

## Первые данные о пресноводных лишайниках массива Монгун-Тайга (Республика Тыва)

Л. С. Яковченко<sup>1</sup>, Ч. Б. Монгуш<sup>2,3</sup>, Ю. В. Стороженко<sup>4,5</sup>, Е. А. Давыдов<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
Владивосток, Россия

<sup>2</sup>Центр биосферных исследований, Кызыл, Россия

<sup>3</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия

<sup>4</sup>Государственный природный заповедник «Тигирекский», Барнаул, Россия

<sup>5</sup>Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия

Автор для переписки: Е. А. Давыдов, eadavydov@yandex.ru

**Резюме.** Приведены первые результаты целенаправленного исследования пресноводных лишайников массива Монгун-Тайга. Представлен аннотированный список, включающий 23 вида из 15 родов и 9 семейств. Все виды являются новыми для массива Монгун-Тайга. Среди них *Porpidia hydrophila* и *Staurothele areolata* впервые приводятся для Республики Тыва, *Verrucaria praetermissa* — для Сибири. Приведены данные по распространению и экологии видов, а для представителей рода *Verrucaria* — морфологические особенности изученных образцов и отличия от морфологически схожих видов.

**Ключевые слова:** амфибийные виды, околородные виды, распространение, флористические находки, Южная Сибирь.

## The first data on freshwater lichens of the Mongun-Taiga massif (Republic of Tuva)

L. S. Yakovchenko<sup>1</sup>, Ch. B. Mongush<sup>2,3</sup>, Yu. V. Storozhenko<sup>4,5</sup>, E. A. Davydov<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity Biodiversity, Far Eastern Branch  
of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

<sup>2</sup>Center for Biosphere Research, Kyzyl, Russia

<sup>3</sup>Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,  
Novosibirsk, Russia

<sup>4</sup>Tigirek State Natural Reserve, Barnaul, Russia

<sup>5</sup>Altai State University, Barnaul, Russia

Corresponding author: E. A. Davydov, eadavydov@yandex.ru

**Abstract.** The first data of a special study of freshwater lichens of the Mongun-Taiga massif are presented. The annotated list includes 23 species from 15 genera and 9 families. All species are new to the Mongun Taiga massif. Among them, *Porpidia hydrophila* and *Staurothele areolata* are new to the Republic of Tuva, *Verrucaria praetermissa* is a new record for Siberia. Data on the distribution and ecology of species are presented, and for representatives of *Verrucaria*, morphological features of the studied samples and differences from morphologically similar species are additionally discussed.

**Keywords:** amphibious species, distribution, new records, semiaquatic species, South Siberia.

Пресноводные лишайники представляют собой особую экологическую группу, представители которой постоянно или большую часть года проводят под водой. В зависимости от переносимости ими затопления, Thüs и Schultz (2009) выделяют три группы: 1) водные (погруженные), 2) полуводные (амфибийные) и 3) околководные (прибрежные). В первую и во вторую группу входят виды, которые не встречаются вне водоемов, тогда как последняя представляет собой группу видов с большой экологической амплитудой. Амфибийные виды отличаются от водных тем, что способны переносить лишь ограниченные периоды затопления. По оценке Thüs *et al.* (2014) в мире насчитывается около 250 видов, так или иначе связанных с водой, большинство из которых являются амфибийными (170) и лишь менее 10 видов в районах с умеренным климатом Северного полушария относятся к истинно водным, способным выдерживать постоянное затопление. Водные и полуводные лишайники представлены относительно незначительным числом специализированных таксонов, в основном, из семейств Verrucariaceae и Lichinaceae. Несмотря на то, что группа пресноводных лишайников, в целом, немногочисленна, ее изучение увеличивает степень выявления локальных флор.

В России целенаправленные исследования водных лишайников впервые выполнены В. П. Савичем (Savicz, 1950), который привел несколько видов из родов *Verrucaria* Schrad., *Bacidina* Vězda и *Aspicilia* A. Massal., собранных в реках Камчатки и Карелии в ходе Камчатской (Русское географическое общество, 1908–1909 гг.) и Олонецкой (Российский гидрологический Институт, 1919–1924) экспедиций. А. А. Еленкин (Elenkin, 1922) описал *Collema ramenskii* Elenk., обнаруженный Л. Г. Раменским в озерах Карелии и Ленинградской обл. на глубинах 1.5–2.5 м. Из нагорья Сангилен Н. В. Седельникова (Sedelnikova, 1984) описала *Aspicilia popovae* Sedeln., близкий к *A. aquatica*, но отличающийся от него некоторыми морфолого-анатомическими признаками. В работе Е. М. Жданкиной и Н. И. Антипова (Zhdankina, Antipov, 1968) приводится много ценных наблюдений над водным режимом у лишайников-пойкилоксерофитов. Разрозненные сведения о водных лишайниках встречаются во флористических работах, что обусловлено стандартом проведения экологического анализа, который, в том числе, включает в себя отношение к воде, как к абиотическому фактору среды. Среди недавних немногочисленных специальных работ можно выделить публикации А. В. Лиштвы (Lishtva, 2009) и Н. Н. Куликовой с соавторами (Kulikova *et al.*, 2008, 2011) по биоразнообразию, экологии и химическому составу водных и околководных лишайников каменистой литорали оз. Байкал, а также исследования лишайников минеральных источников бассейна р. Лена (Egorova *et al.*, 2017). Работы А. В. Сониной внесли большой вклад в изучение биоразнообразия лишайников в прибрежных экосистемах рек и озер Северо-Запада России (Sonina *et al.*, 2000; Sonina, 2014, 2017). Отдельная работа посвящена использованию лишайников в оценке качества водно-прибрежной среды (Sonina, Markovskaya, 2013). Кроме этого, А. В. Сониной с соавторами

исследованы прибрежные лишайниковые синузии (Sonina *et al.*, 2000; Sonina, Mikhaylina, 2016). Л. С. Яковченко с соавторами (Yakovchenko *et al.*, 2024) начата работа по выявлению биоразнообразия Телецкого оз. в рамках изучения пресноводных лишайников Алтая.

Специальных исследований водных лишайников в Республике Тыва не проводилось. Сведения о водных лишайниках Южной Сибири имеются во флористических сводках (Makryi, 1990; Urbanavichene, Urbanavichus, 1998; Lishtva, 2000; Davydov, 2001; Sedelnikova, 2001; Davydov *et al.*, 2007; Sedelnikova, Sedelnikov, 2018; Kharpukhaeva, Lishtva, 2020), а также в вышеупомянутых целенаправленных исследованиях водных лишайников Телецкого оз. и оз. Байкал (Lishtva, 2009; Kulikova *et al.*, 2008, 2011; Yakovchenko *et al.*, 2024).

## **Материал и методы**

Обследованы три водотока (в верхнем и среднем течении), расположенные на северном и южном макросклонах горного массива Монгун-Тайга на территории Монгун-Тайгинского р-на Республики Тыва. Изучена небольшая коллекция пресноводных лишайников в количестве 48 образцов, собранных в 2014 г. Е. А. Давыдовым и Л. С. Яковченко, а также в 2023 г. Ч. Б. Монгуш и Д. А.-С. Донгак с прибрежных, погруженных и омываемых водой силикатных камней.

**Места сбора образцов** (координаты в системе WGS 84): 1. Сев. макросклон горного массива Монгун-тайга, верховья р. Мугур в 27 км к западу от Мугур-Аксы, альпийские луга и горные тундры с камнями, 50°19'11"N, 90°04'31"E, 2720 м над ур. м., 13 VII 2014, *Давыдов, Яковченко*; 2. Юж. макросклон горного массива Монгун-тайга, среднее течение р. Тоолайты в 30 км к северо-востоку от Кызыл-Хая, разнотравно-осоковые луга, 50°07'35"N, 90°08'58"E, 2370 м над ур. м., 6 VII 2023, *Монгуш, Д. А.-С. Донгак*; 3. Юж. макросклон, верхнее течение р. Орта-Шегетей, в 4.5 км выше оз. Сиве-Холь, курумник вблизи лиственничника, 50°09'11"N, 90°01'37"E, 2415 м над ур. м., 9 VII 2014, *Давыдов, Яковченко*.

Образцы лишайников определены авторами с использованием микроскопов Olympus CX-31 и Zeiss Axio Lab. A1, общепринятого набора реактивов [10-процентный раствор КОН, насыщенный водный раствор  $\text{CaCl}_2\text{O}_2$ , раствор  $\text{J}_2$  в водном растворе КJ, спиртовой раствор парафенилендиамина  $\text{C}_6\text{H}_4(\text{NH}_2)_2$ ] и стандартных макро- и микроскопических методов (Stepanchikova, Gagarina, 2014). Образцы хранятся в гербариях Алтайского государственного университета (ALTB) и Центрального Сибирского ботанического сада (NSK).

Распространение видов анализировали по актуальным сводкам (Galloway, 2007; Nash *et al.*, 2007; Smith *et al.*, 2009; Kristinsson *et al.*, 2010; Moon, 2013; Nimis, 2016; McCune, 2017; Ohmura, Kashiwadani, 2018; Roux *et al.*, 2020; Wei, 2020; Westberg *et al.*, 2021; McCarthy, 2023), которые мы не указываем в тексте, чтобы не перегружать его. При анализе распространения видов в Европе указаны ссылки на специальные исследования пресноводных лишайников (Nascimbene, Nimis, 2006; Thüs, Schultz, 2009; Shivarov, Stoykov, 2012; Krzewicka *et al.*, 2017; Aragón *et al.*, 2023; Coste *et al.*, 2023; Nascimbene *et al.*, 2023).

## Результаты

В аннотированном списке виды расположены в алфавитном порядке. Для каждого образца указан номер коллектора (ЕД — Евгений Давыдов, МЧ — Монгуш Чинчи), номер места сбора, экология и субстрат. Номенклатура дана по Nimis *et al.* (2018). Помимо общего распространения приводятся данные по распределению видов по результатам специальных исследований пресноводных лишайников. Для представителей рода *Verrucaria* даны подробные комментарии на основании изученных образцов.

**Aspicilia aquatica** Körb. — 1, 2; прибрежные гранитные камни, омываемые водой и в зоне брызг, *ЕД 18519, МЧ 114, 122*. Циркумполярный вид, обитающий на силикатных камнях и валунах во влажных местообитаниях у горных ручьев и берегов озер от умеренного до бореально-альпийского пояса (см., например, Thüs, Schultz, 2009; Nimis, 2016; Roux *et al.*, 2020). Амфибийный, на периодически затопляемых участках или в зоне брызг (Thüs, Schultz, 2009). Распространен в Европе (Nascimbene, Nimis, 2006; Thüs, Schultz, 2009; Aragón *et al.*, 2023; Coste *et al.*, 2023; Nascimbene *et al.*, 2023), Азии, Сев. Америке. В России вид отмечен для севера европейской части и Урала, а также Сибири, Дальнего Востока (Spisok..., 2010; Kharpuksheva, Lishtva, 2020).

**Dermatocarpon arnoldianum** Degel. — 1; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, *ЕД 18414*. Недостаточно изученный арктоальпийский вид, возможно, с голарктическим ареалом (Nimis, 2016). Встречается в основном на силикатных, реже на карбонатных породах, часто у поверхности земли в субальпийском и альпийском поясах (Thüs, Schultz, 2009; Nimis, 2016; Roux *et al.*, 2020). Амфибийный, на периодически затопляемых участках горных ручьев (Thüs, Schultz, 2009). Встречается в Европе (Nascimbene, Nimis, 2006; Thüs, Schultz, 2009), Азии, Сев. Америке. В России известен на Кавказе, Северном Урале и в Южной Сибири (Spisok..., 2010).

**D. complicatum** (Lightf.) W. Mann — 2; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, *МЧ 96*. В пределах ареала обитает на силикатных или карбонатных скалах, часто в сырых местах как в глубине материка, так и в приморских районах, а также на периодически затопляемых скалах в низменностях и по берегам ручьев в горах (Smith *et al.*, 2009). Околоводный, предпочитает влажные местообитания, но также произрастает на затененных сухих скалах (Heidmarsson, 2000). Распространен в Европе (Coste *et al.*, 2023), Азии, Сев. Америке, Африке. В России вид отмечен для многих регионов (Spisok..., 2010).

**D. intestiniforme** (Körb.) Hasse — 2; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, *МЧ 58, 97, 98, 108*. Преимущественно горно-бореальный и арктоальпийский циркумполярный вид, встречающийся на силикатных или слабо карбонатных породах, часто у поверхности земли по берегам озер и рек (Smith *et al.*, 2009; Nimis, 2016; Nimis *et al.*, 2018). Амфибийный, в периодически влажных местах на заливаемых (но часто сезонно сухих) скалах в верхней части зоны затопления (Smith *et al.*, 2009; Nimis, 2016). Распространен в Европе (Nascimbene, Nimis, 2006), Азии, Сев. Америке, Африке. В России вид отмечен для северного Урала, Кавказа, Сибири и арктической части Дальнего Востока (Spisok..., 2010).

**D. luridum** (With.) J. R. Laundon — 3; на силикатных камнях под водопадом у воды и в воде, *ЕД 18439*. Вероятно, циркумполярный умеренный до субарктико-субальпийского вид, обитающий на силикатных или карбонатных скалах у рек и озер или на крутых каменистых склонах с частым просачиванием воды (Nimis *et al.*, 2018). Амфибийный, обитает в зоне брызг или в нижней части зоны затопления скал, часто в умеренной тени, отсутствует в сильнокислых водоемах с  $\text{pH} < 5$  (Thüs, Schultz, 2009). Распространен

в Европе (Krzewicka *et al.*, 2017; Aragón *et al.*, 2023; Coste *et al.*, 2023; Nascimbene *et al.* 2023), Азии, Сев. и Центр. Америке, Африке. В России вид отмечен для многих регионов (Spisok..., 2010), включая республики Алтай (Yakovchenko *et al.*, 2024) и Бурятия (Kharpukhaeva, Lishtva, 2020).

**D. rivulorum** (Arnold) Dalla Torre et Sarnth. — 1; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, *ЕД 18470, 18514*. Циркумпольярный арктоальпийский вид, обитающий на силикатных камнях вдоль небольших ручьев, часто полностью затопляемых летом, и по берегам озер, а также в местах просачивания талых вод из-под снежников (Nimis, 2016). Амфибийный, переносит постоянное погружение до нескольких месяцев (Thüs, Schultz, 2009). Известен в Европе (Nascimbene, Nimis, 2006; Thüs, Schultz, 2009), Сев. Америке. В России вид отмечен для многих регионов (Spisok..., 2010; Kharpukhaeva, Lishtva, 2020).

**Eiglera flavida** (Hepp) Hafellner — 1; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, *ЕД 18405*. Арктоальпийский вид, обитающий на карбонатных или слабо карбонатных скалах, на гальке вдоль рек и ручьев или на мелких камнях у поверхности земли в холодных местах, часто встречается в сухих руслах горных ручьев (Nimis, 2016; McCune, 2017). Известен в Европе, Азии, Сев. Америке и Антарктиде. Околоводный, с оптимумом в холодных, влажных местах (Nimis *et al.*, 2018). В России отмечен в европейской части, Сибири и на Кавказе (Spisok..., 2010; Urbanavichus, Ismailov, 2013; Kotkova *et al.*, 2023).

**Endocarpon cf. psorodeum** (Nyl.) Blomb. et Forssell — 1; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, *ЕД 18412, 18513, 18515*. Обитает на силикатных породах с просачиванием воды, обычно в горах, часто ассоциирован с колониями цианобактерий (Nimis, 2016). Околоводный, в верхней части зоны затопления, обычно в хорошо освещенных местах, а также в не связанных с водой местообитаниях, в затененных условиях (Thüs, Schultz, 2009). Известен в Европе (Thüs, Schultz, 2009) и Азии. В России известен на севере европейской части и в Сибири (Spisok..., 2010; Zhdanov, 2013).

**Lecidella stigmatea** (Ach.) Hertel et Leuckert — 2; прибрежные гранитные камни в зоне брызг и выше, *МЧ 89, 112, 118*. Широко распространенный и экологически пластичный вид, обитает на слабо карбонатных и силикатных породах, цементе, бетоне в нарушенных и ненарушенных местообитаниях, часто пионерный вид (Smith *et al.*, 2009; Nimis, 2016). Околоводный, на незатопляемых участках (Krzewicka *et al.*, 2017). Возможно, космополит (Smith *et al.*, 2009); в Европе отмечен в специальных исследованиях по пресноводным лишайникам (Thüs, Schultz, 2009; Krzewicka *et al.*, 2017; Coste *et al.*, 2023). В России вид приведен почти из всех регионов (Spisok..., 2010; Kharpukhaeva, Lishtva, 2020).

**Lobothallia melanaspis** (Ach.) Hafellner — 1; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, *ЕД 18512*. Преимущественно горно-бореальный до арктоальпийского вид, обитающий на силикатных или слабо карбонатных породах по берегам озер, ручьев и рек, с оптимумом выше границы леса (Nimis, 2016; McCune, 2017). Амфибийный, в зоне заплеска воды обычно очень бурных потоков, например, на порогах (Thüs, Schultz, 2009). Известен в Европе (Nascimbene, Nimis, 2006; Thüs, Schultz, 2009; Aragón *et al.*, 2023; Coste *et al.*, 2023), Азии, Сев. Америке. В России приведен из европейской части, с Кавказа, из Сибири и Дальнего Востока (Spisok..., 2010; Kharpukhaeva, Lishtva, 2020).

**Phaeophyscia sciastra** (Ach.) Moberg — 2; прибрежные гранитные камни, *МЧ 156*. Мультирегиональный вид, встречающийся на карбонатных или обогащенных силикатных скалах в местах птичьих базаров, иногда на эпилитных мхах, редко на старом асфальте (Smith *et al.*, 2009; Nimis, 2016). Часто произрастает на вершинах валунов, выступающих из ручьев или озер, а также во влажных впадинах или по краям их; главным образом в горных районах (Smith *et al.*, 2009; Nimis, 2016). Околоводный, во влажных микроместообитаниях (Smith *et al.*, 2009). Распространен в Европе (Thüs, Schultz, 2009),

Азии, Сев. и Юж. Америке, Африке, Новой Зеландии. В России вид приведен почти из всех регионов (Spisok..., 2010; Kharpukhaeva, Lishtva, 2020).

**Placopyrenium trachyticum** (Hazsl.) Breuss — 2; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, *МЧ 124*. Обитает на более или менее горизонтальных поверхностях силикатных или реже карбонатных скал, периодически хорошо увлажняемых водой (Охнер, 1977). Околоводный, в верхней части зоны затопления или в сухих местообитаниях, не связанных с водотоками (Nimis, 2016; Muchnik, 2005, 2017). Встречается в Европе, Азии, Австралии. В России отмечен в европейской части, на Кавказе и в Юж. Сибири (Spisok..., 2010; Yakovchenko *et al.*, 2024).

**Porpidia hydrophila** (Fr.) Hertel et A. J. Schwab — 1; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, *ЕД 18408*. Новый вид для Республики Тыва. Вид встречается как в континентальных, так и в приморских регионах, произрастая на заливаемых силикатных скалах вдоль ручьев, рек и озер в низкогорьях до альпийского пояса (Smith *et al.*, 2009; Thüs, Schultz, 2009; Roux *et al.*, 2020). Амфибийный, обычно в зоне брызг, но также переносящий короткие периоды полного погружения (Thüs, Schultz, 2009). Известен в Европе (Thüs, Schultz, 2009; Coste *et al.*, 2023), Азии и Австралии. В России встречается на севере европейской части, Дальнего Востока (Fadeeva *et al.*, 2007; Spisok..., 2010; Konoreva *et al.*, 2020), в Юж. Сибири (Kharpukhaeva, 2015).

**Pyrenodesmia helygeoides** (Vain.) Arnold — 2; прибрежные гранитные камни, *МЧ 80*. Преимущественно арктоальпийский вид, обитающий на силикатных и слабо карбонатных камнях во влажных альпийских и неальпийских местообитаниях (Vondrák *et al.*, 2019). Околоводный вид, обитающий во влажных микроместообитаниях вне водотоков, но, также отмечен в воде или вблизи нее (Vondrák *et al.*, 2019). Встречается в Европе и Азии (Vondrák *et al.*, 2019). Распространение в России не ясное, поскольку вид смешивали с морфологически близким видом *Caloplaca diphyodes* (Nyl.) Jatta. Точно установленное местонахождение находится в Республике Алтай, где вид был собран Я. Вондраком (№ 10454) и И. В. Фроловым (№ 1519) на высоте 430 м над ур. м. на гнейсе во влажных местообитаниях (Vondrák *et al.*, 2019).

**Rhizocarpon geminatum** Körb. — 2; прибрежные гранитные камни, *МЧ 56, 120*. Распространен от низкогорий до альпийского пояса и обитает на влажных силикатных и слабо карбонатных скалах, особенно вблизи ручьев и по берегам озер, а также на искусственных субстратах (Smith *et al.*, 2009; Nimis, 2016; McCune, 2017). Околоводный, на незатопляемых участках (Coste *et al.*, 2023). Встречается в Европе (Coste *et al.*, 2023), Азии и Сев. Америке. В России приведен из большинства регионов (Spisok..., 2010).

**R. geographicum** (L.) DC. — 2; прибрежные гранитные камни в зоне брызг и выше, *МЧ 113*. Циркумполярный вид, обитающий на силикатных скалах и искусственных субстратах в открытых солнечных местообитаниях от морских побережий до горных вершин, с оптимумом в холодных регионах (Smith *et al.*, 2009; Nimis, 2016). Околоводный, на незатопляемых участках вдоль водотоков или на скалах, периодически увлажняемых стоком дождевых вод (Nimis, 2016; Coste *et al.*, 2023). Широко распространен в мире, приводится в специальных исследованиях по пресноводным лишайникам Франции (Coste *et al.*, 2023). В России приведен почти из всех регионов (Spisok..., 2010; Kharpukhaeva, Lishtva, 2020).

**Staurothele areolata** (Ach.) Lettau — 1; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, *МЧ 123, ЕД 18406, 18410, 18413, 18415, 18508, 18511, 18517*. Новый вид для Республики Тыва. Циркумбореальный вид, распространенный от низкогорий до альпийского пояса и обитающий на карбонатных и некарбонатных скалах вдоль крупных ручьев и рек или особенно по берегам озер (Smith *et al.*, 2009; Thüs, Schultz, 2009). Околоводный

в низкогорьях и амфибийный только в высокогорных районах, переносящий временное затопление в местах просачивания талых вод из-под снежников (Smith *et al.*, 2009; Thüs, Schultz, 2009; Nimis, 2016). Распространен в Европе (Thüs, Schultz, 2009), Азии, Сев. и Центр. Америке. В России встречается на севере (Fadeeva *et al.*, 2007; Urbanavichus *et al.*, 2008) и в центре европейской части (Korchikov, 2010), на Кавказе (Ismailov, Urbanavichus, 2018; Urbanavichus, Urbanavichene, 2019), на Урале (Paukov, Tertina, 2013), в Юж. Сибири (Urbanavichene, Urbanavichus, 1999; Lishtva, 2009), на севере Дальнего Востока (Himelbrant *et al.*, 2021).

**Umbilicaria virginis** Schaer. — 2; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, МЧ 127. Арктоальпийский вид, обитающий на скалах и щебне в Арктике и в верхней части высокогорного пояса (Davydov, 2017). Околоводный, в местах просачивания талых вод из-под ледников. Известен в Европе, Азии, Африке, Сев. Америке, Новой Зеландии. В России известен из арктических регионов, Кавказа, Северного Урала и Сибири (Davydov, 2017).

**Verrucaria aethiobola** Wahlenb. — 1; прибрежные гранитные камни, омываемые водой, и в зоне брызг, ЕД 18520, 18407, 18409, 18411, 18516. Вид с рассеянным распространением от морских побережий до высокогорных районов, локально распространен в горных районах и редок в субальпийских районах (Thüs, Schultz, 2009). Обитает на слабо карбонатных и, преимущественно, на твердых силикатных камнях вдоль ручьев, периодически заливаемых водой (Thüs, Schultz, 2009; Nimis, 2016). Амфибийный, в верхней части зоны заплеска ручьев или рек, переносящий длительные периоды высыхания; лучше всего развивается на открытых солнцу участках, но переносит умеренное затенение (Thüs, Schultz, 2009). Вид приводится для Европы (Thüs, Schultz, 2009; Aragón *et al.*, 2023; Coste *et al.*, 2023), Азии и Сев. Америки. В России вид приводится почти из всех регионов (Spisok..., 2010). Точное распространение вида не ясно, поскольку вид характеризуется как сборный (Orange, 2020) и с неясным систематическим положением [как синоним *V. cernaensis* Zschacke (Krzewicka, 2012) или *V. latebrosa* (Orange *et al.*, 2023)]. Вслед за Thüs и Schultz (2009) мы принимаем *V. aethiobola* и *V. latebrosa* как самостоятельные виды. *Verrucaria aethiobola* отличается от *V. latebrosa* меньшими размерами перитециев и аскоспор (средние значения спор для *V. latebrosa* 27–30 мкм дл., а у *V. aethiobola* — 18–25 мкм). Наш материал характеризуется ареолированным, серым до коричневатого нежелатинизированным слоевищем до 2.5 см в диам., с многочисленными перитециями до 0.3 мм в диам., которые образуют выступающие возвышения, не покрытые слоевищем. Черная вершина перитеция немного уплощенная, в районе остиолы образует светлоокрашенную ямку, покрывальце хорошо развитое, доходит до середины перитеция, экципул бесцветный до коричневатого, аскоспоры 20.0–27.0 × 8.5–12.5 мкм.

**V. latebrosa** Körb. — 1; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, ЕД 18510. Обитает на гальке, силикатных, реже карбонатных породах, периодически погруженных в воду, в высокогорных и альпийских регионах и очень редко на малых высотах (Thüs, Schultz, 2009). Амфибийный, обычно обитает в русле небольших непостоянных ручьев и на временно орошаемых скалах, но также в зоне брызг постоянных ручьев и рек; лучше всего развивается в хорошо освещенных местах, но также переносит умеренное затенение (Thüs, Schultz, 2009). Встречается в Европе (Nascimbene, Nimis, 2006; Thüs, Schultz, 2009; Aragón *et al.*, 2023), Азии, Сев. Америке. В России известен на севере европейской части, на Кавказе и в Юж. Сибири (Spisok..., 2010). Наш материал характеризуется тонким, серым, трещиновато-ареолированным, нежелатинизированным слоевищем до 100 мкм толщ., выступающими перитециями, в нижней части покрытыми слоевищем, покрывальце доходит до середины или почти до основания перитеция, экципул светлый, аскоспоры 23.0–31.0 × 10.5–14.0 мкм (см. комментарий к *V. aethiobola*).

**V. margacea** (Wahlenb.) Wahlenb. — 1; прибрежные гранитные камни в зоне брызг, *ЕД 18507*. Вид-космополит, широко распространен в горных и альпийских регионах, очень редок на малых высотах, обитает на силикатных или (редко) твердых карбонатных породах в прохладных ручьях или в затененных верховьях рек (Thüs, Schultz, 2009). Амфибийный, предпочитает постоянно затопляемые и даже постоянно погруженные в воду скалы, реже встречается в зоне брызг (Thüs, Schultz, 2009; Nimis, 2016). Очень устойчив к переменной интенсивности освещения и представлен различными морфотипами, которые различаются по цвету и толщине слоевища в зависимости от интенсивности освещения. Отсутствует в сильно кислых водотоках с  $\text{pH} < 5$  (Thüs, Schultz, 2009). Распространен в Европе (Nascimbene, Nimis, 2006; Thüs, Schultz, 2009; Krzewicka *et al.*, 2017; Coste *et al.*, 2023), Азии, Сев. и Юж. Америке, Австралии (McCarthy, 1995) и Новой Зеландии. Nascimbene и Nimis (2006), вслед за Aptroot и Seaward (2003), связывают присутствие *V. margacea* в водотоках Северного и Южного полушарий с тем, что, по-видимому, флора пресноводных лишайников однородна во всем мире. В России вид приводится для европейской части, Сибири, Кавказа, Юж. Урала и арктической части Дальнего Востока (Spisok..., 2010). Наш образец характеризуется коричневым, тонким, слабо трещиноватым, нежелатинизированным слоевищем, выступающими крупными перитециями до 0.5 мм в диам., покрытыми слоем слоевища, с коническим покрывальцем, по периферии более темно окрашенным («Zellnetztyp» по Breuss, 2007), и крупными аскоспорами,  $28.0\text{--}35.0 \times 13.5\text{--}16.0$  мкм. От близкого вида *V. elaeomelaena* (A. Massal.) Arnold отличается нежелатинизированным талломом, чуть меньшими размерами спор, которые в свежем материале могут быть галонатными, и преимущественным произрастанием на карбонатном субстрате (Orange *et al.*, 2023).

**V. praetermissa** (Trevis.) Anzi — 2; прибрежные камни, омываемые водой, и в зоне брызг, *МЧ 95, 115*. Новый вид для Сибири. Вид широко распространён от приморских до высокогорных регионов, редок в альпийском поясе (Thüs, Schultz, 2009). В пределах ареала обитает на силикатных и карбонатных камнях по берегам рек и озер, где периодически погружается в воду, а также на скалах с сочащейся водой; терпим к затененным условиям, но встречается и в незатененных местообитаниях (Smith *et al.*, 2009). Амфибийный, в зоне заплеска, редко на участках, которые погружены в воду на более длительное время, или в верхней зоне затопления, где контакт с водой происходит только в течение нескольких недель в течение года (Thüs, Schultz, 2009). Согласно Thüs и Schultz (2009), *V. praetermissa* — характерный вид некоторых пресноводных криптогамных ассоциаций. Переносит широкий диапазон освещенности. Широко распространен в Европе (Thüs, Schultz, 2009; Shivarov, Stoykov, 2012; Krzewicka *et al.*, 2017; Aragón *et al.*, 2023; Coste *et al.*, 2023), Азии, Сев. и Юж. Америке, Австралии и Новой Зеландии. В России известен на севере (Spisok..., 2010) и в центре европейской части (Andreev, 2002; Notov *et al.*, 2011; Muchnik, Śliwa, 2013), на Кавказе (Urbanavichus, Urbanavichene, 2017; Urbanavichene, Urbanavichus, 2019). В целом, наш материал хорошо вписывается в концепцию вида (Thüs, Schultz, 2009; Krzewicka, 2012; Orange, 2013; Orange *et al.*, 2023) и характеризуется гладким, светло-коричневым, ареолированным нежелатинизированным слоевищем до 130 мкм толщ., погруженными перитециями, коническим покрывальцем, которое широко распространяется и часто сливается с покрывальцами соседних перитециев и с черным базальным слоем. Аскоспоры  $15\text{--}18 \times 8\text{--}10$  мкм, что соответствует нижней границе размеров по данным литературы:  $(12.7)17.0\text{--}25.0(27.2) \times 5.9\text{--}8.0(13.4)$  мкм (Thüs, Schultz, 2009),  $(16.0)18.0\text{--}25.0(28.0) \times (6.5)7.0\text{--}10.0(10.5)$  мкм (Orange *et al.*, 2023),  $18.0\text{--}23.0 \times 7.0\text{--}13.0$  мкм (Krzewicka, 2012). Согласно Orange *et al.* (2023), такой диапазон размеров спор соответствует *V. sublobulata* Eitner ex Serv., но этот вид отличается сплошным, обычно не трещиноватым слоевищем и верхушечным, слабо развитым покрывальцем.



Морфологически близкий вид, *V. devensis* (G. Salisb.) Orange, отличается, в основном, субжелатинозной структурой таллома.

***Xanthoria elegans*** (Link) Th. Fr. — 2; прибрежные гранитные камни в зоне брызг и выше, МЧ 82, 121, 131. Широко распространенный вид от морских побережий до альпийских регионов, а также в Арктике и Антарктике, встречающийся как на естественных обнажениях силикатных и карбонатных горных пород, особенно в местах птичьих базаров, так и на искусственных субстратах (Smith *et al.*, 2009; Nimis, 2016). Околоводный, на незатопляемых участках, вид с широкой экологической амплитудой (Nimis, 2016). В России вид приведен из большинства регионов (Spisok..., 2010).

## Обсуждение

В результате исследования пресноводных лишайников массива Монгун-Тайга выявлено 23 вида из 15 родов и девяти семейств. Все виды являются новыми для массива, из них *Porpidia hydrophila* и *Staurothele areolata* — новые для Республики Тыва, *Verrucaria praetermissa* — для Сибири. Большинство видов относится к семейству Verrucariaceae (11). Это согласуется с мнением Thüs и Schultz (2009), а также Thüs *et al.* (2014), что большинство лишайников в зоне постоянного затопления принадлежит к семейству Verrucariaceae. Авторы связывают это с физиологической адаптацией представителей Verrucariaceae к резко ограниченной газодиффузионной среде, а также с наличием плодовых тел закрытого типа (перитеции), часто с выраженным покрывальцем, что обеспечивает максимальную защиту содержимого перитеция и условия для вызревания аскоспор. Большая часть видов (15) относится к накипным жизненным формам, обеспечивающим наилучшую фиксацию лишайника на субстрате и высокую обтекаемость, что является важным условием существования в быстротекущих горных реках (Thüs, Schultz, 2009).

Согласно классификации Thüs и Schultz (2009), выявленные виды относятся к амфибийным и прибрежным лишайникам. Истинно водных видов, которые могут выдерживать погружение на протяжении более чем года, не выявлено. Большая часть видов (12) относятся к амфибийным, которые омываются водой, произрастая в зоне заплеска (брызг), но также способны выдерживать периодические затопления. В группе околоводных, наряду с широко распространенными эвритоными видами (*Lecidella stigmatea*, *Rhizocarpon geminatum*, *R. geographicum* и *Xanthoria elegans*), присутствуют арктоальпийские (*Eiglera flavida* и *Umbilicaria virginis*) с оптимумом в холодных местах, часто произрастающие на щебне у поверхности земли, около снежников, а также виды влажных местообитаний, как альпийских, так и неальпийских (*Phaeophyscia sciastra* и *Pyrenodesmia helygeoides*). В группе амфибийных большинство видов является таковыми на протяжении всего ареала. *Staurothele areolata* отмечен как амфибийный только в высокогорных районах Центральной Европы (Thüs, Schultz, 2009), тогда как в Северо-Западной Пацифике McCune (2017) характеризует его как вид сухих местообитаний. Несмотря на то, что *Endocarpon psorodeum* отмечен в периодически заливаемых местообитаниях и является характерным элементом флоры

пресноводных лишайников некоторых рек Центральной Европы, Thüs и Schultz (2009) поместили его в группу околородных, а не амфибийных, так как вид также был отмечен вне водотоков, в затененных микроместообитаниях. Охнер (1977) характеризует *Placopyrenium trachyticum* как амфибийный, но вид также известен в местообитаниях, не связанных с водотоками (Muchnik, 2005, 2017), поэтому был помещен нами в группу околородных. В группе околородных также находится *Dermatocarpon complicatum*, который предпочитает влажные местообитания, но, может произрастать и на затененных сухих скалах (Heidmarsson, 2000).

Все выявленные нами виды характеризуются широкими ареалами и отмечены для пресноводных экосистем в различных регионах, как минимум, Северного полушария. На территории Южной Сибири пресноводные лишайники специально изучались в Байкальской Сибири. Сравнение нашего списка со списком пресноводных лишайников Байкальского региона (Lishtva, 2009) показало, что общими являются 11 видов, большая часть из которых — амфибийные (9). По оценке Лиштвы (Lishtva, 2009) для Прибайкалья и озера Байкал известно 50 видов, в той или иной степени связанных с водоемами, но только 19 из них относятся к водным и амфибийным. Таким образом, наш список включает около половины известных пресноводных видов Байкальского региона. Нами запланированы дальнейшие исследования пресноводных лишайников горного массива Монгун-Тайга, которые позволят получить новые данные о разнообразии, распространении и экологии этой интересной и малоизученной группы лишайников.

### Благодарности

Работа Л. С. Яковченко выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7).

### References/Литература

- Andreev M. P. 2002. Addition to the lichen flora of the Kaliningrad Region of Russia: saxicolous lichens. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 36: 68–72. [Андреев М. П. 2002. Дополнение к лишенофлоре Калининградской области России: лишайники каменистых субстратов. *Новости систематики низших растений* 36: 68–72].
- Aptroot A., Seaward M. R. D. 2003. Freshwater lichens. *Fungal diversity research series* 10: 101–110.
- Aragón G., Vicente M., Giménez G. F., Hurtado P. 2023. New data on freshwater lichens in Mediterranean streams. *Mediterranean Botany* 44: e84924. <https://doi.org/10.5209/mbot.84924>
- Baumgertner M. V. 2019. The distribution of lichens in the territory of the Shorsky National Park. *Regional environmental issues* 3: 32–37. [Баумгертнер М. В. 2019. Распространение лишайников на территории государственного природного Шорского национального парка. *Проблемы региональной экологии* 3: 32–37].
- Breuss O. 2007. *Verrucaria. Lichen flora of the Greater Sonoran Desert Region. Volume 3*. Tempe: 335–377.
- Coste C., Lamaze T., Grenouillet G., Chauvet E. 2023. Vertical and altitudinal distribution patterns of hydrophilic saxicolous lichens across French streams. *Acta Oecologica* 120: 103936. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2023.103936>

- Davydov E. A. 2001. An annotated list of lichens of western part of Altai Mts. (Russia). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 35: 140–161. [Давыдов Е. А. 2001. Аннотированный список лишайников западной части Алтая (Россия). *Новости систематики низших растений* 35: 140–161].
- Davydov E. A., Titov A. N., Zamora S. P. 2007. Additions to the lichen biota of Altai Mountains (Siberia). II. *Turczaninowia* 10(1): 60–67. [Давыдов Е. А., Титов А. Н., Замора С. П. 2007. Дополнения к видовому составу лишайников Алтайской горной страны. II. *Turczaninowia* 10(1): 60–67].
- Davydov E. A. 2017. Family Umbilicariaceae. *Flora lishainikov Rossii. Rod Protoparmelia, semeistva Coenogoniaceae, Gyalectaceae i Umbilicariaceae* [The lichen flora of Russia: genus *Protoparmelia*, families Coenogoniaceae, Gyalectaceae and Umbilicariaceae]. Moscow – St. Petersburg: 66–136 p. [Давыдов Е. А. 2017. Семейство Umbilicariaceae. *Флора лишайников России: Род Protoparmelia, семейства Coenogoniaceae, Gyalectaceae и Umbilicariaceae*. М. – СПб.: 66–136].
- Egorova I. N., Kobanova G. I., Sudakova E. A., Lishtva A. V., Takhteev V. V. 2017. Ecological description of the sodium chloride mineral springs in the Kirenga River basin and the upper reaches of the Lena River: 2. Flora of non-vascular plants: Algae, lichens. *Inland Water Biology* 10(4): 342–354. <https://doi.org/10.1134/S1995082917040046>
- Elenkin A. A. 1922. On the relationship between the blue-green algae *Nostoc Zetterstedtii* Aresch. and deep-sea lichen *Collema* (?) *Ramenskii* mihi nov. sp. *Botanicheskie Materialy Instituta Sporovykh Rastenii Glavnogo Botanicheskogo Sada RSFSR* 1(3): 35–46. [Еленкин А. А. 1922. О связи между синезеленой водорослью *Nostoc Zetterstedtii* Aresch. и глубоководным лишайником *Collema* (?) *Ramenskii* mihi nov. sp. *Ботанические материалы Института споровых растений Главного Ботанического Сада РСФСР* 1(3): 35–46]. <https://doi.org/10.31111/bmosr/1922.1.35>
- Fadeeva M. A., Golubkova N. S., Vitikainen O., Ahti T. 2007. *Konspekt lishainikov i likhenofil'nykh gribov Respubliki Karelia* [Conspectus of lichens and lichenicolous fungi of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk: 194 p. [Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. 2007. *Конспект лишайников и лихенофильных грибов Республики Карелия*. Петрозаводск: 194 с.].
- Galloway D. 2007. *Flora of New Zealand Lichens. Revised Second Edition Including Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Volumes 1 and 2*. Lincoln: 2261 p.
- Heiðmarsson S. 2000. Taxonomy and phylogeny of Dermatocarpon (Verrucariales, lichenized Ascomycotina) with special emphasis on the Nordic species. *Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 555: 1–25 p.
- Himelbrant D. E., Stepanchikova I. S., Ahti T., Neshataeva V. Yu. 2021. New exploration in Koryakia – the lichens of the Cape Goven, Bering Sea coast (Northern Kamchatka, Russia). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 55(1): 121–162. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.121>
- Ismailov A. B., Urbanavichus G. P. 2018. Materials to the lichen flora of Samurskiy Ridge (high mountainous Dagestan). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 52(2): 397–406. [Исмаилов А. Б., Урбанавичус Г. П. 2018. Материалы к лихенофлоре Самурского хребта (высокогорный Дагестан). *Новости систематики низших растений* 52(2): 397–406]. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.397>
- Kharpukhaeva T. M. 2015. Lichens of nature park “Shumak” (East Sayan Mts, Buryatia Republic). *Rastitelnyi Mir Aziatskoi Rossii* 1(17): 11–19. [Харпухаева Т. М. 2015. Лишайники природного парка “Шумак” (Восточный Саян, Республика Бурятия). *Растительный мир Азиатской России* 1(17): 11–19].
- Kharpukhaeva T. M., Lishtva A. V. 2020. Materials to the lichen flora of the Bauntovsky District, Republic of Buryatia. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 54(1): 149–164. [Харпухаева Т. М., Лиштва А. В. 2020. Материалы к лихенофлоре Баунтовского района Республики Бурятия. *Новости систематики низших растений* 54(1): 149–164]. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.149>
- Konoreva L., Chesnokov S., Yakovchenko L., Ohmura Y., Davydov E. A. 2020. New records to the lichen biota of Russia, 1 – Sakhalin Region, with new records for the Russian Far East and the

- Asian part of Russia. *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation* 9(2): 161–173. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09203>
- Korchikov E. S. 2010. Lichens and nonlichenized fungi of the Samara Luka. *Vestnik of Samara State University* 78(4): 165–177. [Корчи́ков Е. С. 2010. Лишайники и нелихенизированные грибы Самарской Луки. *Вестник Самарского государственного университета* 78(4): 165–177].
- Kotkova V. M., Afonina O. M., Androsova V. I., Belyakov E. A., Bersanova A. N., Biryukova O. V., Butunina E. A., Chesnokov S. V., Davydov D. A., Davydov E. A. et al. 2023. New cryptogamic records. 12. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 57(2): R1–R58. [Коткова В. М., Афонина О. М., Андросова В. И., Беляков Е. А., Берсанова А. Н., Бирюкова О. В., Бутунина Е. А., Чесноков С. В., Давыдов Д. А., Давыдов Е. А. и др. 2023. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 12. *Новости систематики низших растений* 57(2): R1–R58]. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2023.57.2.R1>
- Krzewicka B. 2012. A revision of *Verrucaria* s. l. (Verrucariaceae) in Poland. *Polish Botanical Studies* 27: 3–143.
- Krzewicka B., Smykla J., Galas J., Śliwa L. 2017. Freshwater lichens and habitat zonation of mountain streams. *Limnologica* 63: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2016.12.002>
- Kristinsson H., Zhurbenko M., Hansen E. S. 2010. Panarctic checklist of lichens and lichenicolous fungi. *CAFF Technical Report* 20: 1–120.
- Kulikova N. N., Suturin A. N., Boiko S. M., Lishtva A. V., Paradina L. F., Saibatalova E. V., Timoshkin O. A., Potemkina T. G., Zavarzin A. A., Khanaev I. V. 2008. Original data on the diversity, ecology and chemical composition of aquatic and subaquatic lichens (Lichenes) of the stony littoral of Lake Baikal. *Contemporary Problems of Ecology* 1: 316–321. <https://doi.org/10.1134/S1995425508030053>
- Kulikova N. N., Suturin A. N., Saibatalova E. V., Boiko S. M., Vodneva E. N., Timoshkin O. A., Lishtva A. V. 2011. Geologic and biogeochemical role of crustose aquatic lichens in Lake Baikal. *Geochemistry International* 49(1): 66–75. <https://doi.org/10.1134/S0016702910111023>
- Lishtva A. V. 2000. *Lishainiki i makromitsety Vitimskogo zapovednika* [Lichens and macromycetes of the Vitimsky Reserve]. Irkutsk: 8–62. [Лишт́ва А. В. 2000. Лишайники и макромицеты Витимского заповедника. Иркутск: 8–62].
- Lishtva A. V. 2009. Underwater and near-water lichens. *Biota vodoemov Baikal'skoi riftovoi zony*. [Biota of water bodies of the Baikal rift zone]. Irkutsk: 72–78. [Лишт́ва А. В. 2009. Подводные и околоводные лишайники. *Биота водоемов Байкальской рифтовой зоны*. Иркутск: 72–78].
- Макрый Т. В. 1990. *Lishainiki Baikal'skogo khrebra* [Lichens of the Baikal Ridge]. Novosibirsk: 200 p. [Макрый Т. В. 1990. *Лишайники Байкальского хребта*. Новосибирск: 200 с.]
- McCarthy P. M. 1995. Aquatic species of *Verrucaria* in Eastern Australia. *The Lichenologist* 27(2): 105–126. <https://doi.org/10.1006/lich.1995.0010>
- McCarthy P. M. 2023. Checklist of the lichens of Australia and its Island Territories. <https://www.anbg.gov.au/abrs/lichenlist/introduction.html> (Date of access: 29 I 2024).
- McCune B. 2017. *Microlichens of the Pacific Northwest. Vol. 2. Keys to the species*. Corvallis: 755 p.
- Moon K. H. 2013. *Lichen-forming and lichenicolous fungi of Korea*. Incheon: 139 p. (In Korean with English preface).
- Muchnik E. E. 2005. Lichens of rock's substrates of Central Chernozemiye. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 38: 251–260. [Мучник Е. Э. 2005. Лишайники каменистых субстратов Центрального Черноземья. *Новости систематики низших растений* 38: 251–260].
- Muchnik E. E. 2017. New, rare and noteworthy lichen records in the Central Chernozem region (the center of the European part of Russia). *Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy* 3: 79–85. [Мучник Е. Э. 2017. Новые, редкие и интересные лихенологические находки в Центральном Черноземье (центр европейской части России). *Вестник ВГУ, серия: Химия. Биология. Фармация* 3: 79–85].

- Muchnik E., Śliwa L. 2013. New and noteworthy lichen records from Central European Russia. *Herzogia* 26(1): 117–121. <https://doi.org/10.13158/heia.26.1.2013.117>
- Nascimbene J., Nimis P. L. 2006. Freshwater lichens of the Italian Alps: a review. *International Journal of Limnology* 42(1): 27–32. <https://doi.org/10.1051/limn/2006003>
- Nascimbene J., Nimis P. L., Klüßendorf J., Thüs H. 2023. Freshwater lichens, including new species in the genera *Verrucaria*, *Placopyrenium* and *Circinaria*, associated with *Lobothallia hydrocharis* (Poelt et Nimis) Sohrabi et Nimis from watercourses of Sardinia. *Journal of Fungi* 9(3): 380. <https://doi.org/10.3390/jof9030380>
- Nash III T. H., Gries C., Bungartz F. 2007. *Lichen flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 3.* Tempe: 567 p.
- Nimis P. L., Hafellner J., Roux C., Clerc P., Mayrhofer H., Martellos S., Bilovitz P. O. 2018. The lichens of the Alps – an annotated checklist. *MycKeys* 31: 1–634. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.31.23568>
- Nimis P. L. 2016. *The lichens of Italy – a second annotated catalogue.* Trieste: 740 p.
- Notov A. A., Himelbrant D. E., Urbanavichus G. P. 2011. *Annotirovannyi spisok likhenoflory Tverskoi oblasti* [Annotated list of the lichen flora of the Tver Region]. Tver: 124 p. [Нотов А. А., Гимельбрант Д. Е., Урбанавичюс Г. П. 2011. *Аннотированный список лишенофлоры Тверской области.* Тверь. 124 с.]
- Ohmura Y., Kashiwadani H. 2018. *Checklist of lichens and allied fungi of Japan.* Tokyo: 143 p. (In Japanese with English preface).
- Orange A. 2013. *British and other pyrenocarpous lichens.* Cardiff: 250 p.
- Orange A. 2020. The *Verrucaria aethiobola* group (lichenised Ascomycota, Verrucariaceae) in North-West Europe. *Phytotaxa* 459(1): 1–15. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.459.1.1>
- Orange A., Cannon P., Prieto M., Coppins B., Sanderson N., Simkin J. 2023. Verrucariales: Verrucariaceae, including the genera *Agonimia*, *Atla*, *Bagliettoa*, *Catapyrenium*, *Dermatocarpon*, *Endocarpon*, *Henrica*, *Heteroplacidium*, *Hydropunctaria*, *Involucropyrenium*, *Merismatium*, *Nesothele*, *Normandina*, *Parabagliettoa*, *Placidopsis*, *Placidium*, *Placopyrenium*, *Polyblastia*, *Psoroglaena*, *Sporodictyon*, *Staurothele*, *Thelidium*, *Trimmatothele*, *Verrucaria*, *Verrucula*, *Verruculopsis* and *Wahlenbergiella*. *Revisions of British and Irish lichens* 31: 1–104.
- Охнер А. Н. 1977. Genus *Endopyrenium* Flot. *Opredelitel' lishainikov SSSR. Vyp. 4. Verrucariëvye – Pilokarpovye* [Handbook of the lichens of the USSR. Iss. 4. Verrucariaceae – Pilocarpaceae]. Leningrad: 290–321. [Охнер А. Н. 1977. Род *Endopyrenium* Flot. *Определитель лишайников СССР. Вып. 4. Веррукариевые – Пилокарповые.* Л.: 112–127].
- Paukov A. G., Teptina A. Y. 2013. Lichens of the nature Park “Olenyi Ruchyi” (Sverdlovsk Region). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 47: 237–252. [Пауков, А. Г., Тептина, А. Ю. 2013. Лишайники природного парка «Оленьи ручьи» (Свердловская область). *Новости систематики низших растений* 47: 237–252]. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2013.47.237>
- Roux C., Monnat J.-Y., Gonnet D., Poumarat S., Esnault J., Bertrand M., Gardiennet A., Masson D., Bauvet C., Lagrandie J. et al. 2020. *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine. 3e édition revue et augmentée.* Fontainebleau: 1769 p.
- Savich V. P. 1950. Underwater lichens. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V. L. Komarova AN SSSR* 2(5): 148–170. [Савич В. П. 1950. Подводные лишайники. *Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР* 2(5): 148–170].
- Sedelnikova N. V. 1984. A new species of *Aspicilia* from the Sangilen Plateau of Tuva ASSR. *Botanicheskiy zhurnal* 69(11): 1552–1554. [Седельникова Н. В. 1984. Новый вид *Aspicilia* из нагорья Сангилен Тувинской АССР. *Ботанический журнал* 69(11): 1552–1554].
- Sedelnikova N. V. 2001. *Lishainiki Zapadnogo i Vostochnogo Sayana* [Lichens of the Western and Eastern Sayan Mountains]. Novosibirsk: 188 p. [Седельникова Н. В. 2001. *Лишайники Западного и Восточного Саяна.* Новосибирск: 188 с.]

- Sedelnikova N. V., Sedelnikov V. P. 2018. An appreciation of the participation of lichen species at high-mountain phytocoenosis of Republic Tuva. *Rastitelnyi Mir Aziatskoi Rossii* 3(31): 9–35. [Седельникова Н. В., Седельников В. П. 2018. Оценка участия видов лишайников в высокогорных фитоценозах Республики Тыва. *Растительный мир Азиатской России* 3(31) 9–35]. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3\(9-35\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3(9-35))
- Shivarov V. V., Stoykov D. Y. 2012. New records of Pyrenocarporous lichenized fungi from Bulgaria. *Mycotaxon* 121: 133–138. <https://doi.org/10.5248/121.133>
- Smith C. W., Aptroot A., Coppins B. J., Fletcher A., Gilbert O. L., James P. W., Wolesey P. A. 2009. *The lichens of Great Britain and Ireland*. London: 1046 p.
- Sonina A. V., Fadeeva M. A., Markovskaya E. F. 2000. Patterns of formation of epilithic lichen associations of the east shore of the Onega Lake. *Botanicheskii zhurnal* 85(8): 98–106. [Сонина А. В., Фадеева М. А., Марковская Е. Ф. 2000. Закономерности формирования прибрежных эпилитных лишайниковых сообществ восточного побережья Онежского озера. *Ботанический журнал* 85(8): 98–106].
- Sonina A. V. 2017. *Epilithnye lishainiki v pribrezhnykh i skal'nykh ekosistemakh Severo-Zapada Rossii* [Epilithic lichens in coastal and rocky ecosystems of North-West Russia]. Petrozavodsk. [Сонина А. В. 2017. *Эпилитные лишайники в прибрежных и скальных экосистемах Северо-Запада России*. Петрозаводск].
- Sonina A. V., Markovskaya E. F. 2013. Innovative approach in lichenoidication using epilithic lichens for coastal-water environment assessment. *Innovatsii i investitsii* 1: 218–221. [Сонина А. В., Марковская Е. Ф. 2013. Инновационный подход в лишеноиндикации с использованием эпилитных лишайников для оценки состояния прибрежно-водной среды. *Инновации и инвестиции* 1: 218–221].
- Sonina A. V., Mikhaylina P. A. 2016. Vital strategies of lichens in littoral saxicolous lichen communities. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* 2(155): 49–56. [Сонина А. В., Михайлина П. А. 2016. Жизненные стратегии лишайников в прибрежных литофитных синузиях. *Ученые записки Петрозаводского государственного университета* 2(155): 49–56].
- Sonina A. V. 2014. Species diversity of epilithic lichens on the territory of North-West Russia. *Fundamentalnye issledovaniya* 3: 505–509. [Сонина А. В. 2014. Видовое разнообразие эпилитных лишайников на территории Северо-Запада России. *Фундаментальные исследования* 3: 505–509].
- Spisok likhenoflory Rossii* [A checklist of the lichen flora of Russia]. 2010. St. Petersburg: 194 p. [Список лишенофлоры России. 2010. СПб.: 194 с.].
- Stepanchikova I. S., Gagarina L. V. 2014. Chapter 8. Collection, identification and storage of lichenological collections. *Flora lishainikov Rossii. Biologiya, ekologiya, raznoobrazie, rasprostranenie i metody izucheniya lishainikov* [The lichen flora of Russia. Biology, ecology, diversity, distribution, and methods to study lichens]. Moscow; St. Petersburg: 204–219. [Степанчикова И. С., Гагарина Л. В. 2014. Гл. 8. Сбор, определение и хранение лишенологических коллекций. *Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников*. М.; СПб.: 204–219].
- Thüs H., Aptroot A., Seaward M. 2014. Freshwater lichens. *Freshwater fungi and fungal-like organisms*. Berlin: 333–358.
- Thüs H., Schultz M. 2009. *Fungi: lichens. Pt. 1 (Süßwasserflora Von Mitteleuropa / Freshwater Flora of Central Europe)*. Heidelberg: 223 p.
- Urbanavichene I. N., Urbanavichus G. P. 1999. Addition to the to the lichen flora of the Khamar-Daban Range (Southern Baikal region). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 33: 161–171. [Урбанавичене И. Н., Урбанавичус Г. П. 1999. К флоре лишайников хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье). *Новости систематики низших растений* 33: 161–171].
- Urbanavichene I. N., Urbanavichus G. P. 2019. Contributions to the lichen flora of the North Ossetia Nature Reserve (Republic of North Ossetia — Alania). I. Cluster “Shubi”. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 53(2): 349–368. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.2.349>

- Urbanavichene I. N., Urbanavichus G. P. 1998. Lichens of the Baikal Strict Reserve (annotated list). *Flora i fauna zapovednikov* 68: 1–55. [Урбанавичене И. Н., Урбанавичус Г. П. 1998. Лишайники Байкальского заповедника (аннотированный список видов). *Флора и фауна заповедников* 68: 1–55].
- Urbanavichus G., Ahti T., Urbanavichene I. 2008. Catalogue of lichens and allied fungi of Murmansk Region, Russia. *Norrinia* 17: 1–80 p.
- Urbanavichus G., Ismailov A. 2013. The lichen flora of Gunib plateau, inner-mountain Dagestan (North-East Caucasus, Russia). *Turkish Journal of Botany* 37(4): 753–768. <https://doi.org/10.3906/bot-1205-4>
- Urbanavichus G., Urbanavichene I. 2017. New and noteworthy records of lichen-forming and lichenicolous fungi from Abrau Peninsula (NW Caucasus, Russia). *Flora Mediterranea* 27: 175–184. <https://doi.org/10.7320/FlMedit27.175>
- Urbanavichus G., Urbanavichene I. 2019. New records of lichens and lichenicolous fungi from the Central Caucasus (Russia). *Herzogia* 32(1): 127–135. <https://doi.org/10.13158/heia.32.1.2019.127>
- Vondrak J., Frolov I., Davydov E. A., Yakovchenko L., Malíček J., Svoboda S., Kubásek J. 2019. The lichen family Teloschistaceae in the Altai-Sayan region (Central Asia). *Phytotaxa* 396(1): 1–66. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.396.1.1>
- Wei J. C. 2020. *The enumeration of lichenized fungi in China*. Beijing: 606 p. (In Chinese with English preface).
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. *Santesson's checklist of Fennoscandian lichen-forming and lichenicolous fungi*. Uppsala: 933 p.
- Yakovchenko L. S., Zhuykov K. A., Kipriyanova L. M. 2024. First information about freshwater lichens of Teletskoye Lake. *Polevye issledovaniya v Altaiskom biosfernom zapovednike* 6. [Яковченко Л. С., Жуйков К. А., Киприянова Л. М. 2024. Первые сведения о пресноводных лишайниках Телецкого озера. *Полевые исследования в Алтайском биосферном заповеднике* 6] (in press).
- Zhdankina E. M., Antipov N. I. 1968. Water exchange of floodplain xerophytes. *Uchenye Zapiski Ryazanskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta* 68: 102–121. [Жданкина Е. М., Антипов Н. И. 1968. Водобмен пойкилоксерофитов. *Ученые записки Рязанского государственного педагогического института* 68: 102–121].
- Zhdanov I. S. 2013. Additions to the lichen flora of Central Siberian Biosphere Reserve (Krasnoyarsk Territory). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 47: 200–214. [Жданов И. С. 2013. Дополнения к лишайнофлоре Центральносибирского биосферного заповедника (Красноярский край). *Новости систематики низших растений* 47: 200–214]. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2013.47.200>