sciastra	Stereocaulon alpinum
				Aspicilia cinerea ⁴	Protoparmelia badia,	Physcia caesia ⁴	
				Bacidina inundata,	Lecanora muralis ⁴	Umbilicaria deusta	
				Blastenia crenularia,	Rhizocarpon alpicola Rhizocarpon badioatrum,	Umbilicaria grisea	
				Brianaria sylvicola,	Rhizocarpon copelandii	Umbilicaria leiocarpa	
				Brianaria tuberculata,	Rhizocarpon concentricum	Umbilicaria proboscidea	
				Buellia aethalea	Rhizocarpon distinctum ⁴		
				Buellia badia,	Rhizocarpon. eupetraeoides ³		
				Caeruleum heppii,	Rhizocarpon geminatum		
				Calogaya lobulata,	Rhizocarpon geographicum,		
				Caloplaca chlorina,	Rhizocarpon grande ⁴		
				Caloplaca decipiens	Rhizocarpon hochstetteri,		
				Caloplaca saxicola	Rhizocarpon lavatum ³		
				Candelariella aurella ⁵	Rhizocarpon lecanorinum,		
				Candelariella coralliza,	Rhizocarpon macrosporum		
				Candelariella vitellina ⁴	Rhizocarpon obscuratum,		
				Circinaria contorta,	Rhizocarpon petraeum,		
				Circinaria gibbosa,	Rhizocarpon plicatile		
				Circinaria sphaerothallina,	Rhizocarpon polycarpum,		
				Dimelaena oreina,	Rhizocarpon reductum,		
				Diplotomma epipolium,	Rhizocarpon subgeminatum		
				Endocarpon pusillum	Rhizocarpon subpostumum		
				Hydropunctaria rheitrophila,	Rhizocarpon timdalii,		
				Hypogymnia physodes,	Rhizocarpon viridiatrum,		
				Lecanora crenulate ⁴	Rinodina oxydata,		
				Lecanora dispersa ⁴	Rinodina sp.,		
				Lecanora flotoviana	Rinodina teichophila,		
				Lecanora helicopsis	Schaereria fuscocinerea ⁴		
				Lecanora intricate ⁴	Tephromela armeniaca Trapelia coarctata Trapelia glebulosa,		
				Lecanora polytropa,	Trapelia involuta,		
				Lecanora rupicola	Varicellaria lactea,		
				Lecanora lithophyla,	Verrucaria hydrela		
				Lecidea anomaloides,	Verrucaria madida,		
				Lecidea carpathica,	Verrucaria nigrescens		
				Lecidea confluens ³			
				Leimonis erratica,			
				Lecidea fuscoatra			
				Lecidea inops			
Lepraria neglecta ⁴							
Lobothallia radiosa,							
Micarea lynceola,							
Miriquidica lulensis							
Montanelia sore diata ⁴							
Myriospora rufescens,							
Myriolecis crenulate ⁴							
Myriolecis dispersa ⁴							
Pertusaria corallina							
Phaeophyscia orbicularis							

Таблица 1. Приуроченность лишайников-эпилитов к литолого-петрографическим видам грунтов

Грунты				Лишайники-эпилиты			
Группа	Подгруппа	Тип	Вид	Накшпные	Листовые	Кустовые	
Скальные и полускальные	Осадочные сцементированные	Силикатные	Брекчи, песчаники	Петрофиты:			
				Acarospora badiofusca	Neofuscelia pulla ^{1,4}	Allantoparmelia alpicola	Alectoria nigricans
				Acarospora fuscata ⁴	Rhizocarpon badioatrum	Arctoparmelia centrifuga	Cladonia metacorallifera
				Acarospora veronensis	Rhizocarpon intersitum Ochrolechia lactea ¹	Arctoparmelia incurva	Ephebe hispidula
				Amygdalaria elegantior	Pertusaria rupestris,	Dermatocarpon intestiniforme	Ramalina polymorpha Ramalina pollinaria
				Bellemerea alpina	Phaeophyscia ciliate,	Dermatocarpon miniatum	
				Bellemerea cinereorufescens	Phaeophyscia orbicularis,	Dermatocarpon rivulorum	
				Diploschistes muscorum,	Placopyrenium trachyticum,	Hypogymnia vittata	
				Diploschistes scruposus,	Pleopsidium flavum,	Lobaria scrobiculata	
				Ionaspis cyanocarpa Lecania erysibe,	Porpidia crustulata ⁵	Melanelia stygia	
				Lecanora crenulate ⁴	Protoblastenia rupestris,	Parmelina tiliacea,	
				Lecanora intricata ^{1,4}	Protoparmelia badia	Parmelia saxatilis ⁴	
				Lecanora campestris,	Rhizocarpon alpicola Rhizocarpon geographicum ⁵	Parmelia sulcate,	
				Lecanora cenisea,	Rhizocarpon macrosporum,	Physcia caesia ⁴	
				Lecanora dispersa ⁴	Rinodina milvina,	Physcia dubia,	
				Lecanora frustulosa,	Staurothele drummondii,	Physcia tenella,	
				Lecanora lithophyla,	Tephromela aglae	Physcia tribacia	
				Lecanora muralis ^{1,4}	Trapelia coaretata,	Umbilicaria deusta	
				Lecanora polytropa,	Verrucaria fusca,	Vulpicida pinastri ⁵	
				Lecanora umbrina,	Verrucaria fuscella ⁵		
			Lecidea fuscoatra,	Verrucaria muralis,			
			Lecidea lapicida	Verrucaria nigrescent			
			Lecidella anomaloides,				
			Lecidella carpathica				
			Lecidella scabra				
			Lecidella stigmatea				
			Lepraria incana				
			Lobothallia alphoplaca,				
			Алевролиты, аргиллиты	Петрофиты:			
				Acarospora badiofusca		Allantoparmelia alpicola	
				Acarospora veronensis		Arctoparmelia centrifuga	
				Bellemerea cinereorufescens		Lobaria scrobiculata	
				Dermatocarpon intestiniforme			
Lecanora sp.							
Lecidea sp.							
Rhizocarpon geographicum ⁵							
Tephromela aglae							
Verrucaria fuscella ⁵							
Verrucaria nigrescent ⁵							



Таблица 1. Приуроченность лишайников-эпилитов к литолого-петрографическим видам грунтов

Грунты				Лишайники-эпилиты			
Группа	Подгруппа	Тип	Вид	Накипные	Листовые	Кустовые	
Скальные и полускальные	Осадочные сцементированные	Карбонатные	Мергели	Кальцефиты:			
				Acarospora cervina,	Lecanora muralis ^{1,4}	Collema fuscovirens,	
				Acarospora glaucocarpa,	Lecidella sp.	Collema limosum,	
				Acarospora oligospora,	Lecidella stigmataea,	Collema polycarpon	
				Acarospora veronensis,	Lecidella patavina,	Dermatocarpon miniatum,	
				Aspicilia calcarea,	Lepraria lobificans,	Phaeophyscia caesia,	
				Aspicilia contorta,	Leptogium lichenoides,	Phaeophyscia constipate,	
				Bacidia arnoldiana,	Leptogium tenuissimum,	Phaeophyscia sciastra,	
				Caloplaca aurantia,	Lobothallia radiosa ⁵	Physconia muscigena,	
				Caloplaca citrina,	Mycobilimbia lirida,	Xanthoria calcicola,	
				Caloplaca coronata,	Myxobilimbia sabuletorum,	Xanthoria elegans,	
				Caloplaca decipiens,	Placidium rufescens,	Xanthoria sorediata	
				Caloplaca flavovirescens,	Placynthium nigrum		
				Caloplaca sinapisperma,	Polychidium muscicola		
				Caloplaca variabilis,	Psora decipiens,		
				Caloplaca vitellinula,	Rinodina bischoffii,		
				Candelariella aurella ⁵	Rinodina calcarea,		
				Candelariella medians,	Rinodina immersa,		
				Chrysothrix chlorina,	Rinodina lecanorina,		
				Clauzadea monticola,	Rinodinella controversa,		
				Clauzadeana macula	Sarcogyne privigna,		
				Collema cristatum ⁴	Staurothele areolata,		
				Diplotomma alboatrum,	Tephromela atra,		
				Diplotomma chlorophaeum,	Toninia candida,		
				Endocarpon adsurgens,	Verrucaria acrotella,		
				Endocarpon pusillum,	Verrucaria caerulea,		
				Glypholecia scabra,	Verrucaria calciseda ⁴		
				Lecania erysibe,	Verrucaria dufourii,		
		Lecania nylanderiana,	Verrucaria muralis,				
		Lecania rabenhorstii,	Verrucaria nigrescens ⁴				
		Lecania turicensis,	Verrucaria pontica				
		Lecanora atosulphurea					
				Петрофиты:			
				Lecanora sp.	Allantoparmelia alpicola		
		Lecidea sp.	Arctoparmelia centrifuga				
		Protoblastenia rupestris,					
		Sarcogyne regularis,					
		Verrucaria acrotella,					
		Verrucaria caerulea,					
		Verrucaria fuscella,					
		Verrucaria muralis,					
		Verrucaria nigrescent					
	Кремнистые	Опоки, трепел	Петрофиты:				
				Lecanora sp.	Allantoparmelia alpicola		
				Lecidea sp.	Arctoparmelia centrifuga		
				Protoblastenia rupestris,			
				Sarcogyne regularis,			
				Verrucaria acrotella,			
				Verrucaria caerulea,			
				Verrucaria fuscella,			
		Verrucaria muralis,					
		Verrucaria nigrescent					

Таблица 1. Приуроченность лишайников-эпилитов к литолого-петрографическим видам грунтов

Грунты				Лишайники-эпилиты				
Группа	Под-группа	Тип	Вид	Накипные	Листовые	Кустовые		
							Хазмофиты:	
Дисперсные несвязные Осадочные и вулканогенно-осадочные	Силикатные	Крупнообломочные	Вагунные, глыбовые, щебнистые	Acarospora badiofusca	Lecidea leucothallina	Allantoparmelia alpicola	Peltigera rufescens ⁵	Alectoria sarmentosa Bryocaulon divergens
				Acarospora fuscata ⁴	Lecidea lithophila Lecidea praenubila Lecidea silacea Lithographa tesserrata	Arctoparmelia centrifuga	Physcia caesia	Bryoria chalybeiformis
				Acarospora veronensis	Miriquidica leucophaea	Arctoparmelia incurva	Umbilicaria arctica Umbilicaria aprina	Bryoria nitidula
				Amygdalaria panaeola	Montanelia soredata ⁴	Arctoparmelia separata	Umbilicaria cylindrica	Cladina mitis
				Amygdalaria pelobotryon	Myriolecis crenulate ⁴	Asahinea chrysantha	Umbilicaria decussata Umbilicaria deusta,	Cladonia borealis
				Amygdalaria pelobotryon	Myriolecis dispersa ⁴	Asahinea scholanderi	Umbilicaria grisea	Cladonia botrytis ⁵
				Aspicilia aqutica	Lecanora muralis ^{1,4}	Brodoa atrofusca	Umbilicaria hirsuta	Cladonia cervicornis Cladonia chlorophaea ⁵
				Aspicilia caesiocinerea ¹	Ochrolechia androgyna Ochrolechia lactea ¹	Brodoa intestinifirmis	Umbilicaria hyperborea	Cladina stygia
				Aspicilia cinerea ⁴	Ophioparma ventosa Orphniospora moriopsis	Brodoa oroarctica	Umbilicaria krascheninnikovii	Cladonia coccifera ⁵
				Aspicilia cupreogrisea	Pannaria praetermissa ¹	Collema furfuraceum	Umbilicaria leiocarpa	Cladonia coniocraea ⁵
				Aspicilia laevata	Physcia phaea ⁴	Flavoparmelia soredians	Umbilicaria polyphylla Umbilicaria rigida	Cladonia decorticata Cladonia digitata ⁵
				Aspicilia myrinii	Placopsis sp.	Hypogymnia physodes	Umbilicaria proboscidea	Cladonia deformis ⁵
				Aspicilia simoensis		Hypogymnia subobscura		
				Aspicilia verrucigera				
				Bellemerea alpina	Pleopsidium chlorophanum	Massalonia carnosa	Umbilicaria torrefacta	Cladonia ecmocyna Cladonia fimbriata ⁵
				Bellemerea subsorediza		Melanelia commixta	Umbilicaria vellea	Cladonia gracilis ⁵
				Buellia aethalia	Porpidia albocaerulescens Porpidia cinereoatra ¹ Porpidia flavocaerulescens Porpidia glaucophaea Porpidia macrocarpa Porpidia tuberculosa Prototarmelia badia	Melanelia disjuncta	Xanthoparmelia conspersa ⁴	Cladonia macilenta ⁵
				Buellia ambigua	Prototarmeliopsis macrocyclos ¹	Melanelia hepatizon	Xanthoparmelia somloensis ⁴	Cladonia pyxidata
				Buellia badia	Rhizocarpon alpicola Rhizocarpon cinereonigrum Rhizocarpon distinctum ⁴	Melanelia panniformis	Xanthoparmelia stenophylla	Cladonia rei ⁵
				Buellia stigmatea	Rhizocarpon geographicum	Melanelia stygia Neofuscelia pulla ^{1,4}	Xanthoparmelia verruculifera ⁴	Cladonia uncialis
				Candelariella aurella ⁵	Rhizocarpon grande ⁴	Nephroma arcticum	Xanthoria elegans	Cladonia verticillate ⁵
				Candelariella vitellina ⁴	Rhizocarpon superficiale	Nephroma parile,	Xanthoria parietina	Ephebe lanata
				Carbonea vorticosa	Rhizocarpon umbilicatum	Parmelia fraudans,		Ephebe perspinulosa
				Catolechia wahlenbergii	Rhizoplaca chrysoleuca	Parmelia omphalodes		Flavocetraria cucullata,
				Chrysothrix chlorina	Rhizoplaca melanophthalma	Parmelia saxatilis ⁴		Flavocetraria nivalis
				Diploschistes scruposus	Rhopalospora lugubris	Parmelia skultii		Ochrolechia frigida ¹ Pseudophebe minuscula Stereocaulon arcticum Stereocaulon botryosum ¹ Stereocaulon condensatum Stereocaulon dactylophyllum Stereocaulon depressum Stereocaulon paschale Stereocaulon spathuliferum ¹ Stereocaulon rivulorum Stereocaulon vesuvianum ¹
				Fuscidea mollis	Rimularia impavida	Parmelia sulcata,		
				Halecania alpivaga ²				
				Hymenelia ceracea				
				Hymenelia epulotica				
				Lecanora bicincta				
				Lecanora campestris				
				Lecanora chlorophaeoides				
				Lecanora dispersa ⁴				
				Lecanora intricata ⁴				
Lecanora marginata								
Lecanora polytropa								
Lecanora valesiaca ¹								
Lecidea athrocarpoides								
Lecidea atrobrunnea								
Lepraria neglecta ⁴								
Lecidea inops								
Lecidea lapicida								

Таблица 1. Приуроченность лишайников-эпилитов к литолого-петрографическим видам грунтов

Грунты				Лишайники-эпилиты				
Группа	Подгруппа	Тип	Вид	Накшпные	Листовые	Кустовые		
Дисперсные несвязные	Осадочные и вулканогенно-осадочные	Карбонатные	Крупнообломочные Вадунные, глыбовые, щебнистые	Кальцефитные хазмофиты:				
				Acarospora badiofusca		Collema polycarpon	Cladonia acuminata Cladonia chlorophaea ⁴ Cladonia pocillum ⁴	
				Bilimbia sabuletorum ⁴		Xanthoria elegans	Cladonia pyxidate ⁴	
				Clauzadeana macula			Cladonia symphylicarpa ⁴	
				Collema cristatum ⁴				
				Lecidella sp.				
				Pannaria leucophaea				
				Placynthium nigrum				
		Scytinium lichenoides ⁴						
		Псаммофиты:						
		Diploschistes muscorum	Lecidea uliginosa, Placynthiella uliginosa, Trapeliopsis granulosa	Flavocetraria cucullata Flavocetraria nivalis Peltigera didactyla	Baeomyces roseus, Cetraria ericetorum ¹ Cetraria islandica ¹ Cetraria laevigata ¹ Cladonia amaurocraea, Cladonia arbuscula, Cladonia cariosa, Cladonia cenotea Cladonia cervicornis, Cladonia coccifera, Cladonia coniocraea, Cladonia cornuta Cladonia deformis Cladonia gracilis Cladonia rangiferina Cladonia stellaris, Cladonia stricta, Cladonia stygia Flavocetraria cucullata, Stereocaulon glareosum Stereocaulon paschal			
		Пелитофиты:						
		Diploschistes muscorum		Xanthoria parietina,	Cladonia deformis			
		Physcia hispida, Physcia adscendens, Ramalina farinacea						
	Пелитофиты:							
	Baeomyces carneus		Xanthoria parietina	Cladonia amaurocraea, Cladonia arbuscula, Cladonia cariosa, Cladonia cervicornis, Cladonia coccifera, Cladonia coniocraea, Cladonia deformis Cladonia stellaris				
	Baeomyces roseus							
	Baeomyces fufus							
	Торфяные							
	Baeomyces fufus		Peltigera malacea	Cetraria nigricans				
	Icmadophila ericetorum, Lecidea granulosa			Cladonia gracilis				
	Дисперсные связные	Осадочные и вулканогенно-осадочные	Полиминеральные	Лесовые	Пелитофиты:			
					Пелитофиты:			
					Baeomyces fufus		Peltigera malacea	Cetraria nigricans

Таблица 1. Приуроченность лишайников-эпилитов к литолого-петрографическим видам грунтов

Грунты				Лишайники-эпилиты		
Группа	Подгруппа	Тип	Вид	Накипные	Листовые	Кустовые
Дисперсные связные	Осадочные и вулканогенно-осадочные	Полиминеральные	Почвы	Эпигейды:		
				Aspicilia aqutica	Aspicilia esculenta	Alectoria nigricans Alectoria ochroleuca Baeomyces roseus
				Baeomyces carneus	Cetraria sepincola ¹	Baeomyces fufus
				Baeomyces placophyllus	Cornicularia steppae	Bryocaulon divergens
				Catolechia wahlenbergii	Hypogymnia physodes	Bryoria nitidula
				Diploschistes scruposus	Hypogymnia subobscura	Bryoria simplicior
				Lecanora polytropa	Hypogymnia vittata	Cetraria aculeata
				Lecidea uliginosa,	Parmelia omphalodes	Cetraria ericetorum
				Ochrolechia tartarea	Parmelia russolea	Cetraria islandica
				Ophioparma ventosa	Parmelia vagans	Cetraria nigricans
				Ramalina polymorpha	Parmeliopsis ambigua	Cetraria odontella
				Ramalina strepsilis	Peltigera didactyla,	Cetrariella delisei
					Peltigera horizontalis	Cladina mitis
					Peltigera scabrosa	Cladonia amaurocraea,
					Psoroma hypnorum	Cladonia arbuscula,
					Umbilicaria cylindrica	Cladonia borealis
					Vulpicida pinastri ⁵	Cladonia cariosa,
					Xanthoparmelia camtschadalis	Cladonia cervicornis,
						Cladonia chlorophaea
						Cladonia coccifera,
						Cladonia coniocraea,
						Cladonia cornuta
						Cladonia deformis
						Cladonia digitata
						Cladonia ecmocyna
						Cladonia grayi
						Cladonia pleurota
						Cladonia stellaris,
						Sphaerophorus fragilis
						Sphaerophorus globosus
						Stereocaulon alpinum Stereocaulon arcticum
						Stereocaulon condensatum Stereocaulon dactylophyllum
		Stereocaulon glareosum Stereocaulon incrustatum				
		Stereocaulon paschale Stereocaulon rivulorum Stereocaulon saxatile ¹ Thamnolia vermicularis				

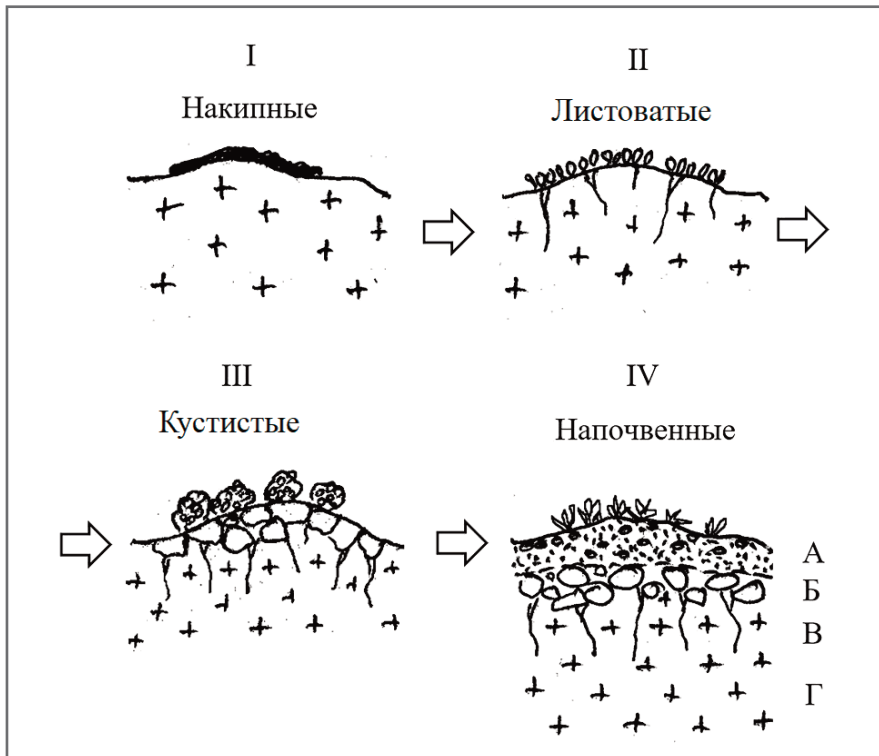


Рис. 3. Схема смены сукцессий лишайников-эпилитов при биогенном выветривании скальных горных пород (составил В.А. Королев): I–IV – стадии сукцессий; зоны выветривания: А – дисперсная, почва; Б – обломочная; В – трещинная; Г – материнская порода

Вследствие этого эпилиты составляют важный ресурс питания для многих беспозвоночных и позвоночных животных. Например, в зоне тундры широко распространены бабочки-лишайницы (*Eilema*) – представители обширного рода чешуекрылых, питающихся и развивающихся на лишайниках. Для северного оленя основной кормовой базой является ягель, или «олений мох», представленный преимущественно эпилитными лишайниками рода кладония (*Cladonia rangiferina* и др.).

Важную роль в ЭГС эпилиты выполняют, создавая среду обитания беспозвоночных (клещей, ногохвосток, насекомых и др.) и позвоночных (пресмыкающихся, птиц, грызунов) животных.

Геодинамическая функция в ЭГС

Лишайники-эпилиты являются активными агентами биологического выветривания любых горных пород. При этом биогенное выветривание горных пород происходит стадийно, в соответствии со сменой сукцессий и очередностью развития накипных, листоватых, а затем и кустистых форм, ведущих к формированию трещинной, обломочной и дисперсной зон коры выветривания (рис. 3).

Лишайники-эпилиты и особенно эпигейные лишайники являются важ-

ными участниками процесса почвообразования. Среди представителей микробного мира лишайники считаются наиболее вероятными первыми в истории Земли организмами-гумификаторами, способствовавшими накоплению гуминовых веществ в значимых количествах.

Наряду с этим напочвенные лишайники формируют биологические почвенные корки (БПК), которые усложняют их структуру и повышают эффективность использования биотой солнечной энергии, других ресурсов. БПК предохраняет почву от ветровой и водной эрозии, влияет на гидротермический режим сообщества, прорастание семян, закрепление растений.

Многие накипные эпилиты являются маркерами «возраста» геологических процессов (извержений, обвалов, каменных лавин и т. п.) за последние 10 тыс. лет. На этом основана лишенохронология.

Геохимическая функция в ЭГС

Лишайники-эпилиты участвуют в геохимическом круговороте веществ, потребляя (фиксируя) из воздуха, воды и горных пород одни вещества и выделяя другие. За счет этого они могут формировать определенные типы агрессивности среды, влияющие на выветри-

вание и геохимические процессы, обуславливая специфические биогеохимические барьеры.

Напочвенные лишайники активно влияют на геохимические процессы в почвах. Часть первичной продукции БПК отмирает и разлагается, обогащая почву органическими и минеральными веществами, включаемыми в геохимический круговорот сообщества. Представленные в нем цианобактерии, например нередкий в степях Монголии вид *Nostoc commune* и цианолишайники таких родов, как *Collema*, *Heppia*, *Peltigera*, и др., способны фиксировать азот атмосферы, соединения которого в конечном счете попадают в почву.

Установлено, что лишайники служат значимым источником аминокислот, спиртов, кислот и сахаров, которые под воздействием атмосферных осадков могут поступать в почву и участвовать в процессе гумификации. Наибольший интерес представляют пельтигеровые цианолишайники, поскольку содержание гумусовых предшественников в них в несколько раз выше, чем в леканоровых видах [10].

В целом для лишайников родов *Peltigera*, *Lobaria*, *Platismatia*, *Parmelia*, *Cetraria* отмечена значительная вариабельность по содержанию аминокислот в талломах: минимальные и максимальные значения отличаются на порядок. В среднем количество белковых аминокислот составило около 100 миллиграмм на грамм сухой массы таллома, свободных аминокислот – до 2 мг/г [18].

Наряду с этим лишайники-эпилиты играют большую роль в обеспечении ферментативной активности грунтов. Одними из основных ее видов для лишайников является уреазная и каталазная активность. Известно, что каталаза долгое время сохраняет свою активность и стабильность даже в условиях, неблагоприятных для жизнедеятельности эпилитов благодаря иммобилизации с хитин-глюкановым комплексом (ХГК) «клеточной стенки» таллома лишайника [2]. Внутриклеточные ферменты, в том числе каталаза, представляют собой коллоидные частицы и входят в состав клеточной стенки микобионта. Изменение структуры клеточной стенки эпилитов (потеря влаги, набухание и др.) влияют на активность фермента и скорость ферментативных реакций. Активность фермента во времени зависит от содержания воды в слоевище эпилита. Потеря влаги при длительном хранении значительно снижает активность фермента, а незначительное сни-

жение влажности при сезонной изменчивости повышает каталитическую активность фермента и является защитной реакцией лишайников на стресс.

В целом лишайники содержат много различных ферментов – амилазу, инвертазу, уреазу, каталазу, лихеназу и др., в том числе и ферменты внеклеточного действия. Активность ферментов, участвующих в обмене веществ и находящихся в микобионте лишайников, неодинакова. Она зависит от их видовых особенностей. Уреазная активность у лишайников весьма значительна. Например, у *Cladonia verticillata* 75% уреазной активности сосредоточено в фикобионте. Богаты лишайники и витаминами, в числе которых аскорбиновая и никотиновая кислоты, биотин, цианокобаламин и др.

ЛИШАЙНИКИ-ЭПИМАТЕРИАЛЫ В ТЕХНОГЕННЫХ ЭГС

Наряду с лишайниками-эпилитами, использующими природные субстраты из горных пород, не меньшее значение имеют и такие лишайники, которые развиваются на поверхностях различных материалов антропогенного происхождения (древесины (эпиксильные лишайники), кирпича, бетона, отделочного камня, шифера, асбеста и т. д.) инженерных сооружений в техногенных эколого-геологических системах, которые можно назвать *лишайниками-эпиматериалами*. Иногда их называют *нитрофильными лишайниками* [15].

Они выступают агентами биоповреждения строительных материалов и конструкций. За счет их жизнедеятельности происходит разрушение строительных материалов с образованием черных и цветных пленок, пятен, питтинга, корочек и налетов, поверхностной эрозии, с изменением цвета материала, повышением его пористости, размягчением наружного слоя облицовки и т. д. [13]. Известны случаи разрушения зданий из-за их биокоррозии лишайниками. Лишайники поражают скульптуры и памятники, надгробия, историко-архитектурные объекты, каменные парапеты, крыши зданий и т. д. Общий ущерб от разрушения строительных материалов и конструкций лишайниками-биодеструкторами огромен.

Приуроченность лишайников-эпиматериалов к определенным техногенным субстратам пока изучена недостаточно, как недостаточно выявлена и в целом роль лишайников-эпилитов и лишайников-эпиматериалов в техногенных ЭГС. Тем не менее уже сейчас можно обозна-



Рис. 4. Лишайник вида *Xanthoria candelaris* на деревянном настиле (Соловки) [11]



Рис. 5. Повреждение шифера лишайниками [13]

чить тесную взаимосвязь некоторых лишайников с различными техногенными материалами.

Например, выделены лишайники, селящиеся на обработанной древесине и деревянных конструкциях (рис. 4). Это *эпиксильные лишайники* – лишайники, поселяющиеся на обнаженной или обработанной древесине. Обычно эта подгруппа близка к лишайникам, которые растут на коре деревьев, почве, иногда на скалах [19]. Среди них выделяются накипные (*Biatora*, *Imtadophila*, *Lecanora*, *Ochrolechia*, *Psora*, *Pertusaria*), листоватые (*Hypogymnia*, *Xanthoria*, *Parmelia*, *Parmeliopsis*, *Physcia*, *Lobaria*, *Nephroma*, *Cetraria*) и кустистые (*Cladonia*, *Evernia*, *Usnea*, *Ramalina*, *Anaptychia*) роды.

Обнаружены лишайники-эпиматериалы, использующие в качестве субстратов бетон и бетонные конструкции.

К ним относятся: *Lecanora crenulate*, *Lecanora dispersa*, *Lecanora hagenii*, *Lecanora umbrina*, *Phaeophyscia ciliate*, *Phaeophyscia nigricans*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia caesia*, *Physcia tenella*, *Physconia distorta*, *Rinodina bischoffii*, *Sarcogyne hypophaea*, *Verrucaria muralis*, *Xanthoparmelia somloensis*, *Xanthoria fallax*, *Xanthoria ulophyllodes* [12, 20].

На поверхности кирпича и кирпичных сооружений селятся лишайники *Acarospora sibirica*, *Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Sarcogyne regularis*, *Verrucaria muralis*, *Xanthoria candelaria*, *Xanthoria elegans*, *Xanthoria parietina* [12, 20].

На поверхности шифера и шиферных крыш селятся *Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia nigricans*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia dubia*, *Toninia sedifolia* [12], *Caloplaca sp.*, *Xanthoria sp.* [15] (рис. 5, 6). Исследования шифера на

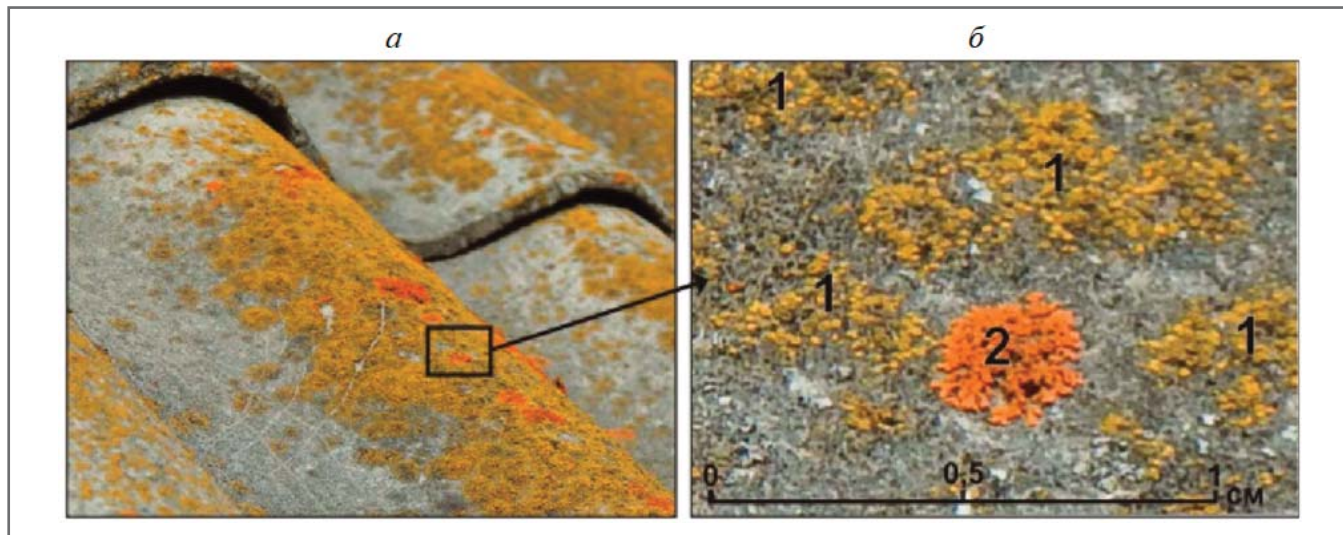


Рис. 6. Лишайники родов *Caloplaca* sp. (а) и *Xanthoria* sp. (б) на шифере в г. Горно-Алтайске [15]

крышах г. Горно-Алтайска показало, что его пораженность лишайниками *Caloplaca* sp. четко обусловлена очагами выпадения пыли от котельных, работающих на угле [15].

Еще больше видов лишайников обнаружено на исторических каменных сооружениях. Например, на каменном субстрате антропогенного происхождения (каменных строительных кладках, крепостных стенах, мостовых и др.) в Псковской области обнаружено 29 видов лишайников. Среди них отмечено 13 видов облигатных эпилитов: *Calogaya decipiens*, *Flavoplaca citrina*, *Caloplaca saxicola*, *Candelariella aurella*, *Lecania erysibe*, *Lecanora cenisia*, *Lecanora umbrina*, *Lecidella anomaloides*, *Verrucaria muralis*, *Verrucaria nigrescens*, *Physcia caesia*, *Myriolecis crenulata*, *Myriolecis dispersa* [7].

Например, на «белокаменных» известняковых древних крепостях Пскова и Изборска выявлены *Acarospora glaucocarpa*, *Diplotomma alboatrum*, *Enchylium tenax*, *Lemphollemma dispansum*, *Myriolecis albescens* [7].

Наиболее широкое развитие лишайники-эпиматериалы имеют на поверхностях материалов древних и исторических сооружений – храмов, церквей, монастырей, крепостей, замков и т. п., относящихся к техногенным эколого-геологическим системам (рис. 7). Например, доминирующий эпилитный вид лишайника на территории поселка Соловецкий – *Xanthoria elegans*. Именно этот вид определяет цветовую гамму каменных стен Соловецкого монастыря. В начальной стадии роста этот вид образует правильные розетки, которые в дальнейшем разрастаются, в центральной части образуется зона выпадения,

внутри которой появляются новые талломы. Отдельные талломы сливаются, образуя сплошное покрытие красно-оранжевого цвета. На отдельных валунах на северной стене Соловецкого монастыря можно проследить, как новые талломы образуются по направлению дождевых стоков, формируя полосы из лишайниковых розеток. Наиболее обильно этот вид развивается в нижней и средней части стены. Это связано с условиями увлажнения.

О негативном влиянии лишайников на исторические инженерные сооружения и памятники было известно давно. Например, в отчете лондонского Общества строительных наук за 1928 г. указывались многочисленные случаи размягчения слоя камня под лишайниками [13]. В обследовании скульптуры дома Бецкого в г. Санкт-Петербурге было установлено, что серо-черная биопленка, покрывающая отдельные участки травертина, состоит преимущественно из мелких сливающихся слоевищ накипных лишайников, разрушающих субстрат.

Мониторинг состояния мраморных надгробий в г. Санкт-Петербурге позволил проследить развитие лишайников в течение продолжительного времени (рис. 8). Вначале на поверхности мрамора появляются накипные лишайники в виде отдельных черных точек, которые затем разрастаются до островков, постепенно увеличивающихся и смыкающихся друг с другом. К ним примешиваются водоросли, образующие совместно с лишайниками темный покров, крепко связанный с мрамором, трудно отделяющийся при отмывке и дающий черно-зеленую воду. Поверх накипных лишайников и рядом с ними

появляются и другие, более крупные, – листоватые лишайники (*Xanthoria parietina* и др.), представляющие собой покров, более высокий по своему рельефу и более яркий по окраске [13].

Наиболее агрессивна так называемая *эндолитическая разновидность* лишайников, способных расти вглубь каменного материала. При этом наиболее опасны быстрорастущие лишайники, например, кустистые виды. Проникновение лишайников вглубь материала может достигать 10 мм и более.

В процессах лишайниковой деструкции строительного камня участвуют как механический, так и химический факторы, но преобладает последний. Химическое воздействие на каменные и другие материалы обусловлено выделением лишайниками органических кислот (гуминовой, леканоровой и др.) и ферментов, получаемых из органических остатков и разрушающих материал. Проникнув в толщу строительного камня, они способствуют расширению трещин. Лишайники легко впитывают и легко теряют атмосферную воду. Периодическое изменение объема тела лишайника в зависимости от погодных условий приводит к дополнительным механическим напряжениям на поверхности и в микротрещинах камня, что в конечном счете приводит к его постепенному разрушению. Этот эффект усиливается в осенний и весенний периоды, когда происходит многократное циклическое замерзание и оттаивание воды.

Лишайники-эпиматериалы черного цвета, наиболее устойчивые к воздействию ультрафиолетового излучения, могут приводить к возникновению температурных механических напряжений в поверхностных слоях камня. Механи-



Рис. 7. Накипной лишайник-эпиматериал вида *Xanthoria elegans* на каменной кладке Соловецкого монастыря (2009 г., фото С.Д. Балыковой)



Рис. 8. Лишайники на памятниках [13]

ческое разрушение строительного камня усиливается за счет химической ферментативной активности. Было обнаружено, что лишайники способны выделять не только углекислоту и органические кислоты, характерные для грибов, но и специфические «лишайниковые» кислоты. Последние могут быть основной причиной химического разрушения строительного камня (ГОСТ Р 70005-2022) [6].

Для предупреждения разрушения строительных конструкций лишайниками согласно ГОСТ Р 70005-2022 необходимо проводить периодический (не реже двух раз в год – в весенний и осенний периоды) осмотр каменных (из природного и искусственного камня) строительных конструкций и элементов декора, а при обнаружении удалять (счищать) их с поверхности материала и выполнять биоцидную обработку поверхности каменной конструкции [6].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ►

Таким образом, выполненный анализ позволяет сделать следующие выводы:

1. Лишайники-эпилиты являются важнейшими компонентами эколого-геологических систем, обуславливающими сложные взаимосвязи между абиотическими и биотическими составляющими в ЭГС.

2. Разработана систематика лишайников-эпилитов по их взаимосвязи с определенными литолого-петрографическими типами грунтов.

3. Обнаруживается приуроченность накипных форм эпилитов к скальным грунтам магматического, метаморфического и осадочного генезиса, тогда как листоватые и кустистые формы больше тяготеют к дисперсным осадочным грунтам.

4. Эпигейные лишайники должны рассматриваться как разновидность лишайников-эпилитов.

5. Выявлена эколого-геологическая роль эпилитов в ЭГС и в формировании экологических функций литосферы – ресурсной, геодинамической и геохимической.

6. Выделены специфические лишайники-эпиматериалы, субстратом для которых служат техногенные материалы строительных и инженерных конструкций разного состава, играющие существенную роль в техногенных ЭГС.

Автор выражает благодарность старшему научному сотруднику кафедры инженерной и экологической геологии МГУ С.Д. Балыковой за предоставленные полевые фотографии лишайников-эпилитов. Работа выполнена в рамках государственной тематики Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова «Эколого-геологические системы: структура, многообразие, систематика и их анализ» (раздел 0110 (для тем по госзаданию), номер 5-4-2021, номер ЦИТИС 121042200089-3). и

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ ►

1. Андреев М.П. Эпилитные лецидеоидные лишайники России // Автореф. дисс... д.б.н. СПб.: Ботанич. ин-т им. В.Л. Комарова РАН, 2004. 24 с.
2. Бойцова Т.А., Паламарчук И.А., Бровко О.С., Вальчук Н.А., Слобода А.А., Жильцов Д.В. К вопросу о каталазной активности лишайников // Успехи современного естествознания. 2017. № 11. С. 7–11. URL: <https://natural-sciences.ru/ru/article/view?id=36573> (дата последнего обращения: 25.04.2023).
3. Бязров Л.Г., Мартынова Е.Ф., Медведев Л.Н. Ногохвостки (Collembola) в лишайниковых синузиях Хангая (МНР) // Бюллетень МОИП. Отдел. биологический. 1976. Т. 81. № 3. С. 66–73.
4. Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., Кузнецова Е.С. Лишайники на камнях. Ключевская группа вулканов: краткий полевой определитель. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2011. 21 с.
5. Головенко Е.А., Коршиков И.И. Особенности лишайной флоры гранитных и железорудных карьерно-отвалных комплексов Криворожья // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 4 (5). С. 994–999.
6. ГОСТ Р 70005-2022. Сохранение объектов культурного наследия от биопоражений. Классификация, методы защиты и ликвидации последствий. Общие требования. М.: Российский ин-т стандартизации, 2022. 50 с.
7. Истомина Н.Б., Лихачева О.В. К изучению эпилитных лишайников Псковской области // Программа и тезисы докладов Международной конференции «Лишайники: от молекул до экосистем», г. Сыктывкар, 9–12 сентября 2019 г. С. 44–46.
8. Королёв В.А. Взаимосвязь литолого-петрографического состава грунтов и видового разнообразия лишайников-эпилитов в эколого-геологических системах // Ломоносовские чтения – 2023. Секция «Инженерная и экологическая геология». М.: МГУ, 2023. URL: <https://conf.msu.ru/rus/event/8033/>.
9. Корчиков Е.С. Лишайники и лишайничевые грибы Самарской Луки // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. 2010. № 4 (78). С. 165–177.
10. Кубик О.С., Шамрикова Е.В., Заварзина А.Г. Растворимые органические соединения в различных видах лишайников // Программа и тезисы докладов Международной конференции «Лишайники: от молекул до экосистем», г. Сыктывкар, 9–12 сентября 2019 г. С. 50–51.
11. Лихенофлора поселка Соловецкий и его окрестностей // Lichenhouse.narod.ru. URL: <http://www.lichenhouse.narod.ru/29/2/1.htm>. Дата последнего обращения: 19.02.2023.
12. Мучник Е.Э. Лишайники каменистых субстратов Центрального Черноземья // Новости систематики низших растений. СПб., 2005. Т. 38. С. 251–260.
13. Поверхностные дефекты. Лишайники. 2008–2020 // Stone2art.ru. URL: <https://www.stone2art.ru/поверхностные-дефекты/Lishajniki>. Дата последнего обращения: 18.02.2023.
14. Погодина Е.В., Гришмина Е.Л. Лишайники на кварцевом песчанике в долине р. Усьва и на хребте Рудянский Спой // Вестник ПГГПУ. Сер. № 2. Физико-математические и естественные науки. Биология. 2013. С. 25–31.
15. Робертус Ю.В., Рихванов Л.П., Ситникова В.А., Савенко К.С., Большунова Т.С. Элементный состав лишайника на шифере как биоиндикатор загрязнения атмосферы агломерации г. Горно-Алтайска // Известия Томского политехнического университета. Инжиниринг георесурсов. 2018. Т. 329. № 4. С. 70–78.
16. Седельникова Н.В. Лишайники – индикаторы горных пород // Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 35–40.
17. Сони́на А.В. Экологические и субстратные характеристики эпилитной группы лишайников на северо-западе России // Программа и тезисы докладов Международной конференции «Лишайники: от молекул до экосистем», г. Сыктывкар, 9–12 сентября 2019 г. С. 86–87.
18. Табаленкова Г.Н., Захожий И.Г., Головкин Т.К. Аминокислотный и элементный состав лишайников // Программа и тезисы докладов Международной конференции «Лишайники: от молекул до экосистем», г. Сыктывкар, 9–12 сентября 2019 г. С. 91–92.
19. Фендюр Л.М., Галица В.В. Классификация лишайников в зависимости от систематического положения микобионта и экологических условий // Вісник Запорізького державного університету. № 3. 2002. С. 1–6. URL: <https://web.znu.edu.ua/herald/issues/archive/articles/2809.pdf>.
20. Цуриков А.Г. Предварительные сведения об эпилитных лишайниках Беларуси // Вестн. Оренбургск. гос. педагог. ун-та. 2021. № 2 (38). С. 71–85. DOI: 10.32516/2303-9922.2021.38.6. URL: https://www.elibrary.ru/download/elibrary_46263536_87822701.pdf. Дата последнего обращения: 23.02.2023.
21. Belnap J., Lange O.L. (eds.). Biological soil crusts: structure, function, and management. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. 503 p.

REFERENCES ►

1. Andreev M.P. Epilithic leciideoid lichens of Russia // Avtoref. disS... d.b.n. SPb.: Botanich. in-t im. V.L. Komarova RAN, 2004. 24 s. (in Rus.).
2. Boitsova T.A., Palamarchuk I.A., Brovko O.S., Val'chuk N.A., Sloboda A.A., Zhil'tsov D.V. K voprosu o katalaznoi aktivnosti lishainikov [On the issue of catalase activity of lichens] // Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya. 2017. № 11. S. 7–11. URL: <https://natural-sciences.ru/ru/article/view?id=36573> (data poslednego obrashcheniya: 25.04.2023) (in Rus.).

3. Byazrov L.G., Martynova E.F., Medvedev L.N. Nogokhvostki (Collembola) v lishainikovykh sinuziyakh Khangaya (MNR) [Springtails (Collembola) in the lichen synusia of Khangai (MPR)] // Byulleten' MOIP. Otdel. biologicheskii. 1976. T. 81. № 3. S. 66–73 (in Rus.).
4. Gimel'brant D.E., Stepanchikova I.S., Kuznetsova E.S. Lishainiki na kamnyakh. Klyuchevskaya gruppa vulkanov: kratkii polevoi opredelitel' [Lichens on rocks. Klyuchevskaya group of volcanoes: a brief field guide.]. Petropavlovsk-Kamchatskii: Kamchatpress, 2011. 21 s. (in Rus.).
5. Golovenko E.A., Korshikov I.I. Osobennosti likhenflory granitnykh i zhelezorudnykh kar'erno-otval'nykh kompleksov Krivorozh'ya [Peculiarities of lichen flora of granite and iron ore dump complexes of Krivoy Rog] // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk. 2015. T. 17. № 4 (5). S. 994–999 (in Rus.).
6. GOST R 70005-2022. Sokhranenie ob"ektov kul'turnogo naslediya ot bioporazhenii. Klassifikatsiya, metody zashchity i likvidatsii posledstviy. Obshchie trebovaniya [GOST R 70005-2022. Preservation of cultural heritage objects against biological damage. Classification, methods of protection and elimination of consequences. General requirements]. M.: Rossiiskii in-t standartizatsii, 2022. 50 s. (in Rus.).
7. Istomina N.B., Likhacheva O.V. K izucheniyu ehpilitnykh lishainikov Pskovskoi oblasti [On the study of epilithic lichens in the Pskov region] // Programma i tezisy dokladov Mezhdunarodnoi konferentsii «Lishainiki: ot molekul do ehkosisteM», g. Syktyvkar, 9–12 sentyabrya 2019 g. S. 44–46 (in Rus.).
8. Korolev V.A. Vzaimosvyaz' litologo-petrograficheskogo sostava gruntov i vidovogo raznoobraziya lishainikov-ehpilitov v ehkologo-geologicheskikh sistemakh [Relationship between the lithological-petrographic composition of grounds and the species diversity of epilithic lichens in ecological-geological systems] // Lomonosovskie chteniya – 2023. Sektsiya «Inzhenernaya i ehkologicheskaya geologiYA». M.: MGU, 2023. URL: <https://conf.msu.ru/rus/event/8033/> (in Rus.).
9. Korchikov E.S. Lishainiki i nelikhenizirovannye griby Samarskoi Luki [Lichens and non-lichenized fungi of Samarskaya Luka] // Vestnik SaMGU. Estestvennonauchnaya seriya. 2010. № 4 (78). S. 165–177 (in Rus.).
10. Kubik O.S., Shamrikova E.V., Zavarzina A.G. Rastvorimye organicheskie soedineniya v razlichnykh vidakh lishainikov [Soluble organic compounds in various lichen species] // Programma i tezisy dokladov Mezhdunarodnoi konferentsii «Lishainiki: ot molekul do ehkosisteM», g. Syktyvkar, 9–12 sentyabrya 2019 g. S. 50–51 (in Rus.).
11. Likhenoflora poselka Solovetskii i ego okrestnostei [Lichen flora of the village of Solovetsky and its environs] // Lichenhouse.narod.ru. URL: <http://www.lichenhouse.narod.ru/29/2/1.htm>. Data poslednego obrashchenniya: 19.02.2023 (in Rus.).
12. Muchnik E.Eh. Lishainiki kamenistykh substratov Tsentral'nogo Chernozem'ya [Lichens of stony substrates of the Central Chernozem region] // Novosti sistematiki nizshikh rastenii. SPb., 2005. T. 38. S. 251–260 (in Rus.).
13. Poverkhnostnye defekty. Lishainiki. 2008–2020 [Surface defects. Lichens. 2008–2020] // Stone2art.ru. URL: <https://www.stone2art.ru/poverkhnostnye-defekty/lishajniki>. Data poslednego obrashchenniya: 18.02.2023 (in Rus.).
14. Pogudina E.V., Grishmna E.L. Lishainiki na kvartsevom peschanike v doline r. Us'va i na khrebtie Rudyanskii Spoi [Lichens on quartz sandstones in the valley of the Usva river and on the Rudyansky Spoi ridge] // Vestnik PGGPU. Ser. № 2. Fiziko-matematicheskie i estestvennye nauki. Biologiya. 2013. S. 25–31 (in Rus.).
15. Robertus YU.V., Rikhvanov L.P., Sitnikova V.A., Savenko K.S., Bol'shunova T.S. Ehlementnyi sostav lishainika na shifere kak bioindikator zagryazneniya atmosfery aglomeratsii g. Gorno-Altayskaya [Elemental composition of lichen on slate as a bioindicator of atmospheric pollution in the Gorno-Altaysk agglomeration] // Izvestiya Tomskogo politekhnicheskogo universiteta. Inzhiniring georesursov. 2018. T. 329. № 4. S. 70–78 (in Rus.).
16. Sedel'nikova N.V. Lishainiki – indikatory gornyykh porod [Lichens are indicators of rocks and soils] // Netraditsionnye metody v issledovaniyakh rastitel'nosti Sibiri. Novosibirsk: Nauka, 1982. S. 35–40 (in Rus.).
17. Sonina A.V. Ehkologicheskie i substratnye kharakteristiki ehpilitnoi gruppy lishainikov na severo-zapade Rossii [Ecological and substrate characteristics of the epilithic group of lichens in the North-West of Russia] // Programma i tezisy dokladov Mezhdunarodnoi konferentsii «Lishainiki: ot molekul do ehkosisteM», g. Syktyvkar, 9–12 sentyabrya 2019 g. S. 86–87 (in Rus.).
18. Tabalenkova G.N., Zakhzhii I.G., Golovko T.K. Aminokislotnyi i ehlementnyi sostav lishainikov [Amino acid and elemental composition of lichens] // Programma i tezisy dokladov Mezhdunarodnoi konferentsii «Lishainiki: ot molekul do ehkosisteM», g. Syktyvkar, 9–12 sentyabrya 2019 g. S. 91–92 (in Rus.).
19. Fendyr L.M., Galitsa V.V. Klassifikatsiya lishainikov v zavisimosti ot sistemacheskogo polozheniya mikobionta i ehkologicheskikh uslovii [Classification of lichens depending on the systematic position of the mycobiont and environmental conditions] // Visnik Zaporiz'kogo derzhavnogo universitetu. № 3. 2002. S. 1–6. URL: <https://web.znu.edu.ua/herald/issues/archive/articles/2809.pdf> (in Rus.).
20. Tsurikov A.G. Predvaritel'nye svedeniya ob ehpilitnykh lishainikakh Belarusi [Preliminary information about epilithic lichens in Belarus] // Vestn. Orenburgsk. gos. pedagog. un-ta. 2021. № 2 (38). S. 71–85. DOI: 10.32516/2303-9922.2021.38.6. URL: https://www.elibrary.ru/download/elibrary_46263536_87822701.pdf. Data poslednego obrashchenniya: 23.02.2023 (in Rus.).
21. Belnap J., Lange O.L. (eds.). Biological soil crusts: structure, function, and management. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. 503 p.