

НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ЛИШАЙНИКОВ КАРЕЛИИ

М. А. ФАДЕЕВА

Институт леса Карельского научного центра РАН

Во флоре лишайников Карелии выявлены 114 неморальных видов. Приводятся данные по их распространению на территории республики в целом и по биогеографическим провинциям Восточной Фенноскандии. Выявлены отличия в характере распределения неморальных видов лишайников на территории Карелии. Обсуждаются вопросы времени проникновения, пути миграции видов в регионе.

M. A. FADEEVA. NEMORAL SPECIES IN THE LICHEN FLORA OF KARELIA

The lichen flora of Karelia is known to comprise 114 nemoral species. Data on their distribution in the republic at large and among biogeographical provinces of East Fennoscandia are provided. Distinctions were found in the patterns of nemoral lichen species distribution across Karelia. Problems of the time of arrival and migration pathways of the species in the region are discussed.

Географический анализ региональных лишайнофлор дает ключ к познанию исторических закономерностей становления лишайнофлоры в целом, позволяет установить генезис, пути миграции компонентов флоры (видов), дополняет и уточняет сложную и многоплановую картину формирования растительного покрова Земли.

Территория Карелии почти целиком лежит в подзонах средней и северной тайги, и лишь по юго-западному побережью Онежского озера в пределах Вепской национальной волости, а также на крайнем юго-западе республики в Северном Приладожье, находятся небольшие по площади и давно трансформированные человеком изолированные фрагменты южной тайги (Растительность..., 1980; Юрковская, 1993). Наличие этих фрагментов предполагает присутствие южных форм лишайников, анализ распространения которых в регионе в целом и является целью настоящей работы.

Во флоре лишайников Карелии на сегодня выявлены 1104 видов и подвидов лишайников (лихенизированных грибов), лишайнофильных

грибов и нелихенизированных грибов, изучаемых лишайнологами и приводимых в лишайнологических списках (Фадеева и др. 1997, с дополнениями). В составе лишайнофлоры выделены следующие географические элементы: бореальный, неморальный, неморально-степной, арктогорный, гипоарктогорный, горный и мультizonальный. Особый интерес представляют неморальные виды, являющиеся свидетелями существования некогда обширной транспалеарктической зоны широколиственных лесов. Во флоре лишайников Карелии к неморальному элементу нами отнесены 114 видов (10,3% от общего числа видов во флоре), которые мы объединили в 8 ареалогических групп: европейскую, европейско-американскую, европейско-американо-африканскую, евразийскую, евразийско-африканскую, евразийско-американскую, голарктическую и мультирегиональную. Распространение неморальных видов в 9 биогеографических провинциях Восточной Фенноскандии, относящихся к Карелии: K1 - Карелия ладожская, K01 - Карелия олонечская, K0n - Карелия

онежская, Kton – Карелия трансонежская, Kb – Карелия северная, Крос – Карелия поморская западная, Кпор – Карелия поморская восточная,

Ks – Куусамо, Kk – Карелия керетская (по: Mela, Cajander, 1906) и принадлежность их к ареалогическим группам представлены в табл. 1.

Таблица 1. Распределение неморальных видов лишайников Карелии по биогеографическим провинциям и ареалогическим группам

Вид лишайника	Ареалогическая группа	Биогеографическая провинция									
		Kl	Kol	Kon	Kton	Kb	Крос	Кпор	Ks	Kk	
<i>Arthonia leucopellaea</i> (Ach.) Almq.	E			+							
<i>Pertusaria coronata</i> (Ach.) Th. Fr.	E			+							+
<i>Arthonia punctiformis</i> Ach.	EAM	+	+	+						+	
<i>Cyphelium sessile</i> (Pers.) Trevis.	EAM										+
<i>Arthonia mediella</i> Nyl.	EAM	+		+			+				
<i>Eopurenula leucoplaca</i> (Wallr.) R. C. Harris	EAM	+		+							
<i>Phlyctis argena</i> (Spreng.) Flot.	EAM	+		+	+						
<i>Rinodina polyspora</i> Th. Fr.	EAM	+		+							
<i>Pseudosagedia aenea</i> (Wallr.) Hafellner & Kalb.	EAM	+									
<i>Acrocordia cavata</i> (Ach.) R. C. Harris.	EAM			+							
<i>Arthonia vinosa</i> Leight.	EAM			+							
<i>Biatora albohyalina</i> (Nyl.) Bagl. & Carestia	EAM				+						
<i>Leptorhaphis atomaria</i> (Ach.) Szatala	EAM							+			
<i>Bacidina arnoldiana</i> (Körb.) V. Wirth & Vězda	EAMAF										+
<i>Arthonia ruana</i> A. Massal.	EAS	+	+	+							
<i>Pertusaria hemisphaerica</i> (Flörke) Erichsen	EAS	+		+	+						
<i>Gyalecta ulmi</i> (Sw.) Zahlbr.	EAS	+									
<i>Lecanora glabrata</i> (Ach.) Malme	EAS	+									
<i>Lecanora leptyroides</i> (Nyl.) Degel.	EAS	+									
<i>Candelariella reflexa</i> (Nyl.) Lettau	EAS		+								
<i>Arthonia helvola</i> (Nyl.) Nyl.	EAS			+							
<i>Arthopyrenia grisea</i> (Schleich. ex Schaer.) Körb.	EAS			+			+				
<i>Anaptychia ciliaris</i> (L.) Körb.	EASAF	+	+	+							
<i>Physconia distorta</i> (With.) J. R. Laundon	EASAF	+	+	+	+						
<i>Parmelina tiliacea</i> (Hoffm.) Hale	EASAF	+									
<i>Phaeophyscia endococcina</i> (Körb.) Moberg	EASAM	+								+	+
<i>Phaeophyscia nigricans</i> (Flörke) Moberg	EASAM	+								+	+
<i>Lecidea erythrophaea</i> Flörke ex Sommerf.	EASAM	+		+	+			+			+
<i>Physcia stellaris</i> (L.) Nyl.	EASAM	+	+	+	+	+	+				+
<i>Gyalecta truncigena</i> (Ach.) Hepp	EASAM			+							+
<i>Biatora efflorescens</i> (Hedl.) Räsänen non cons.	EASAM	+	+	+	+						
<i>Neofuscelia loxodes</i> (Nyl.) Essl.	EASAM	+									
<i>Bacidina assulata</i> (Körb.) S. Ekman	EASAM			+							
<i>Gyalecta flotowii</i> Körb.	EASAM			+							
<i>Nephroma isidiosum</i> (Nyl.) Gyeln.	EASAM			+							

Вид лишайника	Ареологи- ческая группа	Биогеографическая провинция									
		Kl	Kol	Kon	Kton	Kb	Крос	Кпор	Ks	Kk	
<i>Sticta wrightii</i> Tuck.	EASAM			+							
<i>Strigula stigmatella</i> (Ach.) R. C. Harris	EASAM			+							
<i>Phaeophyscia ciliata</i> (Hoffm.) Moberg	GA	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	GA	+	+	+	+		+			+	+
<i>Melanelia exasperata</i> (De Not.) Essl.	GA	+		+	+					+	+
<i>Physconia detersa</i> (Nyl.) Poelt	GA	+	+	+						+	
<i>Physconia enteroxantha</i> (Nyl.) Poelt	GA	+	+	+						+	
<i>Leptogium teretiusculum</i> (Wallr.) Arnold	GA	+		+	+					+	
<i>Pertusaria amara</i> (Ach.) Nyl.	GA	+		+	+		+			+	
<i>Sclerophora coniophaea</i> (Norman) J. Mattsson & Middelb.	GA	+		+						+	
<i>Arthopyrenia analepta</i> (Ach.) A. Massal.	GA	+								+	
+ <i>Phaeocalicium populneum</i> (Brond. ex Duby) A.F.W. Schmidt	GA										+
<i>Arthrosporum populorum</i> A. Massal.	GA	+		+							+
<i>Phaeophyscia orbicularis</i> (Neck.) Moberg	GA	+	+	+	+	+			+		
<i>Ochrolechia arborea</i> (Kreyer) Almb.	GA			+				+	+		
<i>Arthonia didyma</i> Körb.	GA	+		+							
<i>Lecanora expallens</i> Ach.	GA	+		+							
<i>Melanelia subargentifera</i> (Nyl.) Essl.	GA	+		+							
<i>Pertusaria carneopallida</i> (Nyl.) Anzi in Nylander	GA	+		+							
<i>Collema fragrans</i> (Sm.) Ach.	GA	+									
<i>Lecanora sambuci</i> (Pers.) Nyl.	GA	+									
<i>Neofuscelia verruculifera</i> (Nyl.) Essl.	GA	+									
<i>Bacidia incompta</i> (Borrer ex Hook.) Anzi	GA	+									
<i>Catillaria nigroclavata</i> (Nyl.) Schuler	GA	+									
<i>Collema subnigrescens</i> Degel.	GA				+						
<i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.	MR	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Physcia aipolia</i> (Ehrh. ex Humb.) Fürm.	MR	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Caloplaca flavorubescens</i> (Huds.) J. R. Laundon	MR	+		+				+	+	+	+
<i>Lobaria scrobiculata</i> (Scop.) DC.	MR	+		+				+	+	+	+
<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach.	MR	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Xanthoria polycarpa</i> (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber	MR	+		+	+			+	+	+	+
<i>Ramalina pollinaria</i> (Westr.) Ach.	MR	+		+			+			+	+
<i>Pertusaria coccodes</i> (Ach.) Nyl.	MR	+						+		+	+
<i>Catinaria atropurpurea</i> (Schaer.) Vězda & Poelt	MR			+			+			+	+
<i>Candelariella xanthostigma</i> (Ach.) Lettau	MR	+	+	+	+					+	
<i>Heterodermia speciosa</i> (Wulfen) Trevis.	MR	+	+	+						+	

Вид лишайника	Ареалогическая группа	Биогеографическая провинция									
		Kl	Kol	Kon	Kton	Kb	Крос	Кпор	Ks	Kk	
<i>Opegrapha varia</i> Pers.	MR	+	+	+						+	
<i>Parmeliella triptophylla</i> (Ach.) Müll.Arg.	MR	+	+	+			+			+	
<i>Physconia perisidiosa</i> (Erichsen) Moberg	MR	+	+	+						+	
* <i>Chaenothecopsis pusilla</i> (Ach.) Schmidt	MR	+	+	+			+			+	
<i>Caloplaca chrysodeta</i> (Vain. ex Räsänen) Domb.	MR	+		+	+					+	
<i>Lecanora allophana</i> Nyl.	MR	+		+	+		+			+	
<i>Leptogium cyanescens</i> (Rabenh.) Körb.	MR	+		+			+			+	
<i>Naetrocymbe punctiformis</i> (Pers.) R. C. Harris	MR	+		+						+	
<i>Collema nigrescens</i> (Huds.) DC.	MR									+	
<i>Physcia tenella</i> (Scop.) DC.	MR	+	+	+			+			+	
<i>Arthonia radiata</i> (Pers.) Ach.	MR	+		+	+	+	+			+	
<i>Collema furfuraceum</i> (Arnold) Du Rietz	MR	+		+	+					+	
<i>Melanelia fuliginosa</i> (Fr. ex Duby) Essl.	MR	+		+						+	
<i>Pertusaria leuoplaca</i> DC.	MR	+		+	+					+	
<i>Psilolechia lucida</i> (Ach.) M.Choisy	MR	+		+						+	
<i>Psilolechia clavulifera</i> (Nyl.) Coppins	MR			+						+	
<i>Calicium lenticulare</i> Ach.	MR									+	
<i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H.Olivier	MR			+			+	+			
<i>Arthonia spadicea</i> Leight.	MR	+	+	+							
<i>Cetrelia olivetorum</i> (Nyl.) W. L. Culb. & C. F. Culb.	MR	+	+	+			+	+			
<i>Lecanora carpinea</i> (L.) Vain.	MR	+	+		+						
<i>Opegrapha vulgata</i> Ach.	MR	+	+								
<i>Bacidia rubella</i> (Hoffm.) A. Massal.	MR	+		+							
<i>Calicium adpersum</i> Pers.	MR	+		+							
<i>Graphis scripta</i> (L.) Ach.	MR	+		+							
<i>Lecanora albella</i> (Pers.) Ach.	MR	+		+							
<i>Lecanora chlarotera</i> Nyl.	MR	+		+			+				
<i>Menegazzia terebrata</i> (Hoffm.) A. Massal.	MR	+		+							
<i>Opegrapha atra</i> Pers.	MR	+		+							
<i>Opegrapha rufescens</i> Pers.	MR	+		+							
<i>Ramalina sinensis</i> Jatta	MR	+		+	+						
<i>Rinodina pyrina</i> (Ach.) Arnold	MR	+		+							
<i>Arthonia dispersa</i> (Schrad.) Nyl.	MR	+									
<i>Candelaria concolor</i> (Dicks.) Stein	MR	+									
<i>Lepraria lobificans</i> Nyl.	MR	+									
<i>Ramalina fraxinea</i> (L.) Ach.	MR	+									
<i>Ochrolechia pallescens</i> (L.) A. Massal.	MR		+	+	+		+				

Вид лишайника	Ареалогическая группа	Биогеографическая провинция								
		Kl	Kol	Kon	Kton	Kb	Крос	Крог	Ks	Kk
<i>Pachyphale fagicola</i> (Hepp) Zwackh	MR		+	+				+		
<i>Xanthoria fallax</i> (Hepp) Arnold	MR		+							
<i>Chaenotheca hispidula</i> (Ach.) Zahlbr.	MR			+						
<i>Lecanora argentata</i> (Ach.) Malme	MR			+	+					
<i>Lecanora rugosella</i> Zahlbr.	MR			+						
<i>Pertusaria albescens</i> (Huds.) M. Choisy & Werner in Werner	MR			+						

Примечание: E – европейская, EAM – европейско-американская, EAMAF – европейско-американо-африканская, EAS – евразийская, EASAF – евразийско-африканская, EASAM – евразийско-американская, GA – голарктическая, MR – мультирегиональная.

+ – нелихенизированный гриб, * – лихенофильный гриб

Европейское распространение показывают 2 вида (1,8% флоры) – *Arthonia leucopellaea* и *Pertusaria coronata*. Оба они являются редкими в Карелии и известны из 1-2 точек каждый. Обнаруженный совсем недавно в России вид *Arthonia leucopellaea* впервые был собран в Республике Коми, где он также является редким и обитает на коре ели в заболоченных еловых лесах (Пыстина, 2003). В Карелии вид известен из южной части с территории заповедника «Кивач», где встречается редко на коре ольхи в заболоченных ольшаниках (Херманссон и др., 2002).

Pertusaria coronata – вид с плохо известным в России распространением. Он также встречается в Республике Коми и в Карелии, в последней был обнаружен на коре старых осин в приречном елово-осиновом лесу на о. Кереть в Белом море (Гимельбрант и др., 2001в) и в заповеднике «Кивач» (Херманссон и др., 2002), в котором вид очень редок. Согласно Т. Н. Пыстиной (2003), в Республике Коми оба вышеуказанных вида находятся на восточной границе распространения.

Европейско-американское распространение имеют 11 неморальных видов (9,6%). Только два из них – *Arthonia punctiformis* и вид-паразит *Cupheliium sessile* – продвинулись до северных границ Карелии, при этом последний вид был обнаружен совсем недавно на крайнем северо-востоке республики в двух расположенных в непосредственной близости местонахождениях (Гимельбрант и др., 2001б). Распространение остальных 9 видов ограничивается 2-3 наиболее южными биогеографическими провинциями Карелии.

Один вид (0,9% флоры) с европейско-американо-африканским распространением – *Bacidina arnoldiana* – встречается преимущест-

венно в Центральной, Восточной и Юго-Восточной Европе, тяготея к Средиземноморью. В Африке распространение вида ограничено Алжиром (Голубкова, 2003). В Северной Европе вид заходит в Южную Скандинавию, отсутствует в Финляндии (Santesson et al., 2004). В южных и западных частях ареала широко известный как эпифит широколиственных пород деревьев и эпилит на известняках и силикатных горных породах (Wirth, 1987). В Карелии этот вид в своем единственном местонахождении в северной провинции Ks приурочен к скалам. Он был обнаружен на знаменитых выходах доломитов Рускеакаллио на северном берегу оз. Паанаярви, известных как место концентрации других редких в регионе кальцефильных видов, как лишайников (*Lobaria scrobiculata*, *Physconia enteroxantha*, *Physconia perisidiosa* и др., по: Halonen, 1993), так и сосудистых растений (Кузнецов, Кравченко, 2003а).

Евразийская группа лишайников представлена 8 видами (7%). В Карелии их распространение в основном ограничено крайним югом, и долгое время они были известны по единичным находкам. Вероятно, речь здесь идет о недостаточной изученности этих видов в Карелии, поскольку в последние годы, отмеченные активизацией работ по инвентаризации лихенофлор охраняемых природных территорий, некоторые виды из данной группы обнаружены в новых местах, в том числе, в новых провинциях. Например, *Lecanora leptyroides* была собрана в зоологическом заказнике «Кижский» (Kon) (Фадеева, 2000), *Pertusaria hemisphaerica* – в национальном парке «Водлозерский» (Kton) (Лапшин, Осипов, 2001) и в заповеднике «Кивач» (Kon) (Херманссон и др., 2002).

В то же время такой вид, как *Arthopyrenia grisea* с рябиной, ольхой серой, на коре которых обитает, доходит до провинции Petsamo, расположенной на северо-западе Мурманской области (Домбровская, 1970). Можно предположить, что и другие евразийские неморалы распространены в Карелии более широко.

Евразийско-африканских видов в составе неморального элемента всего три (2,6%) – *Anaptychia ciliaris*, *Parmelina tiliacea* и *Physconia distorta*. Из них наиболее обычен последний вид, особенно в южной части республики в провинциях Kl, Kop, Kol и Kton, где он нередко встречается на коре лиственных пород деревьев, прежде всего, осины. На остальной территории Карелии *P. distorta* пока не обнаружен, хотя в соседней Финляндии доходит на севере до провинции Ks, на этих же широтах найден в Мурманской области.

Крайне редкий в Карелии вид *Parmelina tiliacea* является по V. Räsänen (1939), приморским реликтом, вероятно, появившимся и закрепившимся в составе лишенофлоры в то время, когда Балтийское и Белое моря соединялись через систему крупных и в настоящее время пресноводных озер. Он известен только из окрестностей г. Сортавала с о. Палосаари в Ладожском озере (Räsänen, 1939), где на отвесных стенах южного склона скалы Рускеариутта был обнаружен в 1929 К. Linkola, после чего собирался только дважды (последний раз – в 1939 г., см: Oksanen, Vitikainen, 1999). Вид приводится также для о. Валаам (Душак, 1988), однако гербарными сборами это указание не подтверждено. Н. В. Седельникова (2001) на основании приуроченности *P. tiliacea* к «рефугиальной полосе» (по Окснеру, 1946), состоящей, фактически, из разобщенных частей ареала в Европе (до Пиренеев и Карпат на востоке), на Дальнем Востоке и в Сибири, считает его реликтом тургайской мезофитной флоры.

Anaptychia ciliaris в республике встречается в трех самых южных провинциях (Kl, Kol и Kop). Лишь в первой из них вид не является редким, заселяет самые разные субстраты – кору лиственных (осина, рябина, клен остролиственный), реже хвойных (можжевельник) пород деревьев, прибрежные скалы (диабазы, диориты). При продвижении на север и на восток становится редким и уже приурочен преимущественно к осине. Анализируя распространение в Карелии *A. ciliaris* и других неморалов, следует отметить, что северное Приладожье с его локально более мягким океаническим климатом (Романов, 1961), разнообразием местообитаний и субстратов, в частности, наличием выходов

хорошо прогреваемых кальцийсодержащих скал (Oksanen, Vitikainen, 1999), наиболее богато в республике редкими неморальными видами (*Anaptychia ciliaris*, *Calicium adpersum*, *Caloplaca chrysodeta*, *Cetrelia olivetorum*, *Heterodermia speciosa*, *Gyalecta ulmi*, *Melanelia fuliginosa*, *Menegazzia terebrata*, *Ramalina fraxinea*, *R. sinensis* и др.).

В неморальной флоре Карелии виды с широким – евразийско-американским, голарктическим и мультирегиональным – распространением составляют подавляющее большинство – 89 видов (78,1%). Экологически это наиболее пластичные виды, освоившие широкий спектр субстратов – биотопов. На территории Карелии и во всей Восточной Фенноскандии они встречаются на коре, преимущественно лиственных деревьев, в коренных, но и во вторичных, появившихся на месте сплошных рубок, лесах (которые также можно считать антропогенными местообитаниями), на выходах на дневную поверхность как содержащих кальций, так и силикатных коренных пород. Однако, существуют и исключения. Евразийско-американский вид – *Sticta wrightii* известен у нас по нескольким очень старым (середины XIX века) сборам из одного единственного местонахождения – п-ова Пертнаволоок на Пертозере в южной Карелии, где он произрастал на тенистых замшелых скалах. При повторном обследовании нами в 2000 г. этого пункта, вид не был обнаружен. Ближайшая географически находка сделана недалеко от г. Вологда. В России вид известен еще с Урала, из Сибири, с Дальнего Востока, Курильских островов (Блум, 1975), за пределами России – из Германии (Gams, 1967), Юго-Восточной Азии (Япония и Северная Корея) (Kashiwadani et al., 1996, 2002), Северной Америки (Esslinger, Egan, 1995). Согласно Н. Gams (1967) *S. wrightii* является американским видом (основная часть ареала находится в Северной Америке), в Европе имеется несколько изолированных местонахождений вида, хотя указания на некоторые из них вызывают у автора сомнения (возможно, они относятся к другому близкому виду – *S. nylanderiana*). В действительности, у *S. wrightii*, вероятно, имеет место сильная регрессия первичного ареала в связи с его стенопотностью (крайней уязвимостью к изменению местообитаний). Так, карельское местонахождение на п-ве Пертнаволоок недавно было нарушено сильным пожаром, вызванным рыбаками или отдыхающими местными жителями. Вероятно, в последние десятилетия пожары здесь происходят постоянно.

Анализ распространения неморальных видов на территории Карелии (табл. 1), показал, что они сконцентрированы в северном Приладожье (K1), в Прионежье (Kon) и в районе оз. Паанаярви (Ks). Это связано не только с природными особенностями (в том числе, с наиболее богатым в республике набором субстратов, сравнительно мягким климатом и др.), но и с хорошей изученностью этих провинций. Последнее, впрочем, также вызвано повышенным разнообразием лишайников, включая неморалы, так как флористически богатые, с необычным набором видов территории всегда вызвали особый интерес ботаников.

Проанализировав распределение неморальных видов в данном секторе Голарктики, мы выделили три типа конфигурации северных частей их ареалов. Первый тип присущ видам, встречающимся во всей лесной зоне, включая лесотундру Кольского п-ва, второй – показывают виды, не выходящие за пределы Полярного круга (доходят на севере до хорошо изученного р-на оз. Паанаярви, расположенного в нескольких десятках километров южнее Полярного круга), и третий – демонстрируют виды, приуроченные в Карелии лишь к самым южным ее провинциям. Вероятно, существует еще один естественный рубеж в распространении неморальных видов лишайников, связанный с границей средней и северной подзон тайги, проходящей по широте оз. Сегозеро. Эта граница между подзонами хорошо маркируется на основе как геоботанических (Яковлев, Воронова, 1959; Растительность..., 1980; Юрковская, 1993 и др.), так и флористических данных (Гнатюк и др., 2003). В лишайнологическом отношении центральная часть Карелии изучена крайне слабо, инвентаризационные исследования здесь только начались (Фадеева, 2001), что не позволило нам наметить этот вероятный рубеж даже предварительно.

На всей территории Карелии распространены в основном виды с обширными ареалами – мультирегиональные и голарктические. Виды более узкой локализации, в большинстве своем доходят в Карелии до северной провинции Ks, реже, ограничиваются в своем распространении самыми южными провинциями. Многие теплолюбивые виды, являющиеся в центральных частях своих ареалов эпифитами, в Карелии заселяют наиболее благоприятные богатые биотопы и субстраты. *Gyalecta geonica*, например, распространенный в Европе от Средиземного моря до Южной Скандинавии, в центральной ее части (Германия) является эпифитом старых лиственных деревьев с корой от субнейтральной до

слабокислой (Gams, 1967), в Фенноскандии (Santesson et al., 2004) он уже встречается в основном как эпифит на кальцийсодержащих скалах, а в Карелии известен исключительно, как эпифит.

Изменение экологической приуроченности видов при движении от центра к периферическим частям их ареалов отмечалось ранее Т. В. Макрый (1990).

Неморальные виды сосредоточены в южных провинциях Карелии и на ее северо-западе в провинции Куусамо. Южные местонахождения имеют «живую» связь со встречающимися здесь и в настоящее время южнотаежными растительными сообществами. Северные местонахождения неморальных видов, особенно эпифитов лиственных пород, вероятно, связаны с хорошей сохранностью в этом районе коренных еловых лесов (что в явилось одной из основных причин учреждения здесь национального парка «Паанаярви»), к которым они часто приурочены. Во время климатического оптимума голоцена, когда границы растительных зон сдвинулись на сотни километров севернее по сравнению с нынешними: в состав господствовавших тогда в регионе еловых лесов, вероятно, входили широколиственные породы, к которым неморальные виды приурочены. В атлантический период, наиболее теплый в позднеледниковье, на севере Карелии в районе оз. Паанаярви, где сейчас господствует северная тайга, были распространены среднетаежные лесные сообщества (Елина, Кузнецов, 2003). В этом временном срезе в спектрах пыльцевых диаграмм из данного района появляется пыльца *Tilia cordata*, видов рода *Ulmus*, *Corylus avellana*, первые два могли присутствовать в древостое в качестве примеси, лещина – в подлеске. В живом напочвенном покрове тогда встречались травянистые спутники широколиственных древесных пород, некоторые из которых и сейчас присутствуют в составе флоры сосудистых растений (Кравченко, Кузнецов, 2003а). Велика вероятность того, что именно в атлантический период проникли в связи с благоприятным макро- и микроклиматом (из-за большого числа защищенных от северных ветров ущелий с хорошо прогреваемыми крутыми или отвесными склонами южной экспозиции, широким распространением пород карбонатного и основного состава) многие другие неморальные виды и закрепились здесь в качестве климатических реликтов голоцена.

Неморалы представляют собой группу видов, имеющих разный генезис, что прослеживается при анализе систематического спектра данного географического элемента (табл. 2).

Таблица 2. Систематический спектр неморальных видов лишайников Карелии

Семейство	Число видов	Род	Число видов	Семейство	Число видов	Род	Число видов
Arthoniaceae	14	Arthonia	10	Coniocybaceae	2	Chaenotheca	1
		Opegrapha	4			Sclerophora	1
Lecanoraceae	10	Lecanora	10	Mycocaliciaceae	2	Chaenothecopsis	1
						Phaeocalicium	1
Pertusariaceae	9	Ochrolechia	2	Catillariaceae	1	Catillaria	1
		Pertusaria	7				
Physciaceae	16	Anaptychia	1	Graphidaceae	1	Graphis	1
		Heterodermia	1				
		Phaeophyscia	4				
		Physcia	4				
		Physconia	4				
		Rinodina	2				
Parmeliaceae	10	Cetrelia	1	Lecidiaceae	1	lecidea	1
		Evernia	1				
		Melanelia	3				
		Menegazzia	1				
		Neofuscelia	2				
		Parmelina	1				
Bacidiaceae	8	Arthrosporium	1	Monoblastaceae	1	Acrocordia	1
		Atinaria	1				
		Bacidia	2				
		Bacidina	2				
		Biatora	2				
Collembaceae	6	Collema	4	Naetrocymbaceae	1	Naetrocymbe	1
		Leptogium	2				
Ramalinaceae	4	Ramalina	4	Nephromataceae	1	Nephroma	1
Gyalectaceae	4	Gyalecta	3	Pannariaceae	1	parmeliella	1
		Pachyphyale	1				
Teloschistaceae	4	Caloplaca	2	Phlyctidaceae	1	Phlyctis	1
		Xanthoria	2				
Caliciaceae	3	Calicium	2	Семейство не определено	1	Lepraria	1
		Cyphelium	1	Trichotheliaceae	1	Pseudosagedia	1
Candelariaceae	3	Candelaria	1				
		Candelariella	2				
Lobariaceae	3	Lobaria	2	Strigulaceae	1	Strigula	1
		Sticta	1				
Arthopyreniaceae	2	Arthopyrenia	2	Dacampiaceae	1	Eopyrenula	1
Micareaeae	2	Psilolechia	2	Всего		114 видов	

Выявленные во флоре Карелии неморальные виды принадлежат 28 семействам, 53 родам. Наиболее богаты видами семейства Physciaceae (16 видов), Arthoniaceae (14), Parmeliaceae (10), Lecanoraceae (10), Pertusariaceae (9), Collembaceae (6) и входящие в эти семейства (без Parmeliaceae) роды *Arthonia* (10), *Lecanora* (10), *Pertusaria* (7), *Collema* (4) вида). Нужно сказать, что Parmeliaceae, Lecanoraceae, Physciaceae входят в первую десятку семейств, определяющих бореальный характер флор лишайников хвойнолесной области Голарктики. Можно с определенной долей уверенности предположить, что и флора лишайников Каре-

лии, территория которой относится к Северо-Европейской провинции Евразийской таежной области (Геоботаническое районирование..., 1989) имеет бореальный характер.

Некоторые неморальные представители леканоровых и пармелиевых, подвергшиеся сильной бореализации, широко распространены в таежной зоне Европейского Севера. Род *Evernia*, например, относится к группе древнейших тургайских родов (Окснер, 1946) и возникновение исходных форм этого рода может нисходить к верхнему мелу (Флоровская, 1952, цит. по: Голубкова, 1983).

Неморальный представитель рода *Evernia prunastri* встречается практически на всей территории Швеции (хотя на севере становится редким), Норвегии и Финляндии (Santesson et al., 2004). В то же время, в Мурманской области вид известен по не более чем двум десяткам находок, в основном в южной половине Кольского полуострова, и подлежит биологическому надзору (Красная., 2003). В Карелии найден в большинстве провинций, но при продвижении к северу встречается все реже, преимущественно в старых хвойных и хвойно-лиственных лесах, на коре ели и ив. Еще более широко распространен представитель Леканоровых *Lecanora allophana*, доходящий преимущественно с осиной до северных рубежей Фенноскандии.

Семейства Arthoniaceae, Pertusariaceae и Collemataceae обычно не занимают ведущие позиции в бореальных лесных флорах. В то же время Пертузариевые являются характерными для флор теплоумеренных и субтропических областей Голарктики (Макрый, 1990; Журбенко, 1992; Седельникова, 2003 и др.). В субтропических и тропических областях Северного полушария распространены также представители Артониевых и Бацидиевых, роль которых уменьшается к северу (Окснер, 1968). Средиземноморье и приокеанические районы Европы являются одним из центров интенсивного видообразования коллем (Голубкова, 1983).

Неморальные виды, имеющие разный генезис, и в Карелии (в условиях средней и северной тайги) ведут себя по-разному. Представители указанных выше четырех семейств встречаются преимущественно в южных районах республики, где являются редкими и обитают на коре старых лиственных деревьев в спелых хвойно-лиственных и хвойных, часто заболоченных лесах. Однако и среди тропогенных форм имеются такие виды, как, например, *Pertusaria amara*, которые активно участвуют в формировании эпифитных лишеносинузий в таежных лесах Европейского Севера, с высоким проективным покрытием встречаясь на стволах осин, реже, берез, рябин, покрывая большие площади стволов.

Распространение средиземноморского по происхождению вида *Collema nigrescens* в Карелии представляет особый ботанико-географический интерес. В Карелии этот вид мультирегионального распространения указывался для провинций K1, Kop и Ks (Фадеева и др. 1997), но только для последней из них определение вида подтверждено (T. Ahti, pers. comm.). Он найден на смежной территории в пределах той же са-

мой провинции Ks – в Мурманской области, где это тоже единственное место находки (Красная., 2003), и в Финляндии, где *C. nigrescens* встречается в примыкающей с юго-запада к Ks провинции Obo, простирающейся до побережья Ботнического залива Балтийского моря, и на крайнем юго-западе страны (Santesson et al., 2004). В приатлантических районах Южной Швеции и Норвегии вид более обычен, собирався в десятках точек. В то же время в Ленинградской области он отсутствует (Red..., 1998). Данными о распространении *C. nigrescens* на территории Архангельской области мы не располагаем. Далее, на северо-востоке европейской части (в Республике Коми), *C. nigrescens* также является редким видом, обитает на коре осины и ивы в условиях повышенной влажности, встречаясь в средней и южной тайге в пойменных лесах (Пыстина, 2003). Автор считает, что многие неморальные виды могут проникать далеко на север по поймам рек. Такой путь распространения лишайников в северном направлении по более теплым речным долинам представляется вероятным и для лишайников Карелии.

Анализируя пути распространения неморальных видов сосудистых растений в Прибеломорье, А. В. Кравченко и О. Л. Кузнецов (2003б), ссылаясь на работу А. Н. Бекетова конца XIX века, делают вывод, что эти виды, скорее всего, проникают в регион по берегам водоемов и водотоков. Хотя Белое море являлось обычно непреодолимой физической преградой при расселении видов, в то же время, благодаря отепляющему эффекту водных масс, его берега служили важным биогеографическим коридором для расселения термофильных видов в западном и северо-западном направлениях.

В последние столетия движение южных видов в северном направлении все более связано с расселением и расширяющейся хозяйственной деятельностью человека. Целый ряд видов появился на территории Карелии, двигаясь за человеком. Сведение коренных хвойных лесов, на смену которым пришли лиственные насаждения, благоприятнее всего отразилось на представителях Фисциевых, Телосхистовых и некоторых др. Такие виды как, *Phaeophyscia orbicularias*, *Physcia adscendens*, *P. aipolia*, *P. stellaris*, *P. tenella* широко распространились с лиственными породами деревьев, прежде всего с осинкой, во вторичных лесах в древостоях, сформировавшихся на месте гарей и сельхозугодий.

В группе неморалов довольно много нитрофильных видов, предпочитающих антропоген-

ные местообитания. Одни из них к настоящему времени обнаружены в единичных пунктах на юге Карелии, как, например, *Xanthoria fallax*, найденный в условиях города (Poelt, Petutschnig, 1992). Другие, как антропо- и орнитофильный вид *X. polycarpa*, обычный в населенных пунктах на коре различных культивируемых хвойных и лиственных видов деревьев, часто обнаруживаемый на используемых для отдыха птиц прибрежных валунах и скалах, на обработанной древесине (Räsänen, 1939; Фадеева, 2005) – встречаются практически на всей территории Карелии. Некоторые представители Фисциевых поселяются на антропогенных субстратах. Так, например, *Phaeophyscia orbicularis* найден на каменных блоках моста (Räsänen, 1939), *P. nigricans* – на бетонных опорах линии электропередач (Фадеева, 2005, в печати) и т.п.

Различный характер распространения неморальных видов в регионе обусловлен особенностями климатических условий как прошлых эпох, так и современными, проявившимися в асинхронности проникновения видов на северо-запад Европы, в том числе в Карелию, определяющей наличие еще во многом необъяснимых биогеографических рубежей.

Некоторые считающиеся неморальными, виды могли появиться в регионе еще в плейстоцене в один из теплых периодов межледниковья в составе широколиственных лесов, доходивших тогда до рек Вычегды и Печоры среднем течении. Наступившее похолодание ухудшило условия существования неморальных видов, однако некоторые из них были ассимилированы наступающей с востока темнохвойной тайгой и далее мигрировали уже в составе таежного флористического комплекса. Этим объясняется широкое современное распространение неморальных видов (по крайней мере, сосудистых растений) в пределах всей таежной зоны в Восточной Фенноскандии и между реками Онега и Печора (см., например, Мартыненко, 1976; Раменская, 1983 и др.), что, вероятно, справедливо, и по отношению к лишайникам.

Наши сведения о распространении неморальных видов лишайников на территории Карелии также пока недостаточны, чтобы делать однозначные выводы о том, где в республике тот или иной вид находится на северной границе распространения, и говорить о реликтовом характере ареалов этих видов. По мере накопления флористического материала выводы будут все более определенными. Но уже сейчас очевидно, что расселение теплолюбивых неморальных видов в изучаемом регионе происходило в

разное время и разными путями, их приспособление к обитанию в условиях тайги шло очень по-разному, и эти проблемы требуют дальнейшего серьезного изучения.

Литература

- Блом О. Б. Stieta // В кн.: Определитель лишайников СССР. Л., 1975. Вып. 3. Калициевые – Гиалектовые. С. 223-230.
- Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. 1989. Л.: 64 с.
- Гимельбрант Д. Е., Мусякова В. В., Жубр И. А. Кустистые и листоватые лишайники Керетского архипелага (Белое море) // Новости систематики низших растений. СПб., 2001а. Т. 34. С. 109-117.
- Гимельбрант Д. Е., Мусякова В. В., Титов А. Н. Калициоидные лишайники и грибы Керетского архипелага (Белое море) // Новости систематики низших растений. СПб. 2001б. Т. 35. С. 126-129.
- Гимельбрант Д. Е., Мусякова В. В., Титов А. Н. О некоторых интересных находках из Керетской Карелии (Karelia keretina) // Труды Первой Российской лихенологической школы. Апатиты, 2000. Петрозаводск, 2001в. С. 238-250.
- Гнатюк Е. П., Кравченко А. В., Крышень А. М. Сравнительный анализ локальных флор Южной Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск, 2003. Вып. 4. Биогеография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). С. 75-80.
- Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 247 с.
- Голубкова Н. С. Vacidina // В кн.: Определитель лишайников России. СПб., 2003. Вып. 8. Бацидиевые, Катилияриевые, Леканоровые, Мегалыриевые, Микобилимбиевые, Ризокарповые, Трапелиевые. С. 40-46.
- Домбровская А. В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и северо-восточной Финляндии. Л.: Наука, 1970. 118 с.
- Журбенко М. П. Таксономический состав лишенофлоры плато Путорана (Среднесибирское плоскогорье) // Новости систематики низших растений. СПб., 1992. Т. 28. С. 99-107.
- Елина Г. А., Кузнецов О. Л. Растительный покров Паанаярвского национального парка и его динамика в позднеледниковье – голоцене // Труды Карельского научного центра РАН. Природа национального парка «Паанаярви». Петрозаводск, 2003. Вып. 3. С. 20-29.
- Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Охраняемые сосудистые растения национального парка «Паанаярви» // Труды Карельского научного центра РАН. Природа национального парка «Паанаярви». Петрозаводск, 2003а. Вып. 3. С. 30-46.
- Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Распространение южных и северных видов сосудистых растений

- на побережье и островах Белого моря // Природное и историко-культурное наследие Северной Фенноскандии // Материалы международной научно-практической конференции 3-4 июня 2003 г., Петрозаводск. Петрозаводск, 2003б. С. 16-29.
- Красная книга* Мурманской области. 2003. Мурманск: кн. Издательство. 400 с.
- Лапшин П. Н., Осипов М. Н.* Листостебельные мхи и лишайники района озер Пильмасозеро и Келккозеро // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск, 2001. С. 168-182.
- Макрый Т. В.* Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск: Наука, 1990. 200 с.
- Мартьяненко В. А.* Границы неморальных видов на северо-востоке европейской части СССР // Ботанический журнал. 1976. Т. 61, № 10. С. 1441-1444.
- Окснер А. И.* Неморальный элемент во флоре Советской Арктики // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.- Л., 1946. Вып. 2. С. 475-490.
- Пыстина Т. Н.* Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 239 с.
- Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: 1983. 215 с.
- Романов А. А.* О климате Карелии. Петрозаводск, 1961. 140 с.
- Седельникова Н. В.* Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск: СО РАН, 2001. 190 с.
- Тарасова В. Н., Степанова В. И.* Предварительный список лишайников Национального парка «Водлозерский» // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск, 2001. С. 183-190.
- Фадеева М. А.* Лишайники // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск, 2000. С. 123-125.
- Фадеева М. А.* Лишайники // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории центральной Карелии (оперативно-информационные материалы). Петрозаводск, 2001. С. 106-111.
- Фадеева М. А.* Лишайники // Природные комплексы Вепсской национальной волости: особенности, современное состояние, охрана и использование. Петрозаводск, 2005. (в печати).
- Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т.* Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1997. 100 с.
- Херманссон Я., Тарасова В. Н., Степанова В. И., Сонина А. В.* Лишайники заповедника «Кивач» // Флора и фауна заповедников. М., 2002. Вып. 101. 35 с.
- Юрковская Т. К.* Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8-36.
- Яковлев Ф. С., Воронова В. С.* Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 191 с.
- Esslinger T. E., Egan R. S.* A sixth checklist of the lichen-forming, lichenicolous, and allied fungi of the continental United States and Canada // Bryologist. 1995. V. 98 (4). P. 467-549.
- Gams H.* Flechten // In: Kleine Kryptogamen Flora. Stuttgart, 1967. Band III. S. 1-244.
- Halonen P.* The lichen flora of the Paanajärvi National Park // Oulanka Reports. 1993. V. 12. P. 45-54.
- Kashiwadani H., Moon K.-H., Inoue M.* Lichens of Mt. Nishi-Azuma, Tohoku, Japan // Mem. Natn. Mus. Tokio. 1996. V. 29(1). P. 71-92.
- Kashiwadani H., Moon K.-H., Inoue M., Thor G., Kim Y.-Sh.* Lichens of the Cheju Island, Republic of Korea. I. The Macrolichens // National Science Museum Monographs. 2002. V. 22. P. 115-135.
- Mela A. J., Cajander A. K.* Suomen kasvio. Helsinki: 1906. 764 s.
- Moberg R.* Physconia // In: Nordic lichen flora. Uddavalla, 2002. V. 2. Physciaceae. P. 38-41.
- Oksanen I., Vitikainen O.* Threatened lichens on the northwest shore of Lake Ladoga // Norrlinia. 1999. V. 7. P. 77-92.
- Poelt J., Petutschnig W.* Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora des Himalaya. IV. Die Gattungen Xanthoria und Teloschistes zugleich Versuch einer Revision der Xanthoria candelaria-Gruppe // Nova Hedwigia. 1992. V. 54. P. 1-36.
- Red Data Book of East Fennoscandia.* 1998. Helsinki: 351 p.
- Räsänen V.* Die Flechtenflora der nördlichen Küstengegend am Laatokka-see // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1939. T. 12 (1). S. 1-240.
- Santesson R, Moberg R, Nordin A, Tønsberg T, Vitikainen O.* Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala: Museum of Evolution, Uppsala University, 2004. 359 p.
- Wirth V.* Die Flechten Baden-Württembergs. Stuttgart: Ulmer. 1987. 528 s.