

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ ПО ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

© 2003 М.В. Шустов

Ульяновский государственный педагогический университет

Рассмотрены и проанализированы закономерности распределения лишайников по Приволжской возвышенности, среди которых наиболее важными являются фитохориономические закономерности, закономерности, связанные с современным распределением растительного покрова, а также с особенностями геоморфологического строения и флорогенеза.

Современный растительный покров Приволжской возвышенности в значительной степени нарушен в результате многовековой хозяйственной деятельности [33, 46, 49], что, наряду с его природной мозаичностью и естественным взаимопроникновением фитоценозов, создает определенные затруднения при анализе распределения видов по исследуемой территории. Тем не менее, можно выявить ряд закономерностей распределения лишайников по Приволжской возвышенности [36, 37, 38, 39, 40, 41, 43, 44, 45, 48, 50], из которых важнейшими являются фитохориономические закономерности, закономерности, связанные с современным распределением растительного покрова, а также с особенностями геоморфологического строения и флорогенеза.

Фитохориономические закономерности

Приволжская возвышенность расположена в Восточноевропейской провинции Циркумбореальной области Бореального подцарства Голарктического царства [27]. На территории возвышенности расположены 2 района Флоры Восточной Европы - Волжско-Донской и Нижне-Донской (Рис. 1), граница между которыми соответствует административной границе между Саратовской и Волгоградской областями [30]. Следует отметить, что ряд лишайников на Приволжской возвышенности произрастает только в границах Нижне-Донского флористического района. К

ним относятся виды *Aspicilia aspera* (Meresck.) Tomin, *A. esculenta* (Pall.) Flag., *A. fruticulosa* (Eversm.) Flag., *A. hispida* Meresck., *Caloplaca alociza* (A.Massal.) Mig., *C. lactea* (A.Massal.) Zahlbr., *C. paulsenii* (Vain.) Zahlbr., *C. tominii* Savicz, *Thelidium velutinum* (Bernh.) Kцrb., *Thrombium cretaceum* Oxner, причем большинство перечисленных видов находятся на северных границах ареалов. Флористические границы в известной степени являются условными, выраженными недостаточно ясно [27]. Ан. А. Федоров [28] указывал на исключительно утилитарный смысл существующего флористического районирования Европейской части СССР, считая его непригодным "для установления естественных подразделений, или фитохорий..." Согласно флористическому районированию Европейской части СССР, проведенному Ан. А. Федоровым, Приволжская возвышенность расположена в Европейской провинции Евро-Сибирской подобласти Северо-Голарктической области Голарктического царства. Флора возвышенности относится к Восточному и Прибалтийско-Волго-Днепровскому флористическим округам Европейской провинции. Граница между флористическими округами на Приволжской возвышенности проходит на широте Саратова (несколько севернее, по сравнению с границей между районами Флоры Восточной Европы). Необходимо отметить, что распространение некоторых видов лишайников на Приволжской возвышенности соответствует границе между флористи-

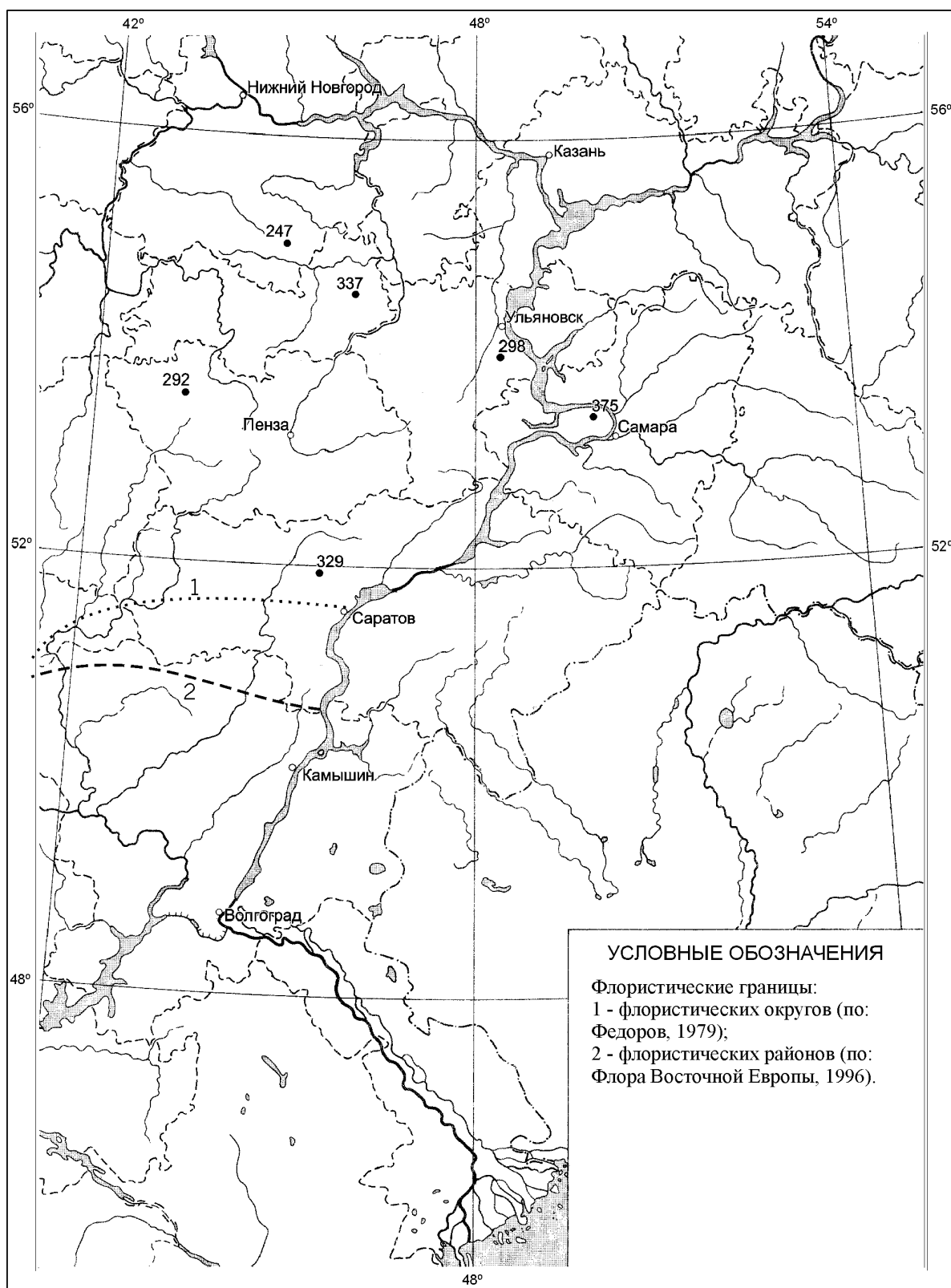


Рис 1. Флористические границы на Приволжской возвышенности

ческими округами, причем северные границы ареалов данных лишайников соответствуют границам Восточного флористического округа. В дополнение к видам, указанным выше, следует добавить *Cetraria steppae*

(Savicz) Kdrnef., *Phaeorrhiza sareptana* (Tomin) H.Mayrhofer & Poelt, *Collema minor* (Pakh.) Tomin, *Thelocarpon imperceptum* (Nyl.) H.Magn. var. *polysporum* (Tomin) Oxner.

Таким образом, распространение ряда

видов лишайников на Приволжской возвышенности соответствует существующим флористическим границам: между флористическими районами Восточноевропейской провинции Циркумбореальной области, а также границам между флористическими округами Европейской провинции Северо-Голарктической области, согласно районированию Ан. А. Федорова. Данные особенности распространения лишайников на Приволжской возвышенности, безусловно, заслуживают внимания, учитывая значительную протяженность ареалов лишайников. Наибольший интерес представляют виды, северные границы ареалов которых соответствуют существующим флористическим границам. Следует также отметить, что В.А. Сагалаев [26] выделяет самостоятельный Поволжский округ Восточноевропейской флористической провинции, северные и южные границы которого на Приволжской возвышенности практически совпадают с рассмотренными выше флористическими границами.

Закономерности, связанные с современным распределением растительного покрова

Согласно районированию растительности Европейской части СССР растительный покров Приволжской возвышенности подразделяется на 3 части (рис. 2) [25]. Северную и центральную части возвышенности занимает часть Среднерусской подпровинции Восточноевропейской провинции Европейской широколиственной области. Южную часть возвышенности занимает часть Среднедонской подпровинции Причерноморской (Понтической) провинции Евразийской степной области. Между ними, в центральной части возвышенности, располагается часть Среднерусской (Верхнедонской) подпровинции Восточноевропейской лесостепной провинции Евразийской степной области, занимающая переходную зону между лесной и степной частями Приволжской возвышенности. В распределении большинства лишайников по Приволжской возвышенности отчетливо проявляются следствия “размещения в пространстве закономерных сочетаний сообществ” [13].

В северной и центральной частях возвышенности расположена часть **Среднерусской подпровинции Восточноевропейской провинции Европейской широколиственной области**. В пределах данной территории типичными являются **широколиственные леса** [9], а также представлены **подтаежные леса**, занимающие менее благоприятные местообитания [3]. Среди широколиственных лесов выделяются липово-дубовые и дубовые среднерусско-приволжские северные и среднерусско-приволжские южные. **Луговые степи и остепненные луга** на Приволжской возвышенности к настоящему времени практически не сохранились, сведения о них приводятся в основном по работе С.И. Коржинского [14] (см. также [16, 19]).

Среднерусско-приволжские северные широколиственные леса образуют особую полосу в северной части Приволжской возвышенности. Именно в данной группе лесов разнообразие и обилие эпифитных лишайников выражено наиболее полно. Среди эпифитов преобладают лишайники неморального географического элемента: *Arthonia byssacea* (Weigel.) Almq, *A. caesia* (Flot.) Arnold, *A. mediella* Nyl. *A. dispersa* (Schrader.) Nyl., *A. radiata* (Pers.) Ach., *Bacidia beckhausii* Kurb., *B. polychroa* (Th. Fr.) Kurb., *B. rubella* (Hoffm.) A. Massal., *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *Lecania fuscella* (Schaer.) A. Massal., *L. prasinoides* Elenk., *Lecanora allophana* Nyl., *L. argentata* (Ach.) Malme, *L. carpinea* (L.) Vain., *L. leptyroides* (Nyl.) Degel., *L. glabrata* (Ach.) Malme, *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot., *Melanelia exasperata* (D. Not.) Essl. *M. glabra* (Schaer.) Essl., *Parmelina quercina* (Willd.) Hale, *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl., *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg, *Ph. orbicularis* (Neck.) Moberg, *Physcia adscendens* (Fr.) H. Oliver, *Ph. aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fyrrn., *Ph. stellaris* (L.) Nyl., *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt, *Ph. distorta* (With.) J.R. Laundon, *Ph. enteroxantha* (Nyl.) Poelt, *Ph. grisea* (Lam.) Poelt, *Ph. perisidiosa* (Erichsen) Moberg, *Ph. venusta* (Ach.) Poelt, *Ramalina baltica* Lettau, *R. farinacea* (L.) Ach., *Rinodina archaea* (Ach.) Arnold, *R. pyrina* (Ach.) Arnold, *Xanthoria fallax*

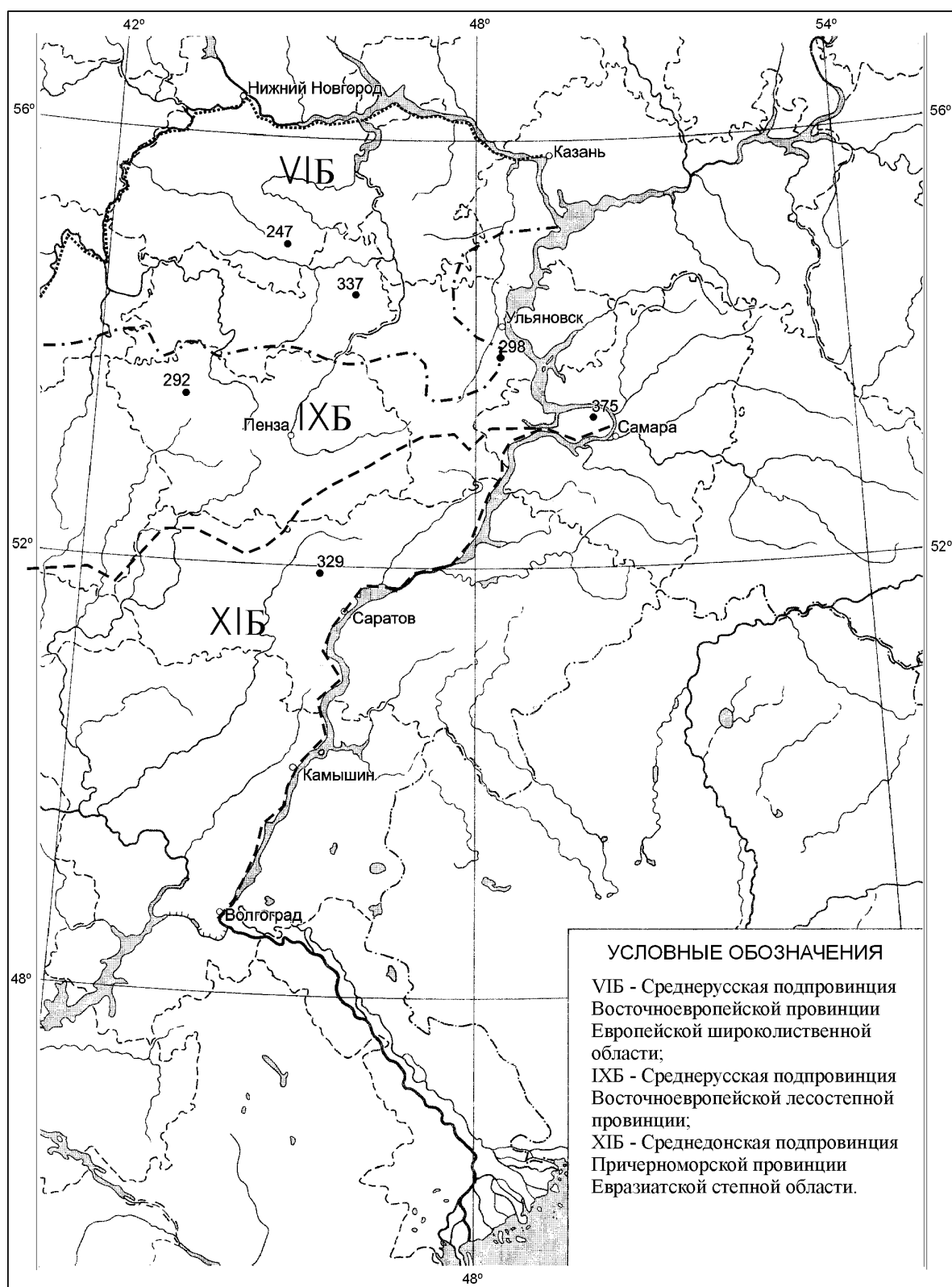


Рис. 2. Ботанико-географическое районирование Приволжской возвышенности (по: [25]).

(Hepp) Arnold, *X. parietina* (L.) Th. Fr. и многие другие. Значительно представлены бореальные эпифитные виды: *Leptorhaphis atomaria* (Ach.) Szatala, *Arthonia mediella* Nyl., *Bacidia naegelii* (Hepp) Zahlbr., *Hypogymnia*

tubulosa (Schaer.) Hav., *Lecania cyrtella* (Ach.) Th. Fr., *L. dubitans* (Nyl.) A.L. Sm., *Imschaugia aleurites* (Ach.) S.L.F. Meyer, *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl., *M. olivacea* (L.) Essl., *M. subargentifera* (Nyl.) Essl., *M. subaurifera*

(Nyl.) Essl., *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl., *Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale, *Vulpicida pinastris* (Scop.) J.-E. Mattson et Lai и др. Довольно обычны мультizonальные эпифитные лишайники *Chrysotrix candelaris* (L.) J.R. Laundon, *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd, *Caloplaca holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A.E. Wade, *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Мьлл. Arg., *Parmelia sulcata* Tayl., *Physcia dubia* (Hoffm.) Lettau, *Ph. tribacia* (Ach.) Nyl., *Xanthoria candelaria* (L.) Th. fr. На пнях и валеже довольно часто произрастают *Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. pyxidata* (L.) Hoffm., *C. botrytes* (K.G. Hagen) Willd. и др. На почве довольно обычны *Peltigera canina* (L.) Willd., *P. rufescens* (Weiss) Humb.

Широколиственные леса Приволжской возвышенности привлекали внимание многих ботаников. Наибольший интерес вызывали так называемые “корабельные рощи” [15], или “кайбицкие дубравы”, когда-то распространенные значительной полосой на территории современных Татарской и Чувашской республик. В настоящее время “корабельные рощи” сохранились в северо-восточной части возвышенности на площади 2 кварталов в Татарстане, и на небольших участках в Чувашской республике. Необходимо отметить, что только в этих сообществах были обнаружены третичные реликты *Flavoparmelia soledians* (Nyl.) Hale, *Hypotrachina revoluta* (Flörke) Hale, *Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W. Culb. et C. Culb. Следует указать, что именно в данных дубравах и их дериватах в 1883 г. П.Н. Крыловым были собраны реликтовые виды *Tuckneraria laureri* (Kremp.) Randle ex Thell и *Ramalina thrausta* (Ach.) Nyl. ([10]; LE).

Среднерусско-приволжские южные широколиственные леса почти не сохранились в границах Европейской широколиственной области, и в настоящее время представлены небольшими участками в лесостепной и степной частях Приволжской возвышенности [11]. Следует отметить, что отдельные, относительно сохранившиеся в пределах Европейской широколиственной области на Приволжской возвышенности участки

среднерусско-приволжских южных широколиственных лесов в лихенофлористическом отношении несколько отличаются от среднерусско-приволжских северных. Основу флоры лишайников данных лесов также составляют вышеперечисленные виды, относящиеся к неморальному географическому элементу, однако, в среднерусско-приволжских южных широколиственных лесах отсутствуют многие виды, относящиеся к бореальному географическому элементу, а мультizonальные лишайники представлены более значительно. Необходимо отметить, что именно в данной категории лесов в центральной и восточной частях возвышенности изредка встречаются третичные реликтовые лишайники *Flavopunctelia soledica* (Nyl.) Hale и *Phaeophyscia endococcina* (Kürb.) Moberg.

Подтаежные леса. Данная обобщенная ботанико-географическая категория объединяет следующие типы растительных сообществ: **сосняки с разреженным моховым и лишайниковым покровом кустарничково-травяные**, а также **сосновые и широколиственно-сосновые леса** [5]. В лихенофлористическом отношении наибольшим разнообразием и видовым богатством отличаются **сосняки с разреженным моховым и лишайниковым покровом кустарничково-травяные**, произрастающие на песках или бедных песчаных почвах. На Приволжской возвышенности данные леса сохранились на территории Чувашской республики, Ульяновской и Пензенской областей. Напочвенный покров этих лесов является “царством кладоний”. В нем аспектируют представители рода *Cladonia* Hill ex P. Browne: *C. arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg. по вершинам холмов обильно развиты *C. stellaris* (Opiz) Pouzard & Vezda, *C. uncialis* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *C. turgida* Hoffm., часто встречаются *C. crispata* (Ach.) Flot., *C. furcata* (Huds.) Schrad., *C. glauca* Flörke, *C. gracilis* (L.) Willd. В целом, в данных сосняках произрастают более 40 видов рода *Cladonia*. В напочвенном покрове довольно обычны представители рода *Peltigera* Willd.: *P. canina* (L.) Willd., *P. didactyla* (With.) J.R. Laundon, *P. malacea* (Ach.) Funck, *P.*

polydactyla (Neck.) Hoffm., *P. rufescens* (Weiss) Humb. Относительно часто встречается *Cetraria islandica* (L.) Ach. Только в центральной части Приволжской возвышенности в данных сосняках были обнаружены единичные местообитания *Cetraria ericetorum* Opiz и *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr.

Основу эпифитной лишенофлоры данных лесов составляют бореальные лишайники *Arthonia mediella* Nyl., *A. didyma* Kцrb., *Bacidia subincompta* (Nyl.) Arnold, *B. naegelii* (Hepp) Zahlbr., *B. igniarii* (Nyl.) Oxner, *Biatora helvola* Kцrb. ex Hellb., *B. vernalis* (L.) Th. Fr., *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw., *B. furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw., *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *B. implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw., *B. trichodes* (Michx) Brodo et D. Hawksw., *Buellia schaeereri* De Not., *Candelariella lutella* (Vain.) Rдсдnen, *Evernia mesomorpha* Nyl., *Hypocenomyce anthracophila* (Nyl.) P. James & Gotth. Schneid. in Gotth. Schneid., *H. scalaris* (Ach.) M. Choisy, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *H. tubulosa* (Schaer.) Hav., *Lecanora piniperda* Kцrb., *L. saligna* (Schrاد.) Zahlbr., *L. expallens* Ach., *L. cadubriae* (A.Massal.) Hedl., *L. populicola* (DC. in Lam. & DC.) Duby, *L. symmicta* (Ach.) Ach., *Lecania cyrtella* (Ach.) Th. Fr., *L. dubitans* (Nyl.) A.L. Sm., *Lecidea turgidula* Fr., *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl., *M. olivacea* (L.) Essl., *M. septentrionalis* (Lynge) Essl., *M. subargentifera* (Nyl.) Essl., *M. subaurifera* (Nyl.) Essl., *Mycobilimbia tetramera* (De Not.) Clauzade, *Diederix & Roux*, *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl., *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg, *Platismatia glauca* (L.) W. Culb. et C. Culb., *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Thelocarpon laureri* (Flot.) Nyl., *Ramalina dilacerata* (Hoffm.) Hoffm., *R. roesleri* (Hochst. ex Schaer.) Hue, *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vezda, *Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale, *T. sepincola* (Ehrh.) Hale, *Usnea fragilescens* Hav. ex Lynge, *U. hirta* Webb. in Wigg., *U. subfloridana* (Ehrh.) Hale, *Vulpicidia pinastris* (Scop.) J.-E. Matson et Lai, *Xanthoria polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber и многие другие. Следует отметить, что уровень видового разнообразия эпифитной лишенофлоры

в данной категории сосняков значительно варьирует, т.к. в основном, эти леса представляют собой монодоминантные насаждения, составленные *Pinus sylvestris* I - II классов бонитета. Подлесок, состоящий из *Quercus*, *Tilia*, *Acer*, *Betula* и т.д., в данных лесах развит слабо и встречается лишь местами. Наибольшее видовое разнообразие эпифитной лишенофлоры характерно для участков данных сосняков с развитым подлеском, причем на гладкой коре *Quercus*, *Tilia* и пр. часто произрастают и неморальные виды лишайников. Однако, количественно в эпифитной лишенофлоре сосняков с разреженным моховым и лишайниковым покровом травяных и кустарничково-травяных безусловно преобладают бореальные лишайники.

Широколиственно-сосновые леса, как правило, представлены двухъярусными древостоями, в первом ярусе которых растет сосна, а во втором - широколиственные породы. Подлесок довольно разнообразен по составу, но, как правило, довольно редкий, неравномерного сложения. Напочвенный лишайниковый покров в данных лесах не развит. Изредка встречаются отдельные мелкие куртинки видов рода *Cladonia* Hill ex P. Browne, отдельные экземпляры видов рода *Peltigera* Willd. В целом данная категория лесов характеризуется большим типологическим разнообразием и, что очень важно, различными количественными соотношениями хвойных и широколиственных пород в древостоях. Что отражается на встречаемости эпифитных лишайников в данных лесах. Можно утверждать, что эпифитная флора лишайников широколиственно-сосновых лесов Приволжской возвышенности отличается наибольшим видовым разнообразием, т.к. она включает значительную часть вышеперечисленных бореальных и неморальных эпифитных лишайников. Количественные соотношения бореальных и неморальных лишайников во флорах отдельных участков широколиственно-сосновых лесов зависят от соотношения хвойных и широколиственных пород в древостоях, и значительно варьируют от неморально-бореальных до бореально-неморальных вариантов лишенофлоры.

Луговые степи и остепненные луга на Приволжской возвышенности практически не сохранились [16, 19]. В отдельных сохранившихся фрагментах данных сообществ, очень небольших по занимаемой площади, обследованных в бассейне реки Сура, а также на территории Ульяновской области, Мордовской и Татарской республик, лишайники не обнаружены.

В целом, заслуживает внимания тот факт, что лихенофлора Приволжской возвышенности в границах Европейской широколиственной области (да и всей возвышенности) является неморально-бореальной. Причем южные границы ареалов большинства бореальных видов на равнине на Приволжской возвышенности совпадают с границами Европейской широколиственной области в данном регионе.

Среднерусская (Верхнедонская) подпровинция Восточноевропейской лесостепной провинции Евразийской степной области на Приволжской возвышенности занимает относительно небольшую полосу в центральной и северо-восточной частях региона. Природный растительный покров данной территории в значительной степени нарушен и в настоящее время представлен небольшими участками **среднерусско-приволжских и южноприволжских широколиственных лесов**, Жигулевским участком **среднерусско-приволжских липовых лесов**, небольшими массивами **восточноевропейских лесостепных и степных сосновых лесов**, а также отдельными участками **настоящих, или типичных степей**, представленных **разнотравно-дерновиннозлаковыми, и дерновиннозлаковыми (бедноразнотравными) степями** [2, 17, 19], сохранившимися на крутых южных склонах останцев. Следует отметить, что **остепненные луга и луговые степи** в данной части Приволжской возвышенности нами не обнаружены.

В целом, лесная лихенофлора лесостепной части Приволжской возвышенности представлена меньшим количеством видов по сравнению с флорой лишайников лесной части региона. Это связано с особенностями ареалов многих вышеуказанных бореальных

видов, а также с возрастом (многие леса подвергались вырубкам, в отдельных случаях сплошным, в последние 100 лет) и меньшей протяженностью лесных участков в лесостепной части возвышенности. **Среднерусско-приволжские и южноприволжские широколиственные леса** представлены относительно небольшими участками. Основу флоры лишайников данных лесов составляют неморальные виды с голарктическими и мультирегиональными ареалами, а также мультизональные лишайники. Следует указать виды *Anaptychia ciliaris* (L.) Kцrb., *Bacidia polychroa* (Th. Fr.) Kцrb., *B. laurocerasi* (Delise in Duby) Zahlbr., *B. rubella* (Hoffm.) A. Massal., *Caloplaca cerinella* (Nyl.) Flagey, *Buellia epipolia* (Ach.) Mong., *B. alboatra* (Hoffm.) Th. Fr., *B. disciformis* (Fr.) Mudd, *Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau, *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Chrysotrix candelaris* (L.) J.R. Laundon, *Cladonia chlorophaea* (Flцrke ex Sommerf.) Spreng., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. pyxidata* (L.) Hoffm., *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *Lecanora chlarotera* Nyl., *L. rugosella* Zahlbr., *L. sambuci* (Pers.) Nyl., *L. hagenii* (Ach.) Ach., *Melanelia exasperata* (DNot.) Essl., *M. fuliginosa* (Fr. ex Duby) Essl. in Egan, *Parmelia sulcata* Tayl., *Parmelina quercina* (Willd.) Hale, *P.tiliace* (Hoffm.) Hale, *Phaeophyscia sciastra* Ach.) Moberg, *Ph. nigricans* (Flцrke) Moberg, *Physcia dimidiata* (Arnold) Nyl., *Ph. tribacia* (Ach.) Nyl., *Ph. stellaris* (L.) Nyl., *Physconia distorta* (With.) J.R. Laundon, *Ramalina farinacea* (L.) Ach., *R. polinaria* (Westr.) Ach., *Rinodina exigua* (Ach.) Gray, *R. sophodes* (Ach.) A. Massal., *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr., *X. parietina* (L.) Th. Fr. Современная лихенофлора **среднерусско-приволжских липовых лесов** принципиально не отличается от таковой широколиственных лесов в лесостепной части Приволжской возвышенности. Следует отметить, что ряд видов, характерных для широколиственных лесов, в липовых лесах Жигулей не обнаружен. Необходимо также указать, что только в этих лесах в 1945 г. А.М. Семенов-Тян-Шанской была обнаружена *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. ([4, 35], LE).

Восточноевропейские лесостепные и

степные сосновые леса встречаются небольшими разрозненными массивами и в типологическом отношении широко варьируют - от остепненных сосняков с лишайниковым покровом до широколиственно-сосновых и сосновых лесов со степными и южноборовыми кустарниками [27]. В лихенофлористическом отношении наибольшим видовым разнообразием отличаются **сосняки с лишайниковым покровом**, произрастающие в основном по вершинам и склонам останцев палеогенового плато. В напочвенном покрове встречаются эпигейные лишайники родов *Cladonia Hill ex P. Browne* и *Peltigera Willd.* Очень редко встречаются *Cladonia stellaris (Opiz) Pouzard & Vmzda*, и *Cetraria islandica (L.) Ach.*, несколько чаще - *C. arbuscula (Wallr.) Flot.* и *C. rangiferina (L.) Weber ex F.H. Wigg.*, довольно обычны *C. botrytes (K.G. Hagen) Willd.*, *C. cariosa (Ach.) Spreng.*, *C. carneola (Fr.) Fr.*, *C. cenotea (Ach.) Schaer.*, *C. chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng.*, *C. coniocraea (Flörke.) Spreng.*, *C. fimbriata (L.) Fr.*, *C. macilenta Hoffm.*, *Peltigera didactyla (With.) J.R. Laundon*, *P. praetextata (Flörke ex Sommerf.) Zopf.*, *P. rufescens (Weiss) Humb.*

Эпифитная лихенофлора в основном представлена накипными бореальными и мультizonальными лишайниками - *Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins & Scheid*, *Bacidia naegelii (Hepp) Zahlbr.*, *Buellia geophyla (Flörke ex Sommerf.) Lynge*, *B. disciformis (Fr.) Mudd*, *Candelariella vitellina (Hoffm.) Mьll. Arg.*, *Lecanora cadubriae (A. Massal.)*, *L. hagenii (Ach.) Ach.*, *Lecidea symmicta (Ach.) Ach.*, *Lecidella laureri (Hepp) Kцrb.*, *Rinodina exigua (Ach.) Gray*, *Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vezda*, и др. В наиболее протяженных и старых лесах встречаются листоватые и кустистые лишайники - *Hypogymnia physodes (L.) Nyl.*, *Bryoria capillaris (Ach.) Brodo et D.Hawksw.*, *Evernia mesomorpha Nyl.*, *Melanelia olivacea (L.) Essl.*, *Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl.*, *Usnea hirta Webb. in Wigg.*, *U.subfloridana Stirt.*, *Vulpicida pinastri (Scop.) J.E. Mattson et Lai.*

В широколиственно-сосновых и сосновых лесах со степными и южноборовыми

кустарниками эпигейные лишайники встречаются редко. Единично отмечены представители рода *Peltigera Willd.*, а также мультizonальные виды *Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng.*, *C. pyxidata (L.) Hoffm.*, *C. fimbriata (L.) Fr.* Эпифитная лихенофлора данной категории сосняков, состоящая из перечисленных выше эпифитных лишайников, значительно варьирует в зависимости от степени развития подлеска, соотношения хвойных и широколиственных пород в древостое, а также в зависимости от возраста лесных массивов и их протяженности. Нужно отметить, что мультizonальные лишайники играют значительную роль в сложении эпифитной флоры лишайников данных лесов, которая представлена различными вариантами - от бореально- до неморально - мультizonальных.

Степная растительность на Приволжской возвышенности в настоящее время представлена небольшими участками, сохранившимися лишь на достаточно крутых склонах и отдельных вершинах останцев. Следует отметить, что **разнотравно-дерновиннозлаковые** и **дерновиннозлаковые (бедноразнотравные) степи** сохранились в данном регионе лишь отчасти [2, 17, 19] и представлены отдельными фрагментами. В целом, степная флора лишайников Приволжской возвышенности представляет значительный интерес в географическом и флорогенетическом отношении. Она объединяет виды, относящиеся к аридному, арктовысокогорному, гипоарктомонанному, монанному и мультizonальному географическим элементам, многие из которых входят в состав различных реликтовых элементов лихенофлоры региона. Следует отметить, что в **разнотравно-дерновиннозлаковых степях** лишайники встречаются не часто. Немногочисленные экземпляры *Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.* и *Lecanora hagenii (Ach.) Ach.* были обнаружены на растительных остатках в изреженных участках данных степей, а также отдельные образцы напочвенных видов *Cladonia pocillum (Ach.) Grognot* и *Fulgensia fulgens (Sw.) Elenk.*, произраставших по границам указанных степных участков на обры-

вах у вершин останцев. Наибольшее обилие и разнообразие степной лишенофлоры наблюдается в **дерновиннозлаковых (сухих) степях**, представленных **типчакково-ковыльными (бедноразнотравными) степями**. В современной степной флоре лишайников возвышенности преобладают аридные и мультizonальные эпигейные виды - *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale, *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. in Hawksw., *D. scruposus* (Schreb.) Norman, *Cladonia convoluta* (Lam.) Anders., *C. foliacea* (Huds.) Willd., *C. pocillum* (Ach.) Grognot, *C. subrangiformis* Sandst., *Toninia physaroides* (Opiz) Zahlbr., *Catapyrenium rufescens* (Ach.) Breuss in Poelt & H. Mayrhofer. Изредка встречаются *Fulgensia fulgens* (Sw.) Elenk., *F. desertorum* (Tomin) Poelt, *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm. На выходах твердых пород и камнях довольно обычны *Aspicilia cinerea* (L.) Кцрб., *A. contorta* (Hoffm.) Krempelh., *Acarospora veronensis* A. Massal., *A. fuscata* (Schrad.) Th. Fr., *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh., *L. crenulata* Hook., *L. frustulosa* (Dicks.) Ach., *Neofusciella pulla* (Ach.) Essl., *Xanthoparmelia somloensis* (Gyeln.) Hale, *Lobothallia radiosa* (Hoffm.) Hafelcner, *L. alphoplaca* (Wahlenb. in Ach.) Hafellner, *Lecidella stigmatea* (Ach.) Hertel & Leuckert, *Verrucaria muralis* Ach., *V. nigrescens* Pers., *V. fusca* Pers. *Sarcogyne regularis* Кцрб. и др. На мхах и растительных остатках встречаются *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr., *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach., *L. crenulata* Hook. var. *terrigena* Steiner, *Lecania alexandrae* Tomin var. *schperkii* Oxner и др. Только в степях, расположенных на вершинах останцев в центральной и восточной частях региона, изредка встречаются арктовысокогорные виды *Phaeophyscia constipata* (Norrl. & Nyl.) Moberg, *Polyblastia muralis* (Hepp) Oxner, *Rinodina turphacea* (Wahlenb.) Кцрб, гипоарктомонтанные - *Aspicilia cupreoatra* (Nyl.) Arnold, *Caloplaca viridirufa* (Ach.) Zahlbr., *Rinodina milvina* (Wahlenb. in Ach.) Th. Fr., *R. conradii* Кцрб., *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., монтанные - *Lecanora crustacea* (Savicz) Zahlbr., *Aspicilia rubiginosa* (Rehm) Hue, *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman, *Rhizocarpon*

saanalense Rдсднен, *Lecidea lurida* (Ach.) DC. и др. Необходимо отметить произрастание в данных участках степей интересных в ареалогическом отношении аридных лишайников - *Aspicilia transbaicalica* Oxner, *Lecanora bolcana* (Pollin.) Poelt, *Parmelia ryssolea* (Ach.) Nyl., *Rinodina mucronatula* H. Magn.

Восточная часть **Среднедонской подпровинции Причерноморской (Понтической) провинции Евразийской степной области** занимает южную оконечность Приволжской возвышенности на территории Саратовского и Волгоградского предволжья. В северной части данной территории встречаются отдельные массивы **южноприволжских широколиственных лесов**, и по всему региону на склонах балок и оврагов произрастают **байрачные леса** [12]. Необходимо также указать на относительно сохранившиеся участки **настоящих, или типичных степей** [2, 17, 19], представленных в основном **дерновиннозлаковыми (бедноразнотравными) степями**, и небольшими участками **разнотравно-дерновиннозлаковых степей**, а также отдельные небольшие участки **петрофитной растительности (вне горных систем)**, представленные **правобережновожскими петрофитными тимьянниками и тимьянниковыми степями на обнажениях мела и мергелей** [18]. Следует отметить, что леса, произрастающие в границах Евразийской степной области на Приволжской возвышенности, в настоящее время представлены небольшими по занимаемой площади массивами, образованными низкоствольными (IV-V классов бонитета) разреженными насаждениями *Quercus robur* порослевого происхождения. Эпифитная флора лишайников данных лесов достаточно бедна. Встречаются *Parmelia sulcata* Tayl., *Melanelia glabra* (Schaer.) Essl., *Physcia adscendens* (Fr.) H. Oliver, *Ph. aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fьrnr., *Physconia distorta* (With.) J.R. Laundon, *Ramalina polinaria* (Westr.) Ach., *Lecanora allophana* Nyl., *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd, *Caloplaca holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A.E. Wade, *Xanthoria fallax* (Hepp) Arnold, *X. parietina* (L.) Th. Fr. В отдельных массивах наиболее старых и затененных байрачных

лесов встречаются *Arthopyrenia rhypontha* (Ach.) A. Massal., *Caloplaca lobulata* (Flörke) Hellb., *Thelenella modesta* Nyl., *Lecanora carpinea* (L.) Vain., *L. sambuci* (Pers.) Nyl.

Настоящие, или типичные степи на Приволжской возвышенности представлены **разнотравно-дерновиннозлаковыми** и **дерновиннозлаковыми (сухими) степями**, причем **разнотравно-дерновиннозлаковые степи** в настоящее время большей частью распаханы [17, 19], а в отдельных сохранившихся фрагментах данных степей на территории Саратовского и Волгоградского предволжья лишайники не обнаружены. В **дерновиннозлаковых (сухих) степях**, представленных **типчакково-ковыльными (бедноразнотравными) степями**, развитие напочвенных лишайников достигает максимальной степени, что очевидно связано с более изреженным, по сравнению с разнотравно-дерновиннозлаковыми степями, травостоем, а также наличием междерновинных промежутков на поверхности почвы. В типчакково-ковыльных степях южной части Приволжской возвышенности обильно представлены напочвенные аридные виды *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale, *Parmelia ryssolea* (Ach.) Nyl., *Cetraria steppae* (Savicz) Körnef., *Cladonia convoluta* (Lam.) Anders., *C. foliacea* (Huds.) Willd., *C. subrangiformis* Sandst., *C. symphycarpa* (Flörke) Fr., *C. pocillum* (Ach.) Grognot, *Collema minor* (Pakh.) Tomin, *C. squamulosum* (Ach.) Breuss in Poelt & H. Mayrhofer, *Endocarpon subfoliaceum* Tomin, *Toninia physaroides* (Opiz) Zahlbr., на камнях произрастают аридные: *Aspicilia maculata* (H. Magn.) Oxner, *A. reticulata* Krempelh. ap Arnold, *A. transbaicalica* Oxner, *Caloplaca paulsenii* (Vain.) Zahlbr., *Lecanora agropholis* (Ach.) Ach., *L. frustulosa* (Dicks.) Ach., *L. litophila* (Wallr.) Oxner, *Lobothallia alphoplaca* (Wahlenb. in Ach.) Hafellner, *L. radiosa* (Hoffm.) Hafellner, *Neofusciella pulla* (Ach.) Essl., *Verrucaria cretophila* Oxner, *V. squamulosocrustacea* (Savicz) Oxner и др. Достаточно обычны мультizonальные напочвенные лишайники *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm., *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. in Hawksw., *P. James & Coppins*, *D.*

scruposus (Schreb.) Norman, *Endocarpon pusillum* Hedw., на камнях встречаются мультizonальные *Acarospora fuscata* (Schrad.) Th. Fr., *A. veronensis* A. Massal., *Buellia epipolia* (Ach.) Mong., *Lecanora dispersa* (Pers.) Sommerf., *L. crenulata* Hook., *L. hagenii* (Ach.) Ach., *L. muralis* (Schreb.) Rabenh., *L. rupicola* (L.) Zahlbr., *Physcia caesia* (Hoffm.) Færn., *Sarcogyne regularis* Kurb., *Verrucaria controversa* A. Massal., *V. muralis* Ach., *V. nigrescens* Pers. и др. На мхах и растительных остатках встречаются *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr., *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach., *L. crenulata* Hook. var. *terrigena* Steiner, *Lecania alexandrae* Tomin var. *schperkii* Oxner, не часто в данных степях встречаются *Caloplaca tominii* Savicz, *Fulgensia desertorum* (Tomin) Poelt, *Rinodina mucronatula* H. Magn. Только в степях, расположенных на вершинах останцев в восточной части региона, произрастают эпигейные арктовысокогорные виды *Phaeophyscia constipata* (Norrl. & Nyl.) Moberg, *Rinodina turfacea* (Wahlenb.) Kurb., а на камнях встречаются эпилитные арктовысокогорные виды *Aspicilia myrinii* (Fr. in Myrin) Stein., *Polyblastia muralis* (Hepp) Oxner, гипоарктомонтанные *Caloplaca viridirufa* (Ach.) Zahlbr., *Candelariella coralliza* (Nyl.) H. Magn., *C. kuusamoensis* Røsdønen, а также эпилитные монтанные *Aspicilia rubiginosa* (Rehm) Hue, *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman, *Lecanora crustacea* (Savicz) Zahlbr., *Lecidea lurida* (Ach.) Hepp, *Thelidium velutinum* (Bernh.) Kurb., *Staurothele bacilligera* (Arnold) Arnold, *Rhizocarpon saanaense* Røsdønen.

Только на участках **петрофитной растительности (вне горных систем)**, представленных **правобережновожскими петрофитными тимьянниками и тимьянниковыми степями на обнажениях мела и мергелей**, расположенных на вершинах останцев в юго-восточной части возвышенности, были обнаружены единичные местообитания аридных эпигейных видов *Thelocarpon imperceptum* (Nyl.) H. Magn. var. *polysporum* (Tomin) Oxner, *Aspicilia hispida* Mereschk., *Aspicilia aspera* (Mereschk.) Tomin, *A. esculenta* (Pall.) Flag., *A. fruticulosa* (Eversm.) Flag.,

Catapyrenium desertorum (Tomin) Breuss in Poelt & H. Mayrhofer, *Endocarpon halophilum* Tomin, а также гипоарктомонтанного напочвенного *Rinodina conradii* Кцгб., эпилитных аридных *Caloplaca alociza* (A. Massal.) Mig., *C. lactea* (A. Massal.) Zahlbr., *Thrombium cretaceum* Oxner, высокогорных *Polyblastia albida* Arnold, *Verrucaria anceps* Krempelh. Необходимо подчеркнуть, что растительные сообщества данного типа встречаются в степной и лесостепной частях возвышенности, на территории Волгоградской, Саратовской и Ульяновской областей, однако в лихенологическом отношении петрофитные сообщества северной части Волгоградской области представляют наибольший интерес и заслуживают особого внимания.

Таким образом, распределение большинства лишайников по Приволжской возвышенности довольно отчетливо соответствует современному распределению растительного покрова данной территории. В то же время, произрастание ряда лишайников, “климатические потребности которых находятся в некотором противоречии с современными климатическими отношениями наших широт...” [24, с. 233], являющихся климатическими реликтами лишайнофлоры Приволжской возвышенности [36, 37, 38, 39, 44, 45, 48], отражает историю формирования флоры и растительности региона.

Закономерности, связанные с особенностями геоморфологического строения и флорогенеза

Важнейшей особенностью геоморфологического строения Приволжской возвышенности является ярусное (ступенчатое) строение денудационных поверхностей водоразделов. Равнинные поверхности водораздельных плато располагаются на двух (иногда трех) ясно выраженных высотных уровнях. Поверхность высокого плато возникла в миоцене в результате разрушения и выравнивания, ранее существовавшего более высокого рельефа и полностью покрывала Приволжскую возвышенность. В плиоцене высокое плато подверглось глубокому эрозионному расчле-

нению и частичному разрушению, низкое плато сформировалось в эоплейстоцене [6, 7, 8, 9]. Таким образом, останцы высокого плато являются наиболее древними элементами рельефа возвышенности.

Четвертичные оледенения и, в частности, наибольшее из них – днепровское, полностью не покрывали Приволжскую возвышенность (рис. 3). Однако, западная часть возвышенности согласно имеющимся геологическим данным подвергалась непосредственному воздействию днепровского ледника. Граница оледенения проходила по современной долине реки Медведица, далее по линии Пенза – Саранск – Шумерля – Козьмодемьянск [20]. Необходимо отметить, что ряд лишайников были обнаружены в местобитаниях, приуроченных исключительно к перигляциальной зоне Днепровского оледенения: *Cetraria ericetorum* Opiz, *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr., *Cladonia bellidiflora* (Ach.) Schaer., *C. amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. caespiticia* (Pers.) Flörke .

Заслуживает внимания тот факт, что большинство лишайников, “климатические потребности которых находятся в некотором противоречии с современными климатическими отношениями наших широт...” [24, с. 233], рассматриваемых нами в качестве климатических реликтов различных периодов [36, 37, 38, 39, 44, 45, 48], сохранивших изолированные участки ареалов на Приволжской возвышенности, произрастают в соответствующих условиях только в центральной и восточной частях возвышенности, то есть во внеледниковой зоне. Подавляющее большинство из них произрастают только на останцах высокого плато, расположенных в восточной и центральной частях региона. Так все высокогорные, монтанные, заслуживающие внимания в ареалогическом отношении аридные и неморальные, а также большинство арктовысокогорных и гипоарктомонтанных видов были обнаружены только на вышеуказанных останцах высокого плато. Среди останцев высокого плато следует отметить останец Сурская Шишка [43], где в сосновых лесах на почве произрастают гипоарктомонтанные виды *Cladonia acuminata* (Ach.) Norrl.

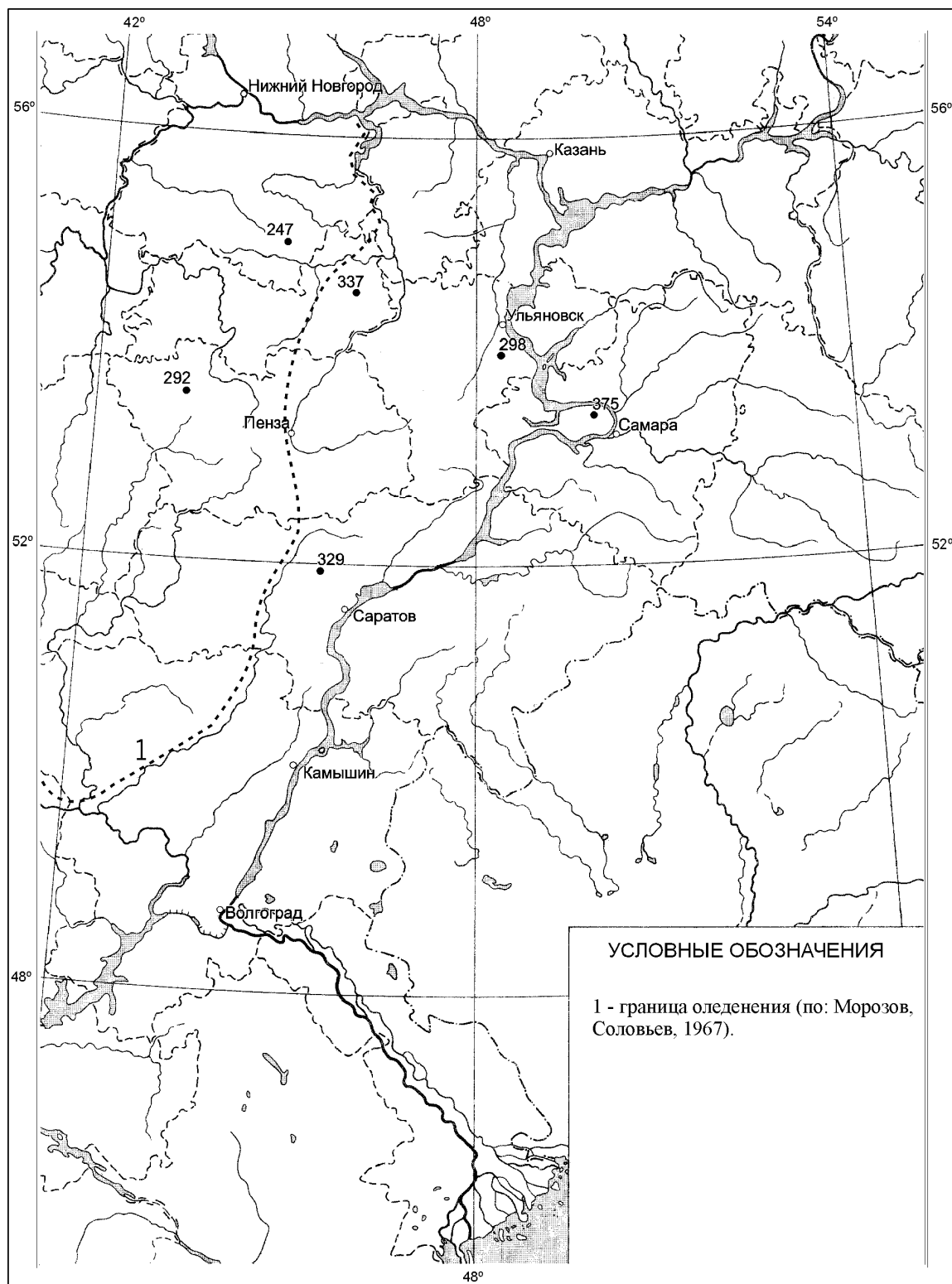


Рис. 3. Границы оледенения на Приволжской возвышенности (по: [20]).

in Norrl. & Nyl., C. decorticata (Fulrke) Spreng., C. macrophylla (Schaer.) Stenh. Останец Скрипинские Кучуры [34, 36, 37, 42, 43, 44, 45], где на скалах песчаника встречаются гипарктомонтанные лишайники *Aspicilia cupreoatra* (Nyl.) Arnold, *Lasallia pensylvanica*

(Hoffm.) Llano, *Melanelia disjuncta* (Erichs.) Essl., *M. panniformis* (Nyl.) Essl., *M. soledata* (Ach.) Goward et Ahti, *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., *Rinodina milvina* (Wahlenb. in Ach.) Th. Fr., *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg., монтанные *Lasallia pustulata* (L.) Mürat, *L. rossica*

Dombr., *Lecanora crustacea* (Savicz) Zahlbr., *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman, и др. Следует отметить, что останцы не являются редкостью на территории Ульяновского, Самарского, Саратовского и Волгоградского предволжья, однако, древнее палеогеновое плато, сложенное мощными отложениями песчаника, сохранилось на останцах по-разному. Это во многом определяет видовой состав, проективное покрытие, обилие и пр. эпилитных лишайников. Особого внимания заслуживает останец Уши, расположенный в окрестностях г. Камышин Волгоградской области [36, 37, 42, 43, 44, 45, см. также 1]. На данном останце на огромных экспонированных скалах песчаника произрастают арктовысокогорные лишайники *Aspicilia myrinii* (Fr. in Myrin) Stein., *Rhizoplaca chrysoleuca* (Sm.) Zopf, *Rh. melanophthalma* (DC. in Lam. et DC.) Leuckert et Poelt, *Rh. peltata* (Ram.) Leuckert et Poelt, гипоарктомонтанные *Caloplaca viridirufa* (Ach.) Zahlbr., *Lecanora cenisia* Ach., *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., монтанные *Aspicilia rubiginosa* (Rehm) Hue, *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman, *Lecanora crustacea* (Savicz) Zahlbr., и др. Особого внимания заслуживает Жигулевский природный комплекс. Жигулевские горы являются крупнейшим останцевым массивом на Приволжской возвышенности, важной особенностью формирования которого явилось резкое поднятие северной части Жигулей в палеогене, в результате чего еще в третичном периоде произошло полное разрушение чехла осадочных силикатных пород, и на поверхности оказались более древние геологические слои, представленные известняками и доломитами [21, 22, 23]. Лихенофлора Жигулей уникальна [4, 35, 39, 42, 43, 47, 48], она включает многие виды, произрастание которых на Приволжской возвышенности является большой неожиданностью. Среди них необходимо указать арктовысокогорные *Caloplaca sinapisperma* (Lam. et DC.) Maheu & Gillet, *Phaeophyscia constipata* (Norrl. et Nyl.) Moberg, высокогорный вид *Buellia porphyrica* (Arnold) Mong., гипоарктомонтанные *Caloplaca vitellinula* (Nyl.) H. Oliver, *Clauzadea monticola* (Schaer.) Hafellner & Belem. in Hafellner, *Lecidella carpathica*

Kurb., *Leptogium tenuissimum* (Dicks.) Kurb., *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt, монтанные *Buellia nivalis* (Bagl. & Carestia) Hertel in Hafellner, *Lecanora versicolor* Ach., *Gyalecta truncigena* (Ach.) Hepp, *Lecidea lurida* (Ach.) DC., *Protoblastenia incrustans* (DC.) J. Steiner, *Rinodina oxydata* (A. Massal.) A. Massal., *Verrucaria dufourii* DC. in Lam. & DC., интересные в ареалогическом отношении аридные лишайники *Glypholecia scabra* (Pers.) Mьll. Arg., *Rinodina mucronatula* H. Magn. и др.

В распространении аридных лишайников по Приволжской возвышенности достаточно отчетливо проявляется следующая закономерность - аридные лишайники, обладающие сонорско-древнесредиземноморским типом ареала: *Aspicilia esculenta* (Pall.) Flag., *A. hispida* Mereschk., *Glypholecia scabra* (Pers.) Mьll. Arg., *Lecanora bolcana* (Pollin.) Poelt; древнесредиземноморским типом ареала: *Aspicilia fruticulosa* (Eversm.) Flag., *A. reticulata* Krempelh. ap Arnold, *Biatorella fossarum* (Dufour ex Fr.) Th. Fr. были обнаружены в соответствующих условиях только в местообитаниях, приуроченных к останцам высокого (палеогенового) плато. В то же время аридные виды, обладающие ирано-туранскими и палеарктическими ареалами: *Parmelia ryssolea* (Ach.) Nyl., *Rinodina mucronatula* H. Magn., *Aspicilia farinosa* Arnold, *Cladonia convoluta* (Lam.) Anders, *Lobothallia radiosia* (Hoffm.) Hafellner, встречаются, как правило, в соответствующих местообитаниях, приуроченных к останцам низкого (эоплейстоценового) плато. Таким образом, большинство аридных реликтовых видов были собраны только на останцах высокого и низкого плато во внеледниковой зоне.

Следует отметить произрастание арктовысокогорного лишайника *Cladonia bellidiflora* (Ach.) Schaer., а также гипоарктомонтанных видов *Cladonia amaurocraea* (Flurke) Schaer. var. *oxyceras* Ach. ex Vain. [10: с. 512 - 516] и *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr. [40] в таежных сосново-еловых лесах, расположенных в долинах рек Кири, Карлы, Булы и Кубни на территории республики Чувашия. Необходимо подчеркнуть, что харак-

тер распространения вышеуказанных лишайников, а также *Peltigera lepidophora* (Nyl. ex Vain.) Bitter [32] и *Cetraria ericetorum* Opiz на Приволжской возвышенности позволяет рассматривать данные виды в качестве реликтов среднего плейстоцена [31, 43, 44, 45, 48]. Необходимо указать, что данные изолированные фрагменты таежных сообществ, расположенные значительно южнее границы широколиственно-темнохвойных лесов, в долинах рек в перигляциальной зоне днепровского оледенения на Приволжской возвышенности, являются реликтами плейстоцена.

Таким образом, климатические реликты различных периодов произрастают в соответствующих условиях во внеледниковой зоне, в основном, на останцах высокого и низкого плато, расположенных в центральной и восточной частях Приволжской возвышенности, не подвергавшихся непосредственному воздействию днепровского оледенения, а также в перигляциальной зоне последнего.

В целом, в распределении лишайников по Приволжской возвышенности можно выделить ряд закономерностей, из которых важнейшими являются: фитохориономические закономерности, закономерности, связанные с современным распределением растительного покрова, а также с особенностями геоморфологического строения и флорогенеза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев М.П., Веденеев А.М. Эпилитные лишайники Волгоградской области (юго-восток Европейской части России) // Нов. сист. низших раст. СПб.: Наука. 2001. Т. 35.
2. Билык Г.И., Лавренко Е.М. Типчаковоковыльные (бедноразнотравные) степи // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980.
3. Голубкова Н.С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983.
4. Гончарова А.Н., Золотовский М.В., Плаксина Т.И. Лишайники Жигулевского государственного заповедника // Интродукция, акклиматизация растений и окружающая среда: Межвузовск. сб. / Куйбышевск. ун-т. 1978. Вып. 2.
5. Грибова С.А. Подтаежные леса // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980.
6. Дедков А.П. О денудационных поверхностях (поверхностях выравнивания) Ульяновского Приволжья // Учен. зап. Казанск. гос. ун-та. 1953. Т. 113, кн. 2.
7. Дедков А.П. Экзогенное рельефообразование в Казанско-Ульяновском Приволжье. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1970.
8. Дедков А.П. Рельеф // Природные условия Ульяновской области / Под ред. А.П. Дедкова. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1978.
9. Дедков А.П., Мозжерин В.И. Новые данные о генезисе и возрасте нижнего плато Приволжской возвышенности // Геоморфология. 2000. № 1.
10. Еленкин А.А. Флора лишайников Средней России. Юрьев, 1906. Ч. 1; 1907. Ч. II; 1911. Ч. III – IV.
11. Исаченко Т.И. Восточноевропейские широколиственные леса // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980.
12. Исаченко Т.И. Байрачные леса // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980.
13. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980.
14. Коржинский С.И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Т. 1, 2. Казань, 1888 – 1891. Т. 1, 1888; Т. 2, 1891, (Тр. О-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те, Т. 18, вып. 5; Т. 22, вып. 6).
15. Лавренко Е.М. Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем // Журн. Русск. бот. о-ва. 1930. Т. 15. № 4.
16. Лавренко Е.М. Восточноевропейские луговые степи и остепненные луга // Растительность Европейской части СССР.

- Л: Наука, 1980
17. *Лавренко Е.М.* Богаторазнотравно-типчаково-ковыльные и разнотравно-типчаково-ковыльные степи // Растительность Европейской части СССР. Л: Наука, 1980.
18. *Лавренко Е.М.* Петрофитная растительность в лесостепи и степи (вне горных систем) // Растительность Европейской части СССР. Л: Наука, 1980.
19. *Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И.* Степи Евразии. Л.: Наука, 1991.
20. *Морозов В.А., Соловьев В.К.* Четвертичная (антропогенная) система // Геология СССР. Т.ХI. Поволжье и Прикамье. Ч.1. Геологическое описание / Ред. К.Р. Чепиков, Г.И. Блом. М.: Недра, 1967.
21. *Обедиентова Г.В.* Происхождение Жигулевской возвышенности и развитие ее рельефа // Тр. ин-та географии АН СССР. 1953. Т. 53.
22. *Обедиентова Г.В.* Происхождение природы Жигулей // Изв. Всесоюз. Географ. об-ва. 1986. Т. 118, вып.1.
23. *Обедиентова Г.В.* О геологических эталонах и стратотипах Самарской Луки // Бюлл. Самарская Лука. 1991. № 2.
24. *Оксер А.Н.* Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Вып. 2. Л., 1974.
25. *Растительность Европейской части СССР* / Ред. С.А. Грибова, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1980.
26. *Сагалаев В.А.* Флора степей и пустынь Юго-Востока Европейской России, ее генезис и современное состояние. Автореф. дисс.: ... докт. биол. наук. Москва, 2000.
27. *Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978.
28. *Федоров Ан.А.* Фитохории Европейской части СССР // Флора Европейской части СССР. Т. 4. / Отв. ред. Ан.А Федоров, ред. т. Ю.Д. Гусев. Л.: Наука, 1979.
29. *Федорова И.Т.* Восточноевропейские лесостепные и степные сосновые леса // Растительность Европейской части СССР. Л: Наука, 1980.
30. *Флора Восточной Европы. Т. 9.* / Отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб.: Мир и семья - 95, 1996.
31. *Шаландина В.Т.* История растительного покрова северо-востока Приволжской возвышенности в голоцене // Бюлл. Самарская Лука. 1993. № 4.
32. *Штукенберг Е.К.* К изучению лишайников Куйбышевской и Пензенской областей и Мордовской АССР // Тр. Бот. ин-та им. В.Л.Комарова АН СССР. 1950. Сер. II, Вып. 5.
33. *Шустов В.С., Шустов М.В.* Проблемы инвентаризации и современное состояние растительности Приволжской возвышенности // Состояние растительных ресурсов Восточной Европы. Тез. международн. совещ.: Ульяновск, 1992.
34. *Шустов В.С., Шустов М.В.* Кучуры Скрипинские // Ульяновская - Симбирская Энциклопедия. Ульяновск, Симбирская Книга. 2000. Т.1.
35. *Шустов М.В.* Лишайники Жигулевского государственного заповедника им. И.И. Спрыгина // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 1.
36. *Шустов М.В.* К истории формирования флоры лишайников Приволжской возвышенности // Любимцевские чтения 1994 (тезисы докладов). Ульяновск: УГПИ, 1994.
37. *Шустов М.В.* Лишайники останцов Приволжской возвышенности // Любимцевские чтения 1995 (тезисы докладов). Ульяновск: УлГПУ, 1995.
38. *Шустов М.В.* Плейстоценовые реликты лихенофлоры Приволжской возвышенности // Любимцевские чтения 1997 (сборник докладов). Ульяновск: УлГПУ, 1997.
39. *Шустов М.В.* Третичные пустынно-степные реликтовые лишайники Приволжской возвышенности // Флора и растительность Средней России: Мат. научн. конф. / Под ред. проф. А.Г. Еленевского. Орёл: Орл. ун-т, 1997.
40. *Шустов М.В.* Некоторые закономерности распределения лишайников по При-

- волжской возвышенности // Любимцевские чтения 1998 (сборник докладов). Ульяновск: УлГПУ, 1998.
41. *Шустов М.В.* Лишайники Приволжской возвышенности // Проблемы ботаники на рубеже XX - XXI веков: Тезисы докладов представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26 - 29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Том 2. СПб.: Ботанический институт РАН, 1998.
42. *Шустов М.В.* Таксономический состав флоры лишайников Приволжской возвышенности // Естественно - научные исследования в Симбирско-Ульяновском крае на рубеже веков. Ульяновск, 1999.
43. *Шустов М.В.* Некоторые закономерности распределения лишайников по Приволжской возвышенности // Природа Симбирского Поволжья: Ульяновск: УлГТУ, 2000. Вып. 1.
44. *Шустов М.В.* Общая характеристика лишайнофлоры Приволжской возвышенности // Любимцевские чтения 2001 (сборник докладов). Ульяновск: УлГПУ, 2001.
45. *Шустов М.В.* Лишайники Приволжской возвышенности (таксономический состав, география, генезис). Автореф. дисс.: ... докт. биол. наук. СПб., 2001.
46. *Шустов М.В.* Основные тенденции изменений лишайнофлоры Приволжской возвышенности в результате хозяйственной деятельности // Природа Симбирского Поволжья: Ульяновск: УлГТУ, 2001. Вып. 2.
47. *Шустов М.В.* Лишайники Приволжской возвышенности // Нов. сист. низших раст., СПб, Наука. 2002. Т. 36.
48. *Шустов М.В.* Основные этапы лишайнофлорогенеза на Приволжской возвышенности // Природа Симбирского Поволжья: Ульяновск, 2002. Вып. 3.
49. *Шустов М.В.* Проблемы сохранения флоры и растительности Приволжской возвышенности // Экологические проблемы заповедных территорий России / Под ред. д.б.н. Саксонова С.В. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003.
50. *Шустов М.В.* Лишайники Приволжской возвышенности // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Русского Ботанического общества. Барнаул: 2003. Т. 1.

MAIN SPECIFIC FEATURES OF LICHENS DISTRIBUTION IN THE PRIVOLZHSKAYA UPLAND

© 2003 M.V. Shustov

Ulyanovsk State Pedagogical University

Main specific features of lichens distribution in the Privolzhskaya upland are considered and analysed. The most significant features among them are: phytokhorionomical and those associated with the contemporary distribution of plant cover as well as specific features caused by the geomorphological structure and floragenesis.