

## БОТАНИКА

Научная статья  
УДК 574.472  
doi: 10.17223/19988591/62/3

### О разнообразии лишайников псаммофитных травяных сообществ в Южном Нечерноземье России

Евгения Эдуардовна Мучник<sup>1</sup>, Вадим Эдуардович Купреев<sup>2</sup>,  
Юрий Алексеевич Семенищенков<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Институт лесоведения РАН, с. Успенское, г. Одинцово, Московская обл., Россия  
<sup>2,3</sup> Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского, Брянск, Россия  
<sup>1</sup> <https://orcid.org/0000-0002-9150-6044>, [emuchnik@outlook.com](mailto:emuchnik@outlook.com)  
<sup>2</sup> <https://orcid.org/0000-0003-4167-0134>, [mimiparcs@gmail.com](mailto:mimiparcs@gmail.com)  
<sup>3</sup> <https://orcid.org/0000-0002-8640-6225>, [yuricek@yandex.ru](mailto:yuricek@yandex.ru)

**Аннотация.** Охарактеризовано разнообразие лишайников псаммофитных травяных сообществ в Южном Нечерноземье России. На основе 106 геоботанических описаний, выполненных авторами в Брянской, Калужской и Смоленской областях, произведена оценка индикаторных и диагностических возможностей лишайников при классификации растительности методом Ж. Браун-Бланке. Травяные сообщества, описания которых использованы для анализа, относятся к 3 ассоциациям в составе 3 союзов и 2 порядков класса псаммофитной травяной растительности Европы *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941; 5 неранговым «сообществам» в составе этого же класса, представляющим разные стадии и эколого-географические варианты заселения псаммофитных местообитаний. Эпигейные лишайниковые группировки обследованных псаммофитных сообществ включают 36 видов и проявляют значительное сходство с таковыми в сосновых лесах региона. В подгаежных псаммофитных травяных сообществах видовое богатство лишайников вдвое выше, чем для выборки описаний из зоны широколиственных лесов. В плакорных псаммофитных сообществах широколиственнолесной зоны этот показатель наименьший, а отмеченные виды лишайников в основном эвритопны и широко распространены. Выявлена тенденция к большей азональности эпигейных лишайниковых группировок псаммофитных сообществ широколиственнолесной зоны, тогда как в подтайге состав лишайников таких фитоценозов имеет хорошо выраженные бореальные черты. Небольшое число лишайников проявляют высокую верность к отдельным синтаксонам, определенную на основе показателей постоянства и значений статистического  $\phi$ -коэффициента. Ни один вид не характеризуется его высоким значением, несмотря на высокие показатели константности некоторых видов в отдельных ценофлорах. Поэтому, на наш взгляд, включать перечисленные виды в диагностические комбинации соответствующих синтаксонов нецелесообразно. Методом DCA-ординации продемонстрировано, что градиенты параметров изученных лишайниковых группировок имеют наиболее высокую корреляцию на статистически значимом уровне с комплексным градиентом богатства субстрата минеральным азотом и освещенности.

**Ключевые слова:** эпигейные лишайники, псаммофитная растительность, синтаксономия

Для цитирования: Мучник Е.Э., Купреев В.Э., Семенищенков Ю.А. О разнообразии лишайников псаммофитных травяных сообществ в Южном Нечерноземье России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 62. С. 53–78. doi: 10.17223/19988591/62/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/62/3

## On the Lichen Diversity of Psammophytic Grass Communities in the Southern Non-Chernozem Zone of Russia

Evgenia E. Muchnik<sup>1</sup>, Vadim E. Kupreev<sup>2</sup>, Yuri A. Semenishchenkov<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institute of Forest Science RAS, Uspenskoye, Odintsovo city,  
Moscow region, Russian Federation

<sup>2,3</sup> Bryansk State University named after Academician I.G. Petrovsky,  
Bryansk, Russian Federation

<sup>1</sup> <https://orcid.org/0000-0002-9150-6044>, [emuchnik@outlook.com](mailto:emuchnik@outlook.com)

<sup>2</sup> <https://orcid.org/0000-0003-4167-0134>, [mimiparcs@gmail.com](mailto:mimiparcs@gmail.com)

<sup>3</sup> <https://orcid.org/0000-0002-8640-6225>, [yuricek@yandex.ru](mailto:yuricek@yandex.ru)

**Summary.** The diagnostic role of lichens associated with their indicator properties is reflected at different levels of the syntaxonomical hierarchy of psammophytic grass vegetation. The aims of this article are to characterise the diversity of the lichen groupings of psammophytic grass communities in the Southern Non-Chernozem zone of Russia and to evaluate the indicator and diagnostic capabilities of lichens in the classification of this type of vegetation.

The authors used 106 relevés for the analysis made within Bryansk, Kaluga, and Smolensk oblasts of Russia (between 52°00' and 54°50' N, 30°60' and 36°30' E). The climate of the oblasts is temperate continental with moderately cold winters and moderately warm summers. According to the botanico-geographical zoning, the territory of the study area is divided by conditional boundaries of three sub-provinces: Valdaisk-Onezhskaya (Eurasian taiga zone), where broad-leaved-spruce forests on soddy-podzolic soils are zonal; Polesskaya (Eastern European broad-leaved forest zone) with zonal broad-leaved forests with spruce on soddy-podzolic and gray forest soils; Central Russian (Eastern European broad-leaved forest zone), where broad-leaved forests without spruce on gray forest soils are zonal.

Vegetation classification was implemented using the J. Braun-Blanquet approach. The lichens with a coefficient value above 20 ( $p < 0.05$ ) and constancy above 20% were assigned to the diagnostic species for the syntaxa. The ecological regimes of habitats of communities were assessed using the scales of H. Ellenberg and E. Landolt based on unweighted average values in the JUICE program. DCA-ordination is implemented using the R package (<https://www.r-project.org>) integrated with the JUICE. The correlation of ordination axes with environmental factors was determined using the Kendall correlation coefficient in the PC-ORD 5.0 program. The differences in habitats of the established syntaxa according to the studied environmental factors were assessed by the Krusker-Wallace test.

The relevés used for the analysis belong to 3 associations within 3 alliances and 2 orders of the class of psammophytic grass vegetation of Europe *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941; and 5 more relevés belong to non-rank 'communities' within the same class representing different stages and ecological and geographical variants of the settlement of psammophytic habitats. The terricolous lichen groupings of the examined psammophytic communities include 36 species and

show considerable similarity with that in the pine forests of the region. The richness in lichens in communities from the subtaiga is twice as high as in the sample of relevés from the broad-leaved forest zone. In watershed psammophytic communities of the broad-leaved forest zone, this indicator is the lowest, and the noted lichen species are mainly eurytopic and widespread. A trend towards a greater azonal nature of the terricolous lichen groupings of psammophytic communities was revealed in the broad-leaved forest zone, while in the southern subtaiga, the composition of lichens of such phytocoenoses has well-defined boreal features. A small number of lichens show high fidelity to individual syntaxa, determined on the basis of constancy indicators and values of the statistical  $\phi$ -coefficient. Not a single species is characterised by its high value, despite the high rates of constancy of some species in certain coenofloras. Therefore, in our opinion, it is inappropriate to include the listed species in the diagnostic combinations of the corresponding syntaxa. Using the DCA-ordination method, it was demonstrated that the gradients of lichen groupings parameters have the highest correlation at a statistically significant level with the complex gradient of the mineral nitrogen richness of the substrate and light.

*The article contains 3 Figures, 3 Tables, 54 References.*

**Keywords:** terricolous lichens, psammophytic vegetation, syntaxonomy, Southern Non-Chernozem zone of Russia

**For citation:** Muchnik EE, Kupreev VE, Semenishchenkov YuA. On the Lichen Diversity of Psammophytic Grass Communities in the Southern Non-Chernozem Zone of Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = Tomsk State University Journal of Biology. 2023;62:53-78. doi: 10.17223/19988591/62/3

## Введение

Лишайники являются важнейшей составляющей псаммофитных растительных сообществ, формирующихся на автоморфных подвижных и закрепленных песчаных субстратах. Экологические особенности таких местообитаний состоят в небольшой теплоемкости, высоких теплопроводности и водопроницаемости песка, его низкой водоудерживающей способности и бедности минеральными солями и гумусом. Как правило, перечисленные особенности сочетаются с высокой освещенностью, поэтому в целом местообитания в большинстве случаев можно считать ксерофитными. Экстремальность экологических условий нередко проявляется в пониженной конкуренции со стороны сосудистых растений. Известно, что формирование группировок лишайников и их доминирование характерны для разных стадий восстановительных сукцессий на песках [1–6]. У южной границы подтайги такие направленные изменения растительного покрова в большинстве случаев завершаются восстановлением сосновых лесов [1, 5, 7–15]. Отмечена в литературе и роль лишайников в определении темпов и направления сукцессий, связанная с закреплением субстрата и изменением его физико-химических свойств, созданием так называемой «биологической почвенной корки» (biological soil crust), накоплением органики, удержанием воды, аллелопатическими и фитоценоотическими взаимодействиями [1, 4, 7, 15–20].

В Южном Нечерноземье России (ЮНР) мохово-лишайниково-травяные растительные сообщества широко распространены на песках задровых равнин, террас крупных рек, где господствуют сосновые леса союза

*Dicrano-Pinion sylvestris* (Libb. 1933) W. Mat. 1962 nom. conserv. пропос., на незатапливаемых или краткозаливаемых песчаных гривах в речных поймах, на распаханых, вскрытых, насыпанных при строительстве песках, по песчаным карьерам, на вырубках под линиями электропередачи, авто- и железнодорожным насыпям, зарастающим залежам и пастбищам на песчаных и супесчаных почвах [14]. Несмотря на то, что в литературе ранее были опубликованы геоботанические описания псаммофитной травяной растительности из ЮНР [8, 21–28], неравномерное или неполное выявление видового состава лишайников затрудняет их сравнительный анализ. Как правило, в описаниях указаны наиболее обильные или узнаваемые, а также простые для идентификации в полевых условиях таксоны.

Лишайники нередко используются в качестве индикаторов экологических режимов местообитаний растительности, а также как диагностические таксоны для единиц классификации разного ранга. Согласно актуальной сводке по классификационной системе растительности Европы [29], для европейского класса псаммофитной травяной растительности в сухих олиготрофных местообитаниях умеренной и бореальной зон *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941 диагностическими считаются 25 видов лишайников: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr., *C. ericetorum* Opiz, *C. islandica* (L.) Ach., *C. muricata* (Ach.) Eckfeldt, *Cladonia arbuscula* s.l., *C. cariosa* (Ach.) Spreng., *C. chlorophaea* s.l., *C. ciliata* Stirt., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. foliacea* (Huds.) Willd., *C. furcata* (Huds.) Schrad., *C. glauca* Flörke, *C. gracilis* (L.) Willd., *C. portentosa* (Dufour) Coem., *C. ramulosa* (With.) J.R. Laundon, *C. rangiferina* (L.) F.H.Wigg., *C. rangiformis* Hoffm., *C. rei* Schaer., *C. scabriuscula* (Delise) Nyl., *C. subulata* (L.) Weber ex F.H.Wigg., *C. uncialis* (L.) Weber ex F.H.Wigg., *C. zopfii* Vain., *Peltigera canina* (L.) Willd., *P. didactyla* (With.) J.R. Laundon, *Trapeliopsis granulosa* (Flörke) Coppins et P. James.

Диагностическая роль лишайников может быть продемонстрирована на конкретных примерах. Так, для представленного в ЮНР союза преимущественно европейских атлантических и субатлантических псаммофитных травяных сообществ *Corynephorion canescentis* Klika 1931 в качестве диагностических в Польше указаны лишайники *Cladonia cervicornis* ssp. *verticillata* (Hoffm.) Flot. (= *C. verticillata* (Hoffm.) Schaer.), *C. coccifera* (L.) Willd., *C. floerkeana* (Fr.) Flörke, *C. macilentata* Hoffm., *C. mitis* Sandst., *C. pleurota* (Flörke) Schaer., *C. uncialis*, *Cetraria aculeata*, *C. muricata*, *Stereocaulon condensatum* Hoffm., *S. incrustatum* Flörke, *S. tomentosum* Fr. [30]. Этот же союз в Чехии диагностируют *Cladonia pocillum* (Ach.) Grognot, *C. uncialis* [31]; в Беларуси – *Cetraria ericetorum* [7]; в Украине – *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. coccifera*, *C. coniocraea* (Flörke) Spreng., *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. mitis*, *C. rangiformis*, *Peltigera didactyla*, *P. malacea* [32]; в Словакии [33] лишайники не используются для диагноза союза. В приводимой для России комбинации диагностических видов союза [34] лишайники также отсутствуют, что, возможно, связано с недостатком информации об их представленности в сообществах псаммофитной травяной растительности на территории страны.

Прослеживается региональность и в оценке диагностической ценности отдельных видов лишайников. Так, например, *Cetraria aculeata* при первоначальном диагнозе выбрана характерным и имяобразующим таксоном для широко распространенной в Европе асс. ***Corniculario aculeatae-Corynephorum canescentis*** Steffen 1931 в составе указанного выше союза. При обзоре псаммофитной растительности Чехии в состав региональной комбинации диагностических видов этой ассоциации были введены еще два вида: *Cladonia phyllophora* Hoffm., *C. pocillum* [31]. Данную ассоциацию в Украине диагностируют *Cetraria aculeata*, *Cladonia coniocraea*, *C. furcata*, *C. uncialis* [32]. К числу диагностических в Беларуси был добавлен *Cetraria ericetorum* [7].

Лишайники использованы и для диагноза более дробных единиц («подтип» – «subtype») внутри данной ассоциации в Польше [35]: *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss (= *C. mitis*), *C. cervicornis* subsp. *verticillata* (= *C. verticillata*), *Cetraria aculeata* (subtype with *Thymus serpyllum*). В Нидерландах в составе данной ассоциации, которая диагностируется наряду с некоторыми сосудистыми растениями и мохообразными, *Cladonia coccifera*, *C. floerkeana*, *Cladonia portentosa* (Dufour) Follmann (= *Cladonia portentosa*), *Cladonia graclis*, *C. glauca*, *C. zopfii*, *C. cervicornis*, *C. uncialis* subsp. *biuncialis* (Hoffm.) M.Choisy, *Stereocaulon condensatum*, установлена субасс. ***cladonietosum***. Эта субассоциация опознается по обширной группе лишайников: *Cetraria aculeata*, *C. muricata*, *Cladonia arbuscula*, *C. crispata*, *C. grayi* s. l., *C. foliacea*, *C. furcata*, *C. macilenta*, *C. mitis*, *C. pyxidata* (L.) Hoffm., *C. ramulosa*, *C. strepsilis* (Ach.) Grognot, *C. subulata*, *Placynthiella uliginosa* (Schrad.) Coppins et P.James, *Trapeliopsis granulosa* [36].

Следует отметить, что из всех перечисленных выше диагностических видов для разных регионов Европы в ЮНР не отмечены или являются очень редкими *Cetraria aculeata*, *C. muricata*, *Cladonia foliacea*, *C. portentosa*, *C. ramulosa*, *C. zopfii*, *Stereocaulon incrustatum*, *S. tomentosum*. Это вместе с общефлористическими различиями позволяет говорить о значительной хорологической и эколого-флористической дифференциации псаммофитных сообществ, формируемых *Corynephorus canescens* в нашем регионе. Аналогичные закономерности прослеживаются и для других синтаксонов псаммофитной растительности ЮНР.

Не оценивая описанное выше отсутствие у разных авторов единого подхода при диагнозе одних и тех же единиц классификации, можно утверждать, что диагностическая роль лишайников, связанная с их индикаторными свойствами, отражена на разных уровнях синтаксономической иерархии псаммофитной травяной растительности.

Недостаток информации о распространении лишайников в псаммофитных травяных сообществах не позволяет в полной мере провести актуальное флористическое сравнение синтаксономических единиц, установленных на территории России и в Европе. Цель данной статьи – охарактеризовать разнообразие лишайникового компонента псаммофитных травяных сообществ

ЮНР, оценить индикаторные и диагностические возможности лишайников при классификации растительности данного типа.

### Материалы и методы

Для анализа использованы 106 геоботанических описаний, выполненных авторами на площадках в 100 м<sup>2</sup>. Обилие-покрытие видов дано по шкале Ж. Браун-Бланке [37]: «г» – очень редки, единично; «+» – разрежены и покрывают менее 1% площадки; «1» – особи многочисленны, но покрывают не более 5% площадки или довольно разрежены, но с такой же величиной покрытия; «2» – 6–25%; «3» – 26–50%; «4» – 50–75%; «5» – более 75%.

Классификация растительности разработана на основе подхода Ж. Браун-Бланке [37] и ранее была опубликована авторами [38]. Сложность классификации псаммофитной растительности связана с разной степенью сформированности общего травяного и мохово-лишайникового покрова в сообществах, а также с нарушениями растительного покрова, приводящими к изменениям структуры доминирования сообществ, неполночленности и внедрению синантропных видов. Часть изучаемых фитоценозов была отнесена нами к неранговым единицам – «сообществам». Это, во-первых, пионерные и, как правило, маловидовые или флористически неполночленные фитоценозы на начальных стадиях сукцессии с участием широко распространенных травянистых псаммофильных олиготрофов. Во-вторых, это монодоминантные сообщества, сформировавшиеся после антропогенного нарушения растительности, например на залежах и вырубках в сосновых лесах; после пожаров, вытаптывания или уплотнения субстрата автотехникой. Названия этих синтаксонов даны по доминирующим видам растений, которые являются дифференцирующими. Неранговые сообщества подчинены классу *Koelerio-Corynephoretea canescentis* на основании присутствия в их ценофлорах блоков его диагностических видов. Авторы синтаксонов указаны в тексте при первом упоминании.

Константность таксонов дана в процентах. Верность их установленным единицам классификации растительности определена с использованием статистического  $\phi$ -коэффициента верности [39]. К верным видам для отдельных синтаксонов отнесены лишайники со значением коэффициента верности выше 20 ( $p < 0,05$ ) и постоянства выше 20%.

Оценка экологических режимов местообитаний сообществ проведена с использованием шкал Х. Элленберга [39] и Э. Ландольта [41] для сосудистых растений на основе невзвешенных средних значений в программе JUICE. DCA-ординация реализована средствами пакета R (<https://www.r-project.org>), интегрированного с программой JUICE. Корреляция осей ординации с экологическими факторами определена с помощью коэффициента корреляции Кендалла в программе PC-ORD 5.0 [42]. Различия местообитаний установленных синтаксонов по исследованным экологическим факторам оценены критерием Краскера–Уоллеса (H) в программе Statistica 10.0. Отнесение видов к экологическим группам по отношению к эдафическим факторам произведено на основе сводки А.Д. Булохова [8].

Сбор лихенологических материалов (более 450 образцов) осуществлялся в пределах описываемых псаммофитных сообществ. Камеральная обработка выполнена с помощью общепринятых лихенологических методов, в том числе метода тонкослойной хроматографии (ТСХ). Анализы содержания в талломах вторичных метаболитов выполнены первым автором и А.Г. Цуриковым на базе Гомельского государственного университета им. Ф. Скорины, Республика Беларусь). Результаты, касающиеся редких видов, частично опубликованы [14, 50]. Идентифицированные образцы размещены, в основном, в гербарии BRSU; образец *Cladonia monomorpha* Aptroot, Sirman et Herk инсерирован в гербарий LE. Под эпигейными лишайниковыми группировками (или лихеногруппировками) в данной работе мы понимаем совокупность видов напочвенных лишайников в обследованных псаммофитных травяных сообществах, недостаточно объемную, чтобы использовать термин «лихенофлора».

Названия сосудистых растений даны в соответствии с базой The Euro+Med PlantBase [43], лишайников – по сводке лишайников Фенноскандии [44].

### Природные условия района исследования

Геоботанические описания, использованные для анализа, были выполнены авторами в пределах Брянской, Калужской и Смоленской областей России. Эта территория лежит между 52°00' и 54°50' с.ш., 30°60' и 36°30' в.д. (рис. 1).



**Рис. 1.** Локализация геоботанических описаний псаммофитной травяной растительности и мест сбора лишайников в Южном Нечерноземье России (обозначены красными пуансонами). Государственные границы показаны желтыми линиями, границы субъектов Российской Федерации – белыми

[Fig. 1. Localization of relevés of psammophytic grass vegetation and lichens collection sites in the Southern Nechernozemye of Russia (indicated by red punches). The state borders are shown by yellow lines, the borders of the subjects of the Russian Federation are white]

Климат региона умеренно континентальный с умеренно холодной зимой и умеренно теплым летом. Среднегодовая температура – от 4,8 °С (северо-запад, Смоленская обл.) до 6,0 °С (юго-восток, Брянская обл.). Среднегодовое количество осадков изменяется от 650 мм (на северо-западе) до 580 мм (на юго-востоке).

Большая часть описаний выполнена на водоразделе двух крупных речных систем: Днепровской (бассейны рр. Десна и Сож) и Волжской (бассейн р. Ока). Отдельные описания сделаны в северо-западной части Смоленской области (Демидовский р-н, Национальный парк «Смоленское Поозерье»), относящейся к бассейну р. Западная Двина.

По ботанико-географическому районированию территория района исследования разделяется условными границами трех подпровинций: Валдайско-Онежской (Евразийская таежная область), где зональными являются широколиственно-еловые леса на дерново-подзолистых почвах; Полесской (Восточноевропейская широколиственнолесная область) с зональными широколиственными лесами с участием ели на дерново-подзолистых и серых лесных почвах; Среднерусской (Восточноевропейская широколиственнолесная область), где зональными являются широколиственные леса без участия ели на серых лесных почвах [45].

### Синтаксономическое разнообразие изучаемой растительности

Травяные сообщества, описания которых использованы для анализа, относятся к 3 ассоциациям в составе 3 союзов и 2 порядков класса *Koelerio-Corynephoretea canescentis*, а также 5 неранговым «сообществам» в составе этого же класса, представляющим разные стадии и эколого-географические варианты заселения псаммофитных местообитаний [38]. Далее приводится краткая характеристика установленных синтаксонов.

Асс. *Agrostio vinealis-Corynephorum canescentis* Bulokhov 2001 (порядок *Corynephoralia canescentis* Klika 1934, союз *Corynephorion canescentis* Klika 1931) представляет пионерные псаммофитные травяные сообщества с участием и доминированием *Corynephorus canescens* у восточного предела его ареала на юго-западе России. Они распространены на задровых равнинах и песчаных террасах рек на западе Брянской, юге Смоленской области.

Асс. *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae* Bulokhov 2001 (порядок *Corynephoralia canescentis*, союз *Koelerion glaucae* Volk 1931) объединяет пионерные псаммофитные травяные сообщества с участием и доминированием *Koeleria glauca* в ЮНР. Характерные местообитания фитоценозов ассоциации – речные террасы, задровые равнины, песчаные дюны, песчаные гривы в поймах рек, вскрытые пески, песчаные обочины автомобильных и железных дорог, зарастающие песчаные карьеры и их окраины; спорадически встречаются в пределах всего региона.

Асс. *Jasiono montanae-Festucetum ovinae* Klika 1941 (порядок *Trifolio arvensis-Festucetalia ovinae* Moravec 1967, союз *Hyperico perforati-Scleranthion perennis* Moravec 1967) объединяет псаммофитные травяные

сообщества с участием или доминированием *Festuca ovina* и участием псаммофильных олиготрофных видов разнотравья в Европе. Формируются такие фитоценозы на опушках сухих сосновых лесов на речных террасах, залежах с песчаными и супесчаными почвами. Известны из Брянской, Калужской и Смоленской областей.

Сообщества *Calluna vulgaris* – вторичные псаммофитные кустарничково-травяные фитоценозы. Формируются на песчаных речных террасах и зандровых равнинах на месте сухих зеленомошных и кустарничково-зеленомошных лесов после их вырубки. Представляют собой стадию восстановления сосняков во вторичных «осветленных» местообитаниях с уничтоженными древесным и, частично или полностью, кустарниковым ярусами. Известны из Брянской, Калужской и Смоленской областей.

Сообщества *Calamagrostis epigeios* – вторичные рудерально-псаммофитные маловидовые сообщества на длиннокорневищной стадии зарастания песков с доминированием *Calamagrostis epigeios*. Характерные местообитания – зандровые равнины, речные террасы и песчаные гривы в поймах рек, окраины песчаных карьеров, песчаные насыпи вдоль автомобильных и железных дорог. В большинстве случаев эти сообщества формируются после пожаров на месте псаммофитных травяных фитоценозов разного состава. Известны из Брянской, Калужской и Смоленской областей.

Сообщества *Erigeron canadensis* – пионерные рудерально-псаммофитные маловидовые сообщества с доминированием инвазионного североамериканского вида *Erigeron canadensis*. Такие фитоценозы описаны на окраинах песчаных карьеров, на отвалах песка, песчаных гривах в поймах рек, опушках сухих сосновых лесов. Известны из Брянской области.

Сообщества *Poa compressa* – пионерные рудерально-псаммофитные маловидовые сообщества с участием и доминированием *Poa compressa*. Обычно сообщества формируются на уплотненных, выдуваемых и смытых песчаных грунтах, на окраинах песчаных карьеров, по песчаным гривам в поймах рек, на залежах с песчаными почвами. Известны из Брянской и Смоленской областей.

Сообщества *Polytrichum piliferum* – пионерные псаммофитные маловидовые сообщества с доминированием *Polytrichum piliferum*. Образуются на уплотненных, выдуваемых и смытых песчаных грунтах, на опушках сухих сосновых лесов, на залежах с песчаными почвами. Известны из Брянской, Калужской и Смоленской областей.

### Лишайники псаммофитных травяных сообществ

В процессе обследования псаммофитных сообществ в напочвенном покрове отмечены 36 видов лишайников, 28 из которых принадлежат роду *Cladonia*. Значительно менее богаты видами еще 4 рода: *Peltigera* (3), *Cetraria* и *Placynthyella* (по 2), *Stereocaulon* (1). Показательным является высокое сходство эпигейных лишайногруппировок псаммофитной травяной растительности этого региона и сосновых лесов Брянской области, где

выявлены 35 видов напочвенных лишайников из родов *Cladonia* (28 видов), *Peltigera* (3), *Placynthyella* (2), *Cetraria* и *Trapeliopsis* (по 1). Хотя родовые спектры обсуждаемых группировок несколько различны, тем не менее сходство на видовом уровне очень велико: коэффициент Сьеренсена ( $K_s$ ) [46] составляет 0,85. С хорошо выявленным списком псаммофитных лишайников балтийского побережья Латвии [46], включающим 38 эпигейных видов из родов *Cladonia* (28 видов), *Peltigera* и *Cetraria* (по 4), *Diploschistes*, *Fulgensia* и *Pycnothelia* (по 1), лишайногруппировки псаммофитных сообществ ЮНР проявляют меньшее сходство ( $K_s = 0,67$ ), однако первые места родового спектра занимают в обоих случаях *Cladonia* и *Peltigera* (в Латвии к ним присоединяется и род *Cetraria*). Состав «основных» родов псаммофитных сообществ ЮНР довольно хорошо коррелирует и с таковым для сухих травяных сообществ на песчаных дюнах Куршской и Балтийской кос Калининградской области, где в напочвенном покрове часто формируются подушки из видов р. *Cladonia*, перемежающихся видами р. *Peltigera* [48]. Этот факт, вероятно, свидетельствует о некоторых общих закономерностях развития и таксономической структуры лишайниковых группировок псаммофитных сообществ в значительной мере независимо от климатических условий. Влияние климата балтийского побережья проявляется лишь в некотором увеличении «веса» в родовом спектре рода *Peltigera* и, очевидно, большей доли его представителей в проективном покрытии, что согласуется с высказанным ранее предположением о тяготении семейства Peltigeraceae к суббореальному климату [49].

В списке выявленных видов есть редкие и интересные для ЮНР находки: *Cladonia acuminata* (Ach.) Norrl. (TCX: норстиктовая кислота, атранорин; BRSU L 0001866), *C. decorticata* (Flörke) Spreng (BRSU L 0001867), *C. coccifera* (L.) Willd. (TCX: усниновая кислота, зеорин; BRSU L 0001834, BRSU L 0001865), *C. merochlorophaea* Asahina (TCX: мерохлорофеевая, 4'-0-метилкриптохлорофеевая кислоты; BRSU L 0001863, BRSU L 0001864), *C. monomorpha* Aptroot, Sipman et Herk (TCX: фумарпроцеттаровая кислота; LE L-15030), *Stereocaulon condensatum* Hoffm. (BRSU L 0001467, BRSU L 0001500, BRSU L 0001529, BRSU L 0001572). Особо отметим находки охраняемого в Брянской области *Cetraria islandica* (L.) Ach. [51] в трех новых местонахождениях: на восточной окраине г. Брянска, на опушке сосняка; в Суражском районе, в окрестностях д. Красная Слобода, в пойме р. Ипуть; в Климовском районе, Чуровичском заказнике, на песчаных террасах р. Цата. Однако большинство лишайников обследованных псаммофитных сообществ являются широко распространенными видами, обитающими на почве, моховых дерновинах, древесине или прикомлевых частях деревьев в сосновых и смешанных лесах, на вырубках и пустошах, зарастающих сосной.

Непосредственно в анализируемых геоботанических описаниях отмечены 32 вида лишайников (табл. 1) из родов *Cetraria* (2), *Cladonia* (27) и *Peltigera* (3).

Таблица 1 [Table 1]

**Константность и обилие лишайников в ценофлорах синтаксонов  
псаммофитной травяной растительности**  
[Constancy and abundance of lichens in the coenoflora  
of psammophytic grass vegetation syntaxa]

Синтаксоны [Syntaxa]	1	2	3	4	5	6	7	8	Встречаемость, % от общего числа описаний [Occurrence, % of the total number of relevés]	Среднее покрытие, % [Average coverage, %]	Максимальное покрытие, % [Maximum coverage, %]
Количество описаний [Number of relevés]	22	23	11	16	13	5	9	7			
Количество видов лишайников [Number of lichen species]	10	24	16	18	9	4	1	12			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Cetraria ericetorum</i> Opiz	5 <sup>r</sup>	14 <sup>r+</sup>	.	.	.	.	.	29 <sup>r1</sup>	5,7	2±0,4	3,0
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	5 <sup>r</sup>	5 <sup>r</sup>	.	6 <sup>r</sup>	.	20 <sup>r</sup>	.	.	3,8	1±0,1	1,0
<i>Cladonia acuminata</i> (Ach.) Norrl.	.	5 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	.	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot.	.	5 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	.	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia botrytes</i> (K. Hagen) Willd.	.	.	9 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia cariosa</i> (Ach.) Spreng.	.	5 <sup>r</sup>	9 <sup>r</sup>	.	8 <sup>r</sup>	.	.	14 <sup>r</sup>	3,8	1±0,1	2,0
<i>Cladonia cervicornis</i> (Ach.) Flot.	.	.	.	.	15 <sup>r</sup>	.	.	14 <sup>r</sup>	2,8	1±0,1	1,0
<i>Cladonia chloro- phaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	.	14 <sup>r+</sup>	27 <sup>r</sup>	12 <sup>r</sup>	.	.	.	14 <sup>r</sup>	8,5	1±0,4	2,0
<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	14 <sup>r</sup>	.	9	12 <sup>r+</sup>	.	.	.	.	5,7	1±0,4	2,0
<i>Cladonia cornuta</i> (L.) Hoffm.	14 <sup>r</sup>	14 <sup>r+</sup>	18 <sup>r</sup>	18 <sup>r</sup>	.	.	.	.	10,4	1±0,5	2,0
<i>Cladonia crispata</i> (Ach.) Flot.	.	5	.	12 <sup>r+</sup>	.	.	.	.	2,8	1±0,4	2,0
<i>Cladonia decorticata</i> (Flörke) Spreng.	.	.	.	6 <sup>r</sup>	.	.	.	.	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia deformis</i> (L.) Hoffm.	.	9 <sup>r</sup>	9 <sup>r</sup>	.	.	.	.	14 <sup>r</sup>	3,8	1±0,3	1,0
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.	18 <sup>r</sup>	5 <sup>r</sup>	27 <sup>r</sup>	18 <sup>r+</sup>	.	20 <sup>r</sup>	.	.	11,3	1±0,4	2,0
<i>Cladonia furcata</i> (Huds) Schrad.	41 <sup>r+</sup>	14 <sup>r+</sup>	55 <sup>r+</sup>	6 <sup>r</sup>	.	20 <sup>r</sup>	.	29 <sup>r</sup>	20,8	1±0,4	2,0
<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd.	.	32 <sup>r+</sup>	27 <sup>r</sup>	13 <sup>r</sup>	8 <sup>r</sup>	.	.	.	13,2	1±0,4	2,0

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Cladonia grayi</i> G. Merr. ex Sandst.	.	5 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	.	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia macilentata</i> Hoffm.	.	5 <sup>r</sup>	9 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	1,9	1±0,1	1,0
<i>Cladonia merochlorophaea</i> Asahina	.	5 <sup>r</sup>	.	6 <sup>r</sup>	.	.	.	.	1,9	1±0,1	1,0
<i>Cladonia mitis</i> Sandst.	18 <sup>r+</sup>	<b>59<sup>r-5</sup></b>	36 <sup>r-2</sup>	35 <sup>r+</sup>	15 <sup>r</sup>	.	.	71 <sup>r-3</sup>	32,1	2±15,0	88,0
<i>Cladonia monomorpha</i> Aptroot, Sipman et Herk	.	5 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	.	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia phyllophora</i> Hoffm.	.	.	27 <sup>r</sup>	12 <sup>r</sup>	.	.	.	14	5,7	1±0,5	1,0
<i>Cladonia pleurota</i> (Flörke) Schaer.	.	5 <sup>r</sup>	9 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	1,9	1±0,1	1,0
<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm.	5 <sup>r</sup>	18 <sup>r+</sup>	.	6 <sup>r</sup>	8 <sup>r</sup>	.	.	14 <sup>r</sup>	7,5	1±0,5	3,0
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Hoffm.	5 <sup>r</sup>	5 <sup>r</sup>	.	<b>29<sup>249</sup></b>	8 <sup>r</sup>	20 <sup>r</sup>	.	14 <sup>r</sup>	9,4	1±1,3	13,0
<i>Cladonia rei</i> Schaer.	.	9 <sup>r+</sup>	27 <sup>r-1</sup>	24 <sup>r+</sup>	38 <sup>r-1</sup>	.	11 <sup>r</sup>	.	13,2	2±0,6	3,0
<i>Cladonia subulata</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.	.	5 <sup>r</sup>	9 <sup>r</sup>	6 <sup>r</sup>	8 <sup>r</sup>	.	.	14 <sup>r</sup>	4,7	1±0,5	1,0
<i>Cladonia uncialis</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.	.	9 <sup>r</sup>	.	6 <sup>r</sup>	.	.	.	.	2,8	1±9,8	1,0
<i>Cladonia verticillata</i> (Hoffm.) Schaer.	5 <sup>r</sup>	.	9 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	1,9	1±0,1	1,0
<i>Peltigera didactyla</i> (With.) J.R. Laundon	.	.	.	.	8 <sup>r</sup>	.	.	14 <sup>r</sup>	1,9	2±0,4	2,0
<i>Peltigera malacea</i> (Ach.) Funck	.	.	.	6 <sup>r</sup>	.	.	.	.	0,9	1±9,8	1,0
<i>Peltigera rufescens</i> (Weiss) Humb.	.	18 <sup>r+</sup>	.	.	.	.	.	.	3,8	2±0,3	2,0

Примечание [Note]. Константность дана в процентах; верхний индекс – значения обилия по пятибалльной шкале Ж. Браун-Бланке или его диапазон; полужирным шрифтом выделены значения постоянства, соответствующие значениям статистического  $\phi$ -коэффициента верности более 20 ( $p < 0,05$ ) [Constancy is expressed as a percentage; the upper index is the abundance values on a five-point scale of J. Braun-Blanquet or its range; the values of constancy corresponding to the values of the statistical  $\phi$ -fidelity coefficient of more than 20 ( $p < 0.05$ ) are highlighted in bold].

Обозначения синтаксонов [Syntaxa designations]: 1 – acc. [ass.] *Agrostio vinealis-Corynephorum canescentis*, 2 – acc. [ass.] *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae*, 3 – acc. [ass.] *Jasiono montanae-Festucetum ovinae*, 4–8 – неранговые сообщества [non-rank communities]: 4 – *Calluna vulgaris*, 5 – *Calamagrostis epigeios*, 6 – *Erigeron canadensis*, 7 – *Poa compressa*, 8 – *Polytrichum piliferum*.

Наиболее часто встречаемые (отмеченные в более чем 10% описаний) виды: *Cladonia mitis* (32,1%), *C. furcata* (20,8%), *C. gracilis* (13,2%), *C. rei* (13,2%), *C. fimbriata* (11,3%), *C. cornuta* (10,4%). В половине и более сравниваемых выборок отмечены *Cetraria islandica*, *Cladonia cariosa*, *C. chlorophaea*, *C. cornuta*, *C. fimbriata*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. mitis*, *C. pyxidata*, *C. rangiferina*, *C. rei*.

Наибольшее видовое богатство лишайников (24 вида) отмечено в мхово-лишайниково-злаковых фитоценозах асс. *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae*. Это достаточно закономерно для пионерных сообществ на песчаных субстратах с низким рН и бедностью питательными веществами (особенно азотом и фосфором). Такие условия благоприятны лишь для немногочисленных сосудистых растений – псаммофилов-олиготрофов, изреженный покров которых дает возможность развития криптогамных организмов, в частности мхов и лишайников [52].

Несколько меньшим видовым богатством характеризуются генетически более или менее связанные с опушками или вырубками сосновых лесов сообщества асс. *Jasiono montanae-Festucetum ovinae* (16 видов) и сообщества *Calluna vulgaris* (18 видов). Фактор, благоприятствующий разнообразию лишайников в ценофлорах перечисленных синтаксонов, – наличие диаспор в расположенных поблизости сосновых лесах и на их опушках (характерными лесными видами в сообществах этих ассоциаций являются *Cladonia botrytis*, *C. decorticata*, *C. phyllophora*, *Peltigera malacea*). При этом на продвинутой стадии сукцессии, на которой идет вселение в сообщества (или восстановление после нарушений) лишайников, возрастающее проективное покрытие сосудистых растений и мхов оказывает негативное воздействие на видовое разнообразие эпигейных лишайников.

Количественно равен, но качественно различен видовой состав лишайников асс. *Agrostio vinealis-Corynephorum canescentis* и сообществ *Calamagrostis epigeios*. Последние характеризуются высокими показателями константности *Cladonia rei*, который в центре европейской части России отличается полиморфизмом (морфологическим и химическим) и приуроченностью к рудеральным местообитаниям: обочинам дорог, бровкам карьеров, послепожарным сообществам на песках и супесях. Разнообразие лишайников в сообществах ассоциации с участием или доминированием *Corynephorus canescens* на восточной границе его распространения представляет интерес в сравнении с составом эпигейных лишайников аналогичных сообществ на песчаных дюнах в национальном парке «De Hoge Veluwe» в Нидерландах [53] и Мазурской озерной области на северо-востоке Польши [35].

Списки лишайников обсуждаемых сообществ различны, что объясняется, безусловно, разным климатом и географическим положением территорий, а также, вероятно, распространением обсуждаемого типа сообществ. На градиенте увлажнения климата возрастает таксономическое разнообразие и общее видовое богатство эпигейных лишайников, а в качестве сходной черты можно отметить только высокое участие рода *Cladonia*. Его доля в спектре обсуждаемых сообществ в ЮНР достигает максимума (88,9%), на

северо-востоке Польши составляет 75,0%, а в Нидерландах – 63,6%. Общими для всех территорий являются лишь *Cladonia cervicornis*-группы (incl. *verticillata*) и *C. mitis*. По мере продвижения на запад в списках эпигейных лишайников этих сообществ появляются виды преимущественно океанического распространения: *Cladonia portentosa*, *C. ramulosa*, *C. scabriuscula*, *C. strepsilis*, *C. zopfii* [54], их число достигает максимума в описаниях из Нидерландов. Этим видам нет в обследованных сообществах данной ассоциации в ЮНР, а в более «западных» сообществах отсутствуют *Cetraria ericetorum*, *Cladonia coniocraea*, *C. cornuta*, *C. fimbriata*, *C. rangiferina*, для которых характерно широкое «мультизональное» распространение.

Наименьшее разнообразие лишайников характерно для неранговых сообществ *Erigeron canadensis* и *Poa compressa*. Мелколепестниковые фитоценозы формируются обычно на слабозакрепленных или недавно отсыпанных, вскрытых песках, и, по-видимому, группировки лишайников в них также находятся на стадии формирования. Сообщества с участием мятлика сплюснутого характерны для сильно уплотненных грунтов, интенсивно выдуваемых или смываемых, причем данные особенности субстрата сохраняются длительное время в ходе сукцессии. Достаточно толерантным из лишайников к таким условиям, по-видимому, является только *Cladonia rei*.

В распределении разнообразия эпигейных псаммофильных лишайников по зональным выделам ЮНР наблюдается хорошо выраженная закономерность: высокий показатель видового богатства (36 видов) характерен для описаний псаммофитных сообществ в пределах подтайги (подзоны широколиственно-еловых лесов, Валдайско-Онежская подпровинция). В зоне широколиственных лесов (Полесская и Среднерусская подпровинции) этот показатель падает вдвое (18 видов). При этом в псаммофитных фитоценозах на песчаных террасах р. Десна (Брянская область, зона широколиственных лесов) встречаются 18 видов лишайников, а в плакорных псаммофитных сообществах широколиственнолесной зоны – только 11, в основном широко распространенных эвритопных видов. По-видимому, большей аazonальностью характеризуются лишайниковые группировки псаммофитных сообществ в широколиственнолесной зоне, тогда как в подтайге состав лишайников таких сообществ имеет хорошо выраженные бореальные, «лесные» черты.

Среднее покрытие всех лишайников в пределах массива описаний низкое и составляет 1–2% (соответствует баллам «г» и «+»). Максимального покрытия в отдельных сообществах достигают *Cladonia mitis* (88%) и *C. rangiferina* (13%), нередко локально доминирующие в олиготрофных сосновых лесах, на их опушках и вырубках в сосняках. Можно предположить, что именно эти виды способны в данных условиях составить определенную конкуренцию мхам и сосудистым растениям из-за некоторых экологических и биохимических особенностей. В частности, эти виды могут развиваться на субстратах с довольно широкой амплитудой кислотности: *C. mitis* заселяет почвы, рН которых варьирует в пределах 3,6–6,7, для *C. rangiferina* эти показатели составляют 3,5–6,4. Кроме того, из-за содержащихся в талломах химических соединений (лишайниковых кислот и целлюлозолитических

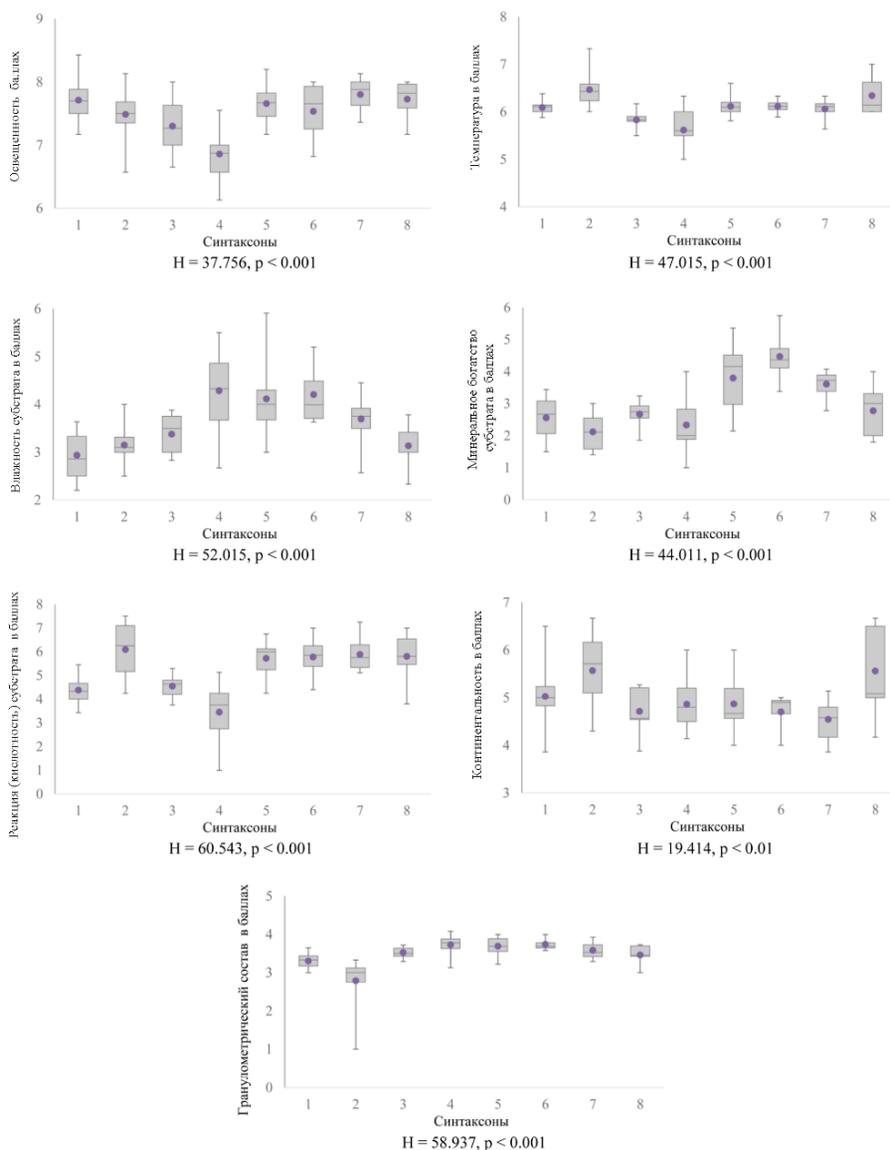
ферментов) эти виды способны оказывать ингибирующее воздействие на прорастание семян сосны и спор мхов [55].

Анализ диагностической ценности выявленных видов показал, что только небольшое число лишайников проявляют высокую верность к отдельным синтаксонам на статистически значимом уровне. Следуя значениям константности и  $\phi$ -коэффициента, асс. *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae* дифференцируется двумя видами: *C. gracilis* (32<sup>26,2</sup>) и *C. mitis* (59<sup>24,6</sup>). Дифференцирующим для асс. *Jasiono montanae-Festucetum ovinae* можно считать *Cladonia furcata* (55<sup>32,0</sup>). Один вид дифференцирует неранговые сообщества *Calluna vulgaris*, хотя и имеет невысокую константность – *Cladonia rangiferina* (29<sup>24,9</sup>). Остальные синтаксоны не имеют собственных дифференцирующих видов лишайников. Вопрос включения перечисленных видов в диагностические комбинации соответствующих синтаксонов дискуссионный. Фактически ни один вид не характеризуется высоким значением  $\phi$ -коэффициента (максимальное значение – 32,0), несмотря на высокие показатели константности некоторых видов в отдельных ценофлорах.

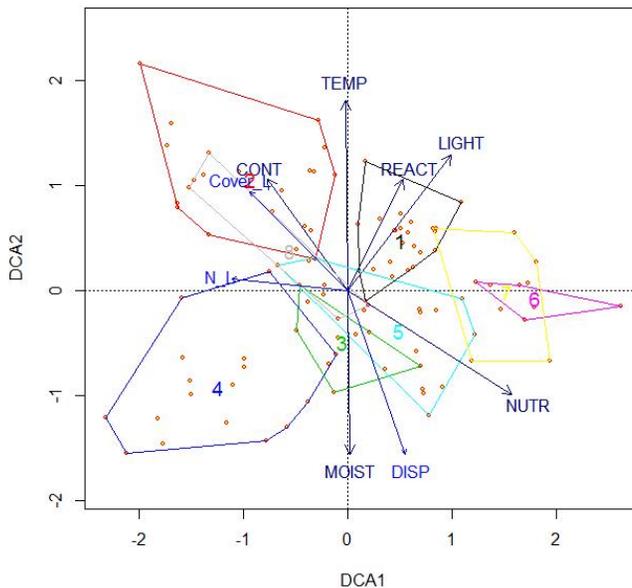
Вызывает интерес возможная связь видового богатства и покрытия лишайников с различными экологическими факторами, оценка которых произведена методом экологических шкал Х. Элленберга и Э. Ландольта. Все выявленные различия экологических режимов местообитаний синтаксонов по 7 ведущим факторам статистически значимы (рис. 2). Однако анализ не позволил выявить статистически значимых зависимостей между видовым богатством и покрытием лишайников и значениями по полученным оценкам факторов среды. Это свидетельствует об отсутствии четко экологически детерминированной закономерности в указанных характеристиках лишайниковых сообществ в отношении каждого фактора среды в отдельности.

Однако DCA-ординация продемонстрировала, что большинство синтаксонов хорошо дифференцированы в пространстве ведущих экологических факторов, в котором удалось определить направление векторов, соответствующих градиентам видового богатства и покрытия лишайников (рис. 3, табл. 2, 3).

Сообщества с наибольшим видовым богатством и покрытием лишайников формируются на наиболее бедных минеральным азотом, сухих и хорошо прогреваемых, в большей степени нейтральных субстратах с грубым гранулометрическим составом: асс. *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae* (2) и близкие к ним экологически и флористически сообщества *Polytrichum piliferum* (8). Скорее всего это объясняется слабой конкуренцией со стороны сосудистых растений. Кроме того, богаты видами лишайников и некоторые опушечные и вырубочные сообщества *Calluna vulgaris* (4) на бедных минеральным азотом и наиболее кислых послелесных песках. Вполне объяснимы и низкие значения перечисленных параметров лишайниковых сообществ для остальных неранговых сообществ (5–7), причины чего уже объяснялись выше.



**Рис. 2.** Режимы местообитаний синтаксонов псаммофитной травяной растительности по ведущим экологическим факторам: освещенности, температуре, влажности, минеральному богатству, реакции (кислотности) субстрата, континентальности (определены по шкалам Эллэнберга [40]); гранулометрическому составу субстрата (определен по шкале Ландольта [41]). Обозначения синтаксонов те же, что в табл. 1 [Fig. 2. Habitat regimes of psammophytic grass vegetation syntaxa according to the leading environmental factors: light, temperature, substrate moisture, substrate nutrients, substrate reaction (acidity), continentality (determined by the Ellenberg's scales [40]); substrate granulometric composition (determined by the Landolt's scale [41]). The designations of syntaxa are the same, as is in Table 1]



**Рис. 3.** Диаграмма DCA-ординации синтаксонов псаммофитной травяной растительности ЮНР (оси DCA1, DCA2). Векторы экологических факторов: CONT – континентальность, LIGHT – освещенность, MOIST – влажность субстрата, NUTR – минеральное богатство субстрата, REACT – реакция (кислотность) субстрата, TEMP – температура (определены по шкалам Элленберга [39]); DISP – гранулометрический состав субстрата (определен по шкале Ландольта [40]); N\_L – число видов лишайников в описании, Cover\_L – покрытие лишайников в описании. Обозначения синтаксонов те же, что в табл. 1

**[Fig. 3.]** Diagram DCA-ordination of psammophytic grass vegetation syntaxa in the Southern Nechernozemye of Russia (axes DCA1, DCA2). Vectors of environmental factors: CONT – continentality, LIGHT – light, MOIST – substrate moisture, NUTR – substrate nutrients, REACT – reaction (acidity) of the substrate, TEMP – temperature (determined by the Ellenberg’s scales [39]); DISP – substrate granulometric composition (determined by the Landolt’s scale [40]); N\_L – number of lichen species in relevé, Cover\_L – coverage of lichens in the relevé. The designations of syntaxa are the same as in Table 1]

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Численные параметры осей DCA-ординации**  
[Numerical parameters of DCA-ordination axes]

Оси ординации [Axes of ordination]	1	2	3
Нагрузка на ось [Eigenvalues]	0,54	0,38	0,29
Длина оси [Axis length]	4,95	3,72	3,27

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Корреляция осей DCA-ординации со значениями экологических факторов и параметрами лишайнобиоты**  
[Correlation of DCA-ordination axes with values of environmental factors and lichenobiota parameters]

Оси ординации [Axes of ordination]	1	2	3
Освещенность [Light]	<b>-0,340</b>	-0,188	-0,05
Температура [Temperature]	-0,036	<b>-0,414</b>	0,052

Оси ординации [Axes of ordination]	1	2	3
Континентальность [Continentality]	0,163	<b>-0,258</b>	-0,074
Влажность субстрата [Substrate moisture]	0,058	<b>0,449</b>	<b>0,302</b>
Реакция субстрата [Substrate reaction]	-0,098	-0,111	0,208
Минеральное богатство субстрата [Substrate nutrients]	<b>-0,402</b>	<b>0,274</b>	<b>0,248</b>
Гранулометрический состав субстрата [Substrate granulometric composition]	-0,068	<b>0,554</b>	0,199
Количество видов лишайников [Number of lichen species]	<b>0,333</b>	-0,083	-0,108
Покрывание лишайников [Lichen coverage]	<b>0,401</b>	-0,160	-0,133

*Примечание.* Полу жирным шрифтом выделены значения коэффициента корреляции, достоверные при  $p < 0,05$ .

[*Note* The values of the correlation coefficient that are reliable at  $p < 0.05$  are highlighted in bold].

Следует критически отнестись к тому, что сообщества с наибольшим покрытием лишайников отличаются максимальной континентальностью ценофлоры. Фактически высокие значения по данному фактору связаны с присутствием в этих сообществах ряда южных по происхождению травянистых псаммофилов, являющихся ценообразователями (например, *Jurinea cyanoides*, *Koeleria glauca*), на фоне низкого общего видового богатства фитоценозов.

Ось DCA1 характеризуется наибольшей нагрузкой (см. табл. 2) и отчасти соответствует градиенту богатства субстрата минеральным азотом и освещенности (см. табл. 3). С этой осью высокую корреляцию на статистически значимом уровне имеют и градиенты параметров лишайниковых группировок (см. табл. 3). Ось DCA2 можно интерпретировать как градиент температуры, влажности субстрата и его гранулометрического состава, а также, отчасти, континентальности.

### Заключение

Видовой состав эпигейных лишайников псаммофитных сообществ ЮНР включает 36 видов и проявляет закономерно значительное сходство с таковым в сосновых лесах региона. В псаммофитных травяных сообществах подтайги видовое богатство эпигейных лишайников вдвое выше, чем для выборки описаний из зоны широколиственных лесов. В плакорных псаммофитных сообществах широколиственнолесной зоны этот показатель имеет наименьшее значение, а отмеченные виды лишайников в основном эвритопны и являются широко распространенными видами в регионе. По-видимому, большей аazonальностью характеризуются эпигейные лишайниковые группировки псаммофитных сообществ в широколиственнолесной зоне, тогда как в подтайге состав лишайников таких сообществ имеет хорошо выраженные бореальные, «лесные» черты.

Количественное преобладание в родовом спектре рр. *Cladonia* и *Peltigera* таксономически сближает обсуждаемые лишайниковые группировки с таковым песчаных местообитаний балтийского побережья. Из особенностей сообществ приморских местообитаний отметим некоторое повышение позиции рода

*Peltigera*, «тяготеющего» к более влажному климату. При сравнении видового состава эпигейных лишайников в более или менее равномерно исследованных и описанных сообществах с участием *Corynephorum canescens* в ЮНР на северо-востоке Польши и в Нидерландах прослеживаются тенденции увеличения видового разнообразия лишайниковых группировок на градиенте увлажнения климата с юго-востока на северо-запад и рост во флористических списках количества видов с преимущественно океаническим распространением.

Небольшое число лишайников проявляют высокую верность к отдельным синтаксонам. В соответствии со значениями константности и ф-коэффициента на статистически значимом уровне *Cladonia gracilis* и *C. mitis* дифференцируют асс. *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae*; *C. furcata* – асс. *Jasiono montanae-Festucetum ovinae*, *C. rangiferina* – неранговые сообщества *Calluna vulgaris*. Остальные синтаксоны не имеют собственных дифференцирующих видов лишайников. Ни один вид не характеризуется высоким значением ф-коэффициента, несмотря на высокие показатели константности некоторых видов в отдельных ценофлорах, поэтому, на наш взгляд, включать перечисленные виды в диагностические комбинации соответствующих синтаксонов нецелесообразно.

Проведенный анализ не позволил выявить статистически значимых зависимостей между видовым богатством и покрытием лишайников и значениями по полученным оценкам факторов среды. Таким образом, детерминированные закономерности в указанных характеристиках эпигейных лишайниковых группировок по отношению к каждому фактору среды в отдельности отсутствуют. Градиенты параметров обсуждаемых лишайниковых группировок имеют наиболее высокую корреляцию на статистически значимом уровне с комплексным градиентом богатства минеральным азотом субстрата и освещенности, определенным методом DCA-ординации.

#### Список источников

1. Сукачев В.Н. Избранные труды в трех томах. Т. 3: Проблемы фитоценологии. Л. : Наука, 1957. 543 с.
2. Юркевич И.Д., Ловчий Н.Ф., Гельтман В.С. Леса Белорусского Полесья (геоботанические исследования). Минск : Наука и техника, 1977. 288 с.
3. Aikio S., Väre H., Strömmer R. Soil microbial activity and biomass in the primary succession of a dry heath forest // Soil Biology and Biochemistry. 2000. № 32 (8–9). PP. 1091–1100. doi: [10.1016/S0038-0717\(00\)00019-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00019-5)
4. Bowker M.A. Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: an underexploited opportunity // Restoration Ecology. 2007. № 15 (1). PP. 13–23. doi: [10.1111/j.1526-100X.2006.00185.x](https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00185.x)
5. Рахмонов О., Щипек Т. Формирование псаммофитной растительности на антропогенных биотопах внутриматериковых песков южной Польши // Вопросы степеведения. 2010. № 8. С. 96–100.
6. Дулепова Н.А. Флора и растительность развееваемых песков Забайкалья : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2014. 243 с.
7. Степанович И.М. О сообществах *Corynephorum canescens* и *Koelerietum glaucae* в бассейне реки Вилии (БССР) // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, № 7. С. 998–1011.

8. Булохов А.Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск : Изд. БГУ, 2001. 296 с.
9. Picon-Cochard C., Coll L., Balandier P. The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland // *Oecologia*. 2006. № 148 (3). PP. 373–383.
10. Rūsiņa S. Latvijas mezofīto un kserofīto zālāju daudzveidība un kontaktsabiedrības: Proģocijas darbs. Rīga, 2006. 218 l.
11. Stankevičiūtė J. The succession of sand vegetation at the Lithuanian seacoast // *Bot. Lithuanica*. 2006. № 12 (3). PP. 139–156.
12. Яцына А.П. Современная инвентаризация и флористическая дифференциация напочвенного покрова сосняка лишайникового Беларуси // *Вестник Витебского государственного университета им. П.М. Машерова*. 2011. № 4 (64). С. 45–48.
13. Фучило Я.Д., Рябухин А.Ю., Сбитная М.В., Кайдык В.Ю., Левин С.В. Естественное возобновление сосны обыкновенной в условиях Восточного Полесья Украины // *Лесной журнал*. 2015. № 1. С. 71–77. doi: 10.17238/issn0536-1036.2015.1.71
14. Kupreev V.E., Semenishchenkov Yu.A., Teleganova V.V., Muchnik E.E. Ecological and floristic features of pioneer grass vegetation on automorphic sandy soils as a pine-forest recovery phase in the Southern part of the Nonchernozem zone of Russia // *Contemporary problems of ecology*. 2020. № 13 (1). PP. 26–45. doi: 10.1134/S1995425520010059
15. Природа болотно-лесных систем Карелии и пути их освоения. Петрозаводск : Карельский филиал АН СССР, 1982. 166 с.
16. Онипченко В. Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М. : Кранд, 2013. 576 с.
17. Bu C., Wu S., Zhang K., Yang Y., Gao G. Biological soil crusts: An eco-adaptive biological conservative mechanism and implications for ecological restoration // *Plant Biosystems*. 2015. № 149 (2). PP. 364–373. doi: 10.1080/11263504.2013.819820
18. De Vasconcelosa T.L., De Oliveiraa A.K., Pereiraa E.C., Da Silva N.H., Vicentec C., Legazc M.-E. The lichen *Cladonia verticillaris* retains and modifies mineral soil particles inside the thallus // *Catena*. 2015. № 135. PP. 70–77. doi: 10.1016/j.catena.2015.07.002
19. Li Y.F., Li Z.W., Jia Y.H., Zhang K. Biological soil crust formation under artificial vegetation effect and its properties in the Mugetan sandy land, northeastern Qinghai-Tibet Plateau // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2016. № 39. PP. 1–16. doi: 10.1088/1755-1315/39/1/012070
20. Asplund J., Wardle D.A. How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties // *Biol. Rev.* 2017. № 92 (3). PP. 1720–1738. doi: 10.1111/brv.12305
21. Булохов А.Д. Новые ассоциации класса *Trifolio-Geranietea sanguinei* Th. Müller 1961 в Брянской области // *Растительность России*. 2013. № 22. С. 3–10. doi: 10.31111/vegus/2013.22.3
22. Булохов А.Д. Термофильные сообщества железнодорожных насыпей в Южном Нечерноземье России (в пределах Брянской области) // *Бюл. Брянского отделения Русского ботанического общества*. 2017. № 4 (12). С. 16–28. doi: 10.22281/2307-4353-2017-4-16-28
23. Семенищенков Ю.А. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск : РИО БГУ, 2009. 400 с.
24. Семенищенков Ю.А., Абадонова М.Н. Псаммофитные сообщества с участием *Koeleria glauca* (Schrad.) DC. (Gramineae) за пределами ареала *Coruñephorus canescens* (L.) Beauv. (Gramineae) в Брянской и Орловской областях // *Ученые записки Орловского гос. ун-та. Сер.: Естественные, технические и медицинские науки*. 2011. № 3. С. 178–187.
25. Кузьменко А.А. Классификация и ординация сообществ псаммофитов междуречья Габья–Десна (в пределах Брянской области) // *Вестник Брянского гос. ун-та. Сер.: Точные и естественные науки*. 2012. № 4. С. 168–171.
26. Кузьменко А.А. Растительность моренных и водно-ледниковых равнин южной окраины Смоленской возвышенности : дис. ... канд. биол. наук. Брянск, 2014. 402 с.

27. Булохов А.Д., Баринова В.И. Растительные сообщества железнодорожных насыпей на участке Брянск-Орловский – Свень // Ученые записки Брянского гос. ун-та. 2019. № 2. С. 41–53.
28. Булохов А.Д., Петренко А.М. Сообщества класса *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novák 1941 в Брянской области (Россия) // Растительность России. 2017. № 30. С. 29–34. doi: [10.31111/vegus/2017.30.29](https://doi.org/10.31111/vegus/2017.30.29)
29. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R.G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J. A., Bergmeier E., Santos-Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Ya. P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 2016. № 19. Suppl. 1. PP. 3–264. doi: [10.1111/avsc.12257](https://doi.org/10.1111/avsc.12257)
30. Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski (wydanie istotnie zmienione w stosunku do wydania z 1981). Warszawa : PWN, 2001. 536 p.
31. Chytrý M., Sádlo J. *Corniculario aculeatae-Corynephorum canescentis* Steffen 1931. In: Vegetace České republiky. 1. Travinná a keříčková vegetace / ed. by M. Chytrý. Praha : Academia, 2007. PP. 325–328.
32. Prodrome of the vegetation of Ukraine / eds. by D.V. Dubina, T.P. Dzyuba, S.M. Yemelyanova [and others]. Kyiv, 2019. 784 p.
33. Jarolímek I., Šibík J., Hegedúšová K., Janišová M., Kliment J., Kučera P., Májková J., Micháľková D., Sadloňová J., Šibíková J., Škodová I., Uhlířová J., Ujházy K., Ujházyová M., Valachovič M., Zaliberová M. A list of vegetation units of Slovakia. In: Diagnostic, constant and dominant species of the higher vegetation units of Slovakia / eds. by I. Jarolímek, J.P. Šibík. Bratislava : Veda, 2008. PP. 295–329.
34. Ермаков Н.Б. Прогнозуемые высших единиц растительности России // Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : Гилем, 2012. С. 377–483.
35. Juśkiewicz-Swaczyna B. The psammophilous grassland community *Corniculario aculeatae-Corynephorum canescentis* in the Masurian Lake District (NE Poland) // Tuexenia. 2009. № 29. PP. 391–408.
36. Haveman R., Schaminée J.H.J. Inland dune vegetation of the Netherlands // Annali di botanica. Nuva ser. 2003. Vol. III. PP. 117–122.
37. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. Wien ; New York, 1964. 865 p. doi: [10.1007/978-3-7091-8110-2](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2)
38. Купреев В.Э., Семеничников Ю.А. Обзор синтаксонов псаммофитной травяной растительности Южного Нечерноземья России // Растительность России. 2022. № 45. С. 39–73. doi: [10.31111/vegus/2022.45.39](https://doi.org/10.31111/vegus/2022.45.39)
39. Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukat Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // Journ. Veg. Sci. 2002. № 13 (1). PP. 79–90. doi: [10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x)
40. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. Göttingen, 1992. 258 p.
41. Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich, 1977. H. 64. S. 1–208.
42. McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 5. Gleneden Beach. 2006. 28 p.
43. The Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. URL: <http://www.emplantbase.org/home.html> (date of access: 08.05.2022).
44. Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. Santesson’s Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala University: Museum of Evolution. 2021. 933 p.
45. Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. 429 с.

46. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*. 1948. № 5 (4). PP. 1–34.
47. Laime B., Tjarve D. Grey dune plant communities (*Koelerio-Corynepherea*) on the Baltic coast in Latvia // *Tuexenia*. 2009. № 29. PP. 409–435.
48. Петренко Д.Е. Лихенофлора песчаных аккумулятивных образований юго-восточного побережья Балтики (на примере Куршской и Балтийской косы Калининградской области) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2005. 21 с.
49. Цуриков А.Г., Мучник Е.Э. Таксономический анализ лишайнобиоты Беларуси // *Ботанический журнал*. 2021. Т. 106, № 1. С. 3–21. doi: [10.31857/S0006813621010105](https://doi.org/10.31857/S0006813621010105)
50. Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Paukov A.G., Tsurykau A., Gerasimova J.V. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia // *Herzogia*. 2019. № 32 (1). PP. 111–126. doi: [10.13158/hea.32.1.2019.111](https://doi.org/10.13158/hea.32.1.2019.111)
51. Красная книга Брянской области / ред. А.Д. Булохов, Н.Н. Панасенко, Ю.А. Семенищенков, Е.Ф. Ситникова. Брянск : РИО БГУ, 2016. 432 с.
52. Nash T.H. Photosynthesis, respiration, productivity and growth // *Lichen biology* / ed. by T.H. Nash. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1996. PP. 88–120.
53. Hasse T., Daniëls F.J.A. Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland // *Jour. of Veg. Sci*. 2006. № 17 (2). PP. 135–146. doi: [10.1111/j.1654-1103.2006.tb02433.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02433.x)
54. Ahti T., Stenroos S., Moberg R. *Nordic Lichen Flora*. Vol. 5: Cladoniaceae. Uppsala : Uppsala University, 2013. 117 p.
55. Толпышева Т.Ю. Биотические связи лишайников в лесных и болотных экосистемах : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2005. 69 с.

#### References

1. Sukachev VN. *Izbrannye trudy v trekh tomakh*. Т. 3. *Problemy fitotsenologii* [Selected works in three volumes. Vol. 3. Problems of phytocoenology]. Leningrad: Nauka Publ.; 1957. 543 p. In Russian
2. Yurkevich ID, Lovchiy NF, Gel'tman VS. *Lesy Belorusskogo Poles'ya (geobotanicheskie issledovaniya)* [Forests of the Belarusian Polesye (geobotanical studies)]. Minsk: Nauka i tekhnika Publ.; 1977. 288 p. In Russian
3. Aikio S, Väre H, Strömmer R. Soil microbial activity and biomass in the primary succession of a dry heath forest. *Soil Biology and Biochemistry*. 2000;32(8-9):1091–1100. doi: [10.1016/S0038-0717\(00\)00019-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00019-5)
4. Bowker MA. Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: an underexploited opportunity. *Restoration Ecology*. 2007;15(1):13-23. doi: [10.1111/j.1526-100X.2006.00185.x](https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00185.x)
5. Rakhmonov O, Shchipek T. *Formirovanie psammofitnoy rastitel'nosti na antropogennykh biotopakh vnutrimaterikovykh peskov yuzhnoy Pol'shi* [Formation of psammophytic vegetation on anthropogenic biotopes of inland sands of southern Poland]. *Voprosy stepovedeniya*. 2010;8:96-100. In Russian
6. Dulepova NA. *Flora i rastitel'nost' razvevaemykh peskov Zabaykal'ya* [Flora and vegetation of the waving sands of Transbaikalia. CandSci. Dissertation Biology]. Novosibirsk: Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences; 2014. 243 p. In Russian
7. Stepanovich IM. *O soobshchestvakh Corynephorum canescentis i Koelerietum glaucae v bassejne reki Viliy (BSSR)* [About communities *Corynephorum canescentis* and *Koelerietum glaucae* in the basin of the Viliya River (BSSR)]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1988;73;7:998-1011. In Russian

8. Bulokhov AD. Travyanaya rastitel'nost' Yugo-Zapadnogo Nechernozem'ya Rossii [Grass vegetation of the South-West Nechernozemye of Russia]. Bryansk: Bryansk State University Publ.; 2001. 296 p. In Russian
9. Picon-Cochard C, Coll L, Balandier P. The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia* 2006;148(3):373-383.
10. Rūsiņa S. Latvijas mezofīto un kserofīto zālāju daudzveidība un kontaktsabiedrības: Promocijas darbs. Rīga: Latvijas Universitāte; 2006. 218 p. In Latvian
11. Stankevičiūtė J. The succession of sand vegetation at the Lithuanian seacoast. *Bot. Lithuanica*. 2006;12(3):139-156.
12. Yatsyna AP. Sovremennaya inventarizatsiya i floristicheskaya differentsiatsiya napochvennogo pokrova sosnyaka lishaynikovogo Belarusi [Modern inventory and florist differentiation of lichens cover of a pine forest of Belarus]. *Vestnik Vitebskogo gosudarstvennogo universiteta im. P. M. Masherova*. 2011;4(64):45-48. [In Russian]
13. Fuchilo YaD, Ryabukhin AYU, Sbitnaya MV, Kaydyk VYu, Levin SV. Natural regeneration of Scots pine in the conditions of Eastern Polesye of Ukraine. *Lesnoi zhurnal*. 2015;1:71-77. [In Russian] English summary
14. Kupreev VE, Semenishchenkov YuA, Teleganova VV, Muchnik EE. Ecological and floristic features of pioneer grass vegetation on automorphic sandy soils as a pine-forest recovery phase in the Southern part of the Nonchernozem zone of Russia. *Contemporary problems of ecology*. 2020;13(1):26-45. doi: [10.1134/S1995425520010059](https://doi.org/10.1134/S1995425520010059)
15. Priroda bolotno-lesnykh sistem Karelii i puti ikh osvoeniya [The nature of the marsh-forest systems of Karelia and the ways of their development]. Petrozavodsk: Karelskiy filial AN SSSR Publ.; 1982. 166 p. In Russian
16. Onipchenko V. G. Funktsional'naya fitotsenologiya: sinekologiya rasteniy [Functional phytocoenology: synecology of plants]. Moscow: Krasand Publ.; 2013. 576 p. In Russian
17. Bu C, Wu S, Zhang K, Yang Y, Gao G. Biological soil crusts: An eco-adaptive biological conservative mechanism and implications for ecological restoration. *Plant Biosystems*. 2015;149(2):364-373. doi: [10.1080/11263504.2013.819820](https://doi.org/10.1080/11263504.2013.819820)
18. De Vasconcelosa TL, De Oliveiraa AK, Pereiraa EC, Da Silva NH, Vicentec C, Legazc M-E. The lichen *Cladonia verticillaris* retains and modifies mineral soil particles inside the thallus. *Catena*. 2015;135:70-77. doi: [10.1016/j.catena.2015.07.002](https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.07.002)
19. Li YF, Li ZW, Jia YH, Zhang K. Biological soil crust formation under artificial vegetation effect and its properties in the Mugetan sandy land, northeastern Qinghai-Tibet Plateau. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2016;39:1-16. doi: [10.1088/1755-1315/39/1/012070](https://doi.org/10.1088/1755-1315/39/1/012070)
20. Asplund J, Wardle DA. How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties. *Biol. Rev.* 2017;92(3): 1720-1738. doi: [10.1111/brv.12305](https://doi.org/10.1111/brv.12305)
- Bulokhov AD. Novye assotsiatsii klassa *Trifolio-Geranietae sanguinei* Th. Müller 1961 v Bryanskoy oblasti [New associations of the class *Trifolio-Geranietae sanguinei* Th. Müller 1961 in the Bryansk region]. *Rastitel'nost' Rossii*. 2013;22:3-10. doi: [10.31111/vegrus/2013.22.3](https://doi.org/10.31111/vegrus/2013.22.3) In Russian
22. Bulokhov AD. Termofil'nye soobshchestva zheleznodorozhnykh naspey v Yuzhnom Nechernozem'e Rossii (v predelakh Bryanskoy oblasti) [Thermophilic communities of railway embankments in the Southern Nechernozemye of Russia (within the Bryansk region)]. *Byul. Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva*. 2017;4(12):16-28. doi: [10.22281/2307-4353-2017-4-16-28](https://doi.org/10.22281/2307-4353-2017-4-16-28) In Russian
23. Semenishchenkov YuA. Fitotsenoticheskoe raznoobrazie Sudost'-Desnyanskogo mezhdurech'ya [Phytocoenotic diversity of the Sudost'-Desna interfluve] Bryansk: RIO BGU Publ.; 2009. 400 p. In Russian
24. Semenishchenkov YuA, Abadonova MN. Psammophyte communities with *Koeleria glauca* L. (*Gramineae*) out of the border of the *Corynephorus canescens* (*Gramineae*) distribution in Bryansk and Orel regions. *Uch. zap. Orlovskogo gos. un-ta. Ser.: Estestvennye, tekhnicheskie i meditsinskie nauki*. 2011;3:178-187. In Russian English summary

25. Kuz'menko AA. Classification and ordination of communities psammofitov of entre rios Gabya-Desna (within the Bryansk region). *Vestnik Bryanskogo gos. un-ta. Ser.: Tochnye i estestvennye nauki*. 2012;4:168-171. In Russian English summary
26. Kuz'menko AA. *Rastitel'nost' morenykh i vodno-lednikovyykh ravnin yuzhnoy okrainy Smolenskoj vozvys'hennosti* [Vegetation of moraine and fluvio-glacial plains in the southern outskirts of the Smolensk Upland. CandSci. Dissertation Biology]. Bryansk: Bryansk State University; 2014. 402 p. In Russian
27. Bulokhov AD, Barinova VI. Plant communities of railway embankments on the site Bryansk-Orlovsky - Sven' *Uch. zap. Bryanskogo gos. un-ta*. 2019;2:41-53. In Russian English summary
28. Bulokhov AD., Petrenko AM. Communities of the class *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novák 1941 in the Bryansk region of Russia. *Rastitel'nost' Rossii*. 2017;30:29-34. doi: [10.31111/vegrus/2017.30.29](https://doi.org/10.31111/vegrus/2017.30.29). In Russian English summary
29. Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, Theurillat J-P, Raus T, Čarni A, Šumberová K, Willner W, Dengler J, García RG, Chytrý M, Hájek M, Di Pietro R, Iakushenko D, Pallas J, Daniëls FJA, Bergmeier E, Santos-Guerra A, Ermakov N, Valachovič M, Schaminée JHJ, Lysenko T, Didukh YaP, Pignatti S, Rodwell JS, Capelo J, Weber HE, Solomeshch A, Dimopoulos P, Aguiar C, Hennekens SM, Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Appl. Veg. Sci. 19. Suppl.* 2016;1:3-264. doi: [10.1111/avsc.12257](https://doi.org/10.1111/avsc.12257)
30. Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski (wydanie istotnie zmienione w stosunku do wydania z 1981). Warszawa: PWN. 2001. 536 p. In Polish
31. Chytrý M, Sádlo J. *Corniculario aculeatae-Corynephoretum canescentis* Steffen 1931. In: *Vegetace České republiky. 1. Travinná a keříčková vegetace*. Ed. Chytrý M. Praha: Academia. 2007: 325-328.
32. Prodrôme of the vegetation of Ukraine. Eds. Dubina D. V., Dzyuba T. P., Yemelyanova S. M. [and others]. Kyiv. 2019. 784 p.
33. Jarolímek I, Šibík J, Hegedúšová K, Janišová M, Kliment J, Kučera P, Májková J, Michálková D, Sadloňová J, Šibíková J, Škodová I, Uhlířová J, Ujházy K, Ujházyová M, Valachovič M, Zaliberová M. A list of vegetation units of Slovakia. In: *Diagnostic, constant and dominant species of the higher vegetation units of Slovakia*. Eds. Jarolímek I., Šibík J. P. Bratislava: Veda. 2008:295-329.
34. Ermakov NB. Prodróm vysshikh edinit rastitel'nosti Rossii [Prodróm of higher units of the vegetation of Russia]. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti*. Ufa: Gilem, 2012:377-483.
35. Juškiewicz-Swaczyna B. The psammophilous grassland community *Corniculario aculeatae-Corynephoretum canescentis* in the Masurian Lake District (NE Poland). *Tuexenia* 2009;29:391-408.
36. Haveman R, Schaminée JHJ. Inland dune vegetation of the Netherlands. *Annali di botanica. Nova ser.* 2003;III:117-122.
37. Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3. Aufl. Wien; New-York. 1964. 865 p. doi: [10.1007/978-3-7091-8110-2](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2)
38. Kupreev VE., Semenishchenkov YuA. The survey of the psammophilous grass vegetation syntaxa in the Southern Nechernozemye of Russia. *Vegetation of Russia*. 2022;45:39-73. doi: [10.31111/vegrus/2022.45.39](https://doi.org/10.31111/vegrus/2022.45.39)
39. Chytrý M, Tichý L, Holt J, Botta-Dukat Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journ. Veg. Sci.* 2002;13(1):79-90. doi: [10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x)
40. Ellenberg H, Weber H. E., Düll R., Wirth W., Paulißen D. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 2 Aufl. Göttingen. 1992. 258 p. In German
41. Landolt E. *Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 1977;64:1-208. In German
42. McCune B, Mefford MJ. *PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 5*. Gleneden Beach. 2006. 28 p.

43. The Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. URL: <http://www.emplantbase.org/home.html> (date of access 08.05.2022).
44. Westberg M, Moberg R, Myrdal M, Nordin A, Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala University: Museum of Evolution. 2021. 933 p.
45. Rastitel'nost' Evropeyskoy chasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. 429 p. In Russian
46. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter. 1948;5(4):1-34.
47. Laime B, Tjarve D. Grey dune plant communities (Koelerio-Corynepherea) on the Baltic coast in Latvia. *Tuexenia* 2009;29:409-435.
48. Petrenko DE. *Likhenoflora peschanykh akkumulyativnykh obrazovaniy yugo-vostochnogo poberezh'ya Baltiki (na primere Kurshskoy i Baltiyskoy kosy Kaliningradskoy oblasti)* [Lichenoflora of sandy accumulative formations of the southeastern Baltic coast (on the example of the Curonian and Baltic Spit of the Kaliningrad region). CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Kaliningrad: Kaliningrad State University; 2005. 21 p. In Russian
49. Tsurikov AG, Muchnik EE. Taxonomic analysis of lichen biota of Belarus *Botanicheskiy zhurnal*. 2021;106;1:3-21. doi: [10.31857/S0006813621010105](https://doi.org/10.31857/S0006813621010105) In Russian
50. Muchnik EE, Konoreva LA, Chesnokov SV, Paukov AG, Tsurikau A, Gerasimova JV. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia. *Herzogia*. 2019;32(1):111-126. doi: [10.13158/hea.32.1.2019.111](https://doi.org/10.13158/hea.32.1.2019.111)
51. Krasnaya kniga Bryanskoy oblasti [Red Data Book of the Bryansk region] Red. Bulokhov AD, Panasenko NN, Semenishchenkov YuA, Sitnikova EF. Bryansk: RIO BGU Publ.; 2016. 432 p. In Russian
52. Nash T. H. Photosynthesis, respiration, productivity and growth. In.: Lichen biology. Ed. Nash T. H. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1996. 88-120.
53. Hasse T, Daniëls FJA. Species responses to experimentally induced habitat changes in a Corynephorus grassland. *Jour. of Veg. Sci.* 2006;17(2):135-146. doi: [10.1111/j.1654-1103.2006.tb02433.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02433.x)
54. Ahti T, Stenroos S, Moberg R. Nordic Lichen Flora. Vol. 5. Cladoniaceae. Uppsala: Uppsala University. 2013. 117 p.
55. Tolpysheva TYu. *Bioticheskie svyazi lishaynikov v lesnykh i bolotnykh ekosistemakh* [Biotic relationships of lichens in forest and swamp ecosystems DrSci. Dissertation Abstract, Biology]. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University; 2005. 69 p. In Russian

**Информация об авторах:**

**Мучник Евгения Эдуардовна** – д-р биол. наук, в.н.с., Институт лесоведения РАН (Успенское, г. Одинцово, Московская обл., Россия).

E-mail: [emuchnik@outlook.com](mailto:emuchnik@outlook.com)

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9150-6044>

**Купреев Вадим Эдуардович** – аспирант, Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского (Брянск, Россия).

E-mail: [mimiparcs@gmail.com](mailto:mimiparcs@gmail.com)

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4167-0134>

**Семениченков Юрий Алексеевич** – д-р биол. наук, профессор, Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского (Брянск, Россия).

E-mail: [yuricek@yandex.ru](mailto:yuricek@yandex.ru)

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8640-6225>

**Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.**

***Information about the authors:***

**Evgenia E. Muchnik**, Doctor of Biological Sciences, Leading Researcher, Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences (Uspenskoye, Odintsovo sity, Moscow region, Russia).

E-mail: [emuchnik@outlook.com](mailto:emuchnik@outlook.com)

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9150-6044>

**Vadim E. Kupreev**, postgraduate student, Bryansk State University named after Acad. I.G. Petrovsky (Bryansk, Russia).

E-mail: [mimiparcs@gmail.com](mailto:mimiparcs@gmail.com)

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4167-0134>

**Yuri A. Semenishchenkov**, Doctor of Biological Sciences, Professor, Bryansk State University named after Acad. I.G. Petrovsky (Bryansk, Russia).

E-mail: [yuricek@yandex.ru](mailto:yuricek@yandex.ru)

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8640-6225>

***The Authors declare no conflict of interest.***

*Статья поступила в редакцию 20.05.2022;  
одобрена после рецензирования 13.03.2023; принята к публикации 03.10.2023.*

*The article was submitted 20.05.2022;  
approved after reviewing 13.03.2023; accepted for publication 03.10.2023.*