

ЯДРО ЗАПОВЕДНИКА «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС» (РОССИЯ) – ГОРЯЧАЯ ТОЧКА БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛИШАЙНИКОВ ЮЖНОЙ ТАЙГИ В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

Г. П. Урбанавичюс^{1,2} , И. Н. Урбанавичене³ 

¹Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ «Кольский научный центр РАН», Россия
e-mail: g.urban@mail.ru

²Государственный природный заповедник «Кологривский лес», Россия

³Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН, Россия
e-mail: urbanavichene@gmail.com

Поступила: 27.04.2022. Исправлена: 26.06.2022. Принята к опубликованию: 10.07.2022.

Работа посвящена изучению разнообразия лишайников и близкородственных нелихенизированных грибов девственных темнохвойно-широколиственных лесов заповедного ядра Кологривского кластера заповедника «Кологривский лес» (Россия), выполненного с помощью оригинального методологического подхода. Заповедник «Кологривский лес» образован в 2006 г. на севере Костромской области с целью сохранения коренных южно-таежных лесов Восточной Европы и изучения процессов восстановления лесной растительности после масштабных рубок и пожаров предыдущих десятилетий. Заповедник «Кологривский лес» состоит из двух кластеров – Кологривского (площадь 481 км²) и Мантуровского (108 км²). В южной части Кологривского кластера заповедника «Кологривский лес» находится крупный сохранившийся фрагмент девственного леса площадью около 8 км², образующий заповедное ядро. Основные лесообразующие породы на этом участке – *Picea abies*, *Tilia cordata*, *Betula pubescens*, *Abies sibirica*. Для выявления максимально полного видового разнообразия эпифитных видов был выбран участок с необходимыми характеристиками, на котором заложена пробная площадь (ПП) 10 000 м² (далее – 1 га). На ПП проведены сборы со всех доступных древесных субстратов и всех имеющихся в лесном сообществе форофитов (деревьев и кустарников). Дополнительно маршрутным методом обследованы еще 22 точки в разных частях заповедного ядра. В результате обработки собранного материала составлен аннотированный список видов лишайников и систематически близких нелихенизированных грибов, насчитывающий 316 видов из 137 родов. Из них 73% (230 видов) найдены на 1 га ПП, 27% (86 видов) – вне ПП. Видовое богатство лишайников на 1 га ПП в ядре заповедника «Кологривский лес» равно или намного превышает известное количество видов, выявленных при флористических исследованиях на гораздо более крупных особо охраняемых природных территориях Европейской России. Впервые для лишайнофлоры заповедника «Кологривский лес» приводится 91 вид, из которых 83 вида – новые для Костромской области. Род *Asterophoma* – новый для Европейской России, роды *Bachmanniomyces* и *Bryostigma* – новые для лишайнофлоры Средней России. Два вида являются новыми для России: *Micarea synotheoides* и *Stigidium exasperatum*. Вид *Rinodina macrospora* впервые найден в Европе. Три вида (*Asterophoma mazaediicola*, *Biatora veteranorum* и *Biatoropsis minuta*) – новые для Европейской России; 13 видов (*Bachmanniomyces punctum*, *Bryostigma lapidicola*, *Heterocephalacria bachmannii*, *Lepora borealis*, *Micarea byssacea*, *M. melaeniza*, *M. nowakii*, *M. pseudomicrococca*, *M. pycnidiphora*, *Ochrolechia mahluensis*, *Scoliciosporum perpusillum*, *Skyttea gregaria*, *Stigidium congestum*, *Trapeliopsis gelatinosa*, *Xylographa soralifera*) – новые для Средней России. В настоящее время видовой состав лишайнофлоры заповедника «Кологривский лес» насчитывает 398 видов; для Костромской области известно 428 видов. На территории ядра заповедника «Кологривский лес» отмечено четыре вида, занесенные в Красную книгу России: *Leptogium burnetiae*, *Lobaria pulmonaria*, *Menegazzia terebrata* и *Nephromopsis laureri*. Проведено сравнение показателей разнообразия лишайнофлоры, выявленных в ядре заповедника «Кологривский лес», с полученными ранее данными для участков старовозрастных лесов в Западной и Центральной Европе. Показано, что ядро заповедника «Кологривский лес» соответствует критериям «горячей точки» биоразнообразия лесных лишайников на уровне Европы. Применяемый метод изучения эпифитных лишайников считаем наиболее эффективным при проведении инвентаризации лишайнофлоры особо охраняемых природных территорий России.

Ключевые слова: *Micarea synotheoides*, *Stigidium exasperatum*, *Rinodina macrospora*, *Usnea longissima*, биоразнообразии, девственные леса, инвентаризация, Костромская область, лишайнофлора

Введение

Данная работа продолжает серию публикаций, посвященных изучению лишайнофлоры особо охраняемых природных территорий (ООПТ) с использованием нового методологического подхода (Ismailov et al., 2017; Исмаилов и др., 2019; Ur-

banavichus et al., 2020; Урбанавичюс и др., 2021). Известно, что эпифитные лишайники являются наиболее надежными показателями непрерывного развития и качества леса (Johansson & Gustafsson, 2001; Paillet et al., 2010; Dymytrova et al., 2018; Resl et al., 2018; Tripp et al., 2019). Максимальное раз-

нообразии эпифитных лишайников выявлено в первобытных и старовозрастных лесах, которые стали крайне редкими в Европе (Boch et al., 2013; Hofmeister et al., 2015; Kubiak et al., 2016; Malíček et al., 2018). Поскольку существуют предпосылки дальнейшего сокращения площади старовозрастных и первобытных лесов, то следует ожидать и сокращения биоразнообразия лишайников лесных местообитаний (Malíček et al., 2019).

В Европейской части России к середине XX в. уже практически не осталось коренных лесов южно-таежной подзоны (Лавренко и др., 1958). По оценке некоторых специалистов, продолжительность цикла развития коренных разновозрастных еловых лесов южной тайги, например, в Костромской области, может составлять 700–800 лет (Яковлев, 1976). В результате интенсивных рубок к концу XX в. костромские южно-таежные леса практически все были истреблены. К началу XXI в. последний уцелевший небольшой участок девственной южной тайги сохранился в памятнике природы «Кологривский лес», созданном в 1980 г. на площади около 9 км² в верховьях р. Вонюх (Лебедев, 2018). Этот памятник природы вошел в качестве ядра в состав Кологривского кластера государственного природного заповедника «Кологривский лес», созданного в 2006 г. (рис. 1). В границы Кологривского кластера вошли преимущественно вторичные и производные лесные массивы на месте рубок или пожаров различной давности, занимающие более 90% от площади всего участка. Помимо самого ядра заповедника «Кологривский лес» (далее – заповедное ядро), небольшие (до 1 км², но, в основном, меньше) разрозненные фрагменты коренных темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесов, уцелевших от рубок и пожаров, сохранились по долинам рек.

Первые сведения о лишайниках заповедника «Кологривский лес» были получены для ядра заповедника и насчитывали (по современной номенклатуре) 94 вида (Кузнецова, Сказина, 2010). К настоящему времени опубликованы результаты изучения лишайнофлоры разных участков Кологривского кластера, полученные в ходе исследований в 2018 и 2020 гг., включающие 213 видов, новых для заповедника «Кологривский лес» (Urbanavichene & Urbanavichus, 2019, 2021; Urbanavichus & Urbanavichene, 2020; Урбанавичене, Урбанавичус, 2020). Таким образом, для лишайнофлоры заповедника «Кологривский лес» было известно всего 307 видов. Результаты наших лишайнологических исследований 2019 и 2021 гг. в заповедном ядре приводятся впервые в данной статье.

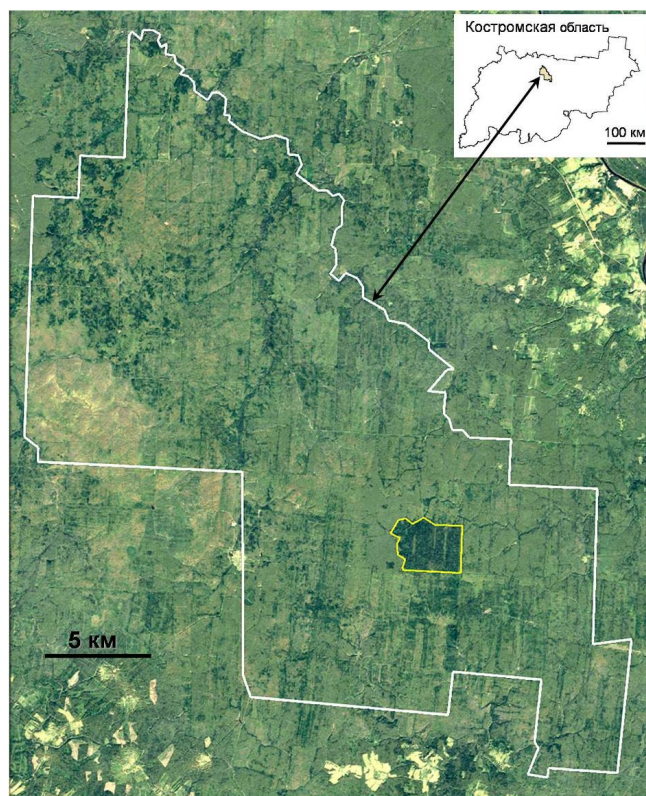


Рис. 1. Местоположение заповедника «Кологривский лес» в Костромской области (Россия). Границы заповедника «Кологривский лес» (белая линия) и заповедного ядра (желтая линия) на спутниковом снимке (©Google).

Fig. 1. The location of the Kologriv Forest State Nature Reserve in the Kostroma Region (Russia). Its boundaries (white line) and the core of the Kologriv Forest State Nature Reserve (yellow line) are shown on the satellite image (©Google).

Целью настоящего исследования является изучение разнообразия лишайников и систематически близких нелихенизированных грибов первобытных темнохвойно-широколиственных лесов ядра заповедника «Кологривский лес», анализ выявленного состава с оценкой частоты встречаемости обнаруженных видов, в том числе редких и охраняемых на федеральном уровне, а также оценка вклада коренных южно-таежных, восточно-европейских лесов в поддержание разнообразия эпифитных лишайников лесов Европы.

Материал и методы

Заповедник «Кологривский лес» (589 км²) расположен на северо-востоке Русской равнины в подзоне южной тайги – в неморально-бореальной полосе восточноевропейских лесов (Заугольнова, Морозова, 2004), иначе называемой гемибореальной зоной (Ahti et al., 1968). На территории Кологривского кластера (481 км²) преобладает плоскохолмистый рельеф. Абсолютные высоты находятся преимущественно в пределах 150–190 м н.у.м. Климат – умеренно-континентальный, с

умеренно теплым летом и умеренно суровой и снежной зимой. Среднегодовое количество осадков составляет от 550 мм до 650 мм, среднегодовая температура – около 1.8°C, среднемесячные температуры воздуха января и июля составляют, соответственно, -13°C и 18°C (Терентьев, 2010). В уцелевших фрагментах коренных лесов в Кологривском кластере заповедника «Кологривский лес» доминирующей породой является *Picea abies* (L.) Karst. (максимальные размеры достигают 40–45 м высоты, 80–100 см в диаметре, возраст – до 300–350 лет) с участием в составе древостоя *Abies sibirica* Ledeb. (отдельные экземпляры достигают 30 м высоты и 45–50 см в диаметре). К поймам и долинам рек приурочены леса с участием *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L. и *Ulmus glabra* Huds. (последние два – преимущественно в подлеске). На месте гарей 1937–1938 гг. и вырубок 1960–1990 гг. сформировались осиново-березовые из *Betula pubescens* Ehrh. и *Populus tremula* L. и смешанные осиново-елово-березовые древостои, во втором ярусе местами с *Tilia cordata*, в подлеске с *Salix carpea* L., *Sorbus aucuparia* L. и *Prunus padus* L. На заболоченных участках и вдоль русел рек и ручьев обычны заросли из *Alnus incana* (L.) Moench. По нашим собственным измерениям, участок первобытных темнохвойных и темнохвойно-широколиственных лесов в заповедном ядре в настоящее время занимает около 8 км² (рис. 1).

Материалом для работы послужили образцы эпифитных и эпиксильных лишайников (плюс единичные напочвенные и один эпилитный образец), собранные авторами как традиционным маршрутным методом, так и с применением нового методологического подхода, условно называемого «методом 1 га». Данный метод разработан чешскими лишенологами и успешно апробирован при изучении лишенофлоры в Северо-Кавказском регионе России и в ряде европейских стран (Vondrák et al., 2016, 2018, 2019; Ismailov et al., 2017; Исмаилов и др., 2019; Urbanavichus et al., 2020; Урбанавичюс и др., 2021; Hofmeister et al., 2022). Новый метод позволяет существенно повысить степень выявляемости видового состава лишайников в сравнении с применяемым традиционным маршрутным методом (Исмаилов и др., 2019; Urbanavichus et al., 2020; Урбанавичюс и др., 2021).

Полевые исследования маршрутным методом проведены авторами 13.05.2019–19.05.2019 гг. и 18.05.2021–20.05.2021 гг. в темнохвойных и темнохвойно-широколиственных лесах в запо-

ведном ядре Кологривского кластера, в результате чего было обследовано 22 точки. Исследования с использованием нового методологического подхода и закладкой пробной площади (далее ПП) 100 × 100 м проведены 15.05.2021–17.05.2021 гг. и 19.05.2021 г. По результатам рекогносцировочного обследования 14.05.2021 г. был выбран участок с максимально разнообразными условиями мест обитания с целью выявления максимального количества видов эпифитных лишайников для данного типа леса. Выбранный участок соответствовал следующим критериям: 1) наличие двух и более ярусов древостоя; 2) наличие перестойных, погибающих и мертвых деревьев, обросших мхами; 3) наличие сухостоя и валежа, старых пней (естественного происхождения); 4) наибольшее разнообразие древесных пород и кустарников; 5) наличие в древостое небольших естественных «окон»; 6) наличие свежего ветровала, недавно упавших крупных ветвей (для изучения лишайников из верхней части крон деревьев). На выбранном участке с использованием маркерных лент была размечена ПП размером 100 × 100 м, сфотографированная при помощи квадрокоптера с высоты около 250 м над поверхностью земли (рис. 2). С помощью GPS-навигатора в системе WGS84 отмечены координаты центра ПП (58.80164° N, 43.98533° E). Высота над уровнем моря в районе ПП составляет примерно 200 м н.у.м. Состав древостоя на ПП – 6Е2Л1Б1П. Максимальный диаметр *Picea abies* достигает 60–70 см, *Tilia cordata* – 40–50 см. В подлеске обильны *Acer platanoides*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia* и *Prunus padus*. В южной части ПП находится старый вывал с многочисленными пнями и валежом разной стадии разложения. Сборы образцов проведены двумя специалистами 15.05.2021–17.05.2021 гг. и 19.05.2021 г. общей продолжительностью около 20 ч.

В данной работе, как и в предыдущих наших исследованиях (Урбанавичюс и др., 2021), мы используем широкое понимание термина «эпифиты» и включаем в него все виды, обитающие как на коре живых деревьев и кустарников (на стволах, ветвях, обнаженных корнях), так и на мертвой древесине ветвей и стоящих стволов (сухостоя), упавших деревьев (валежа) и пней. Вместе с эпифитными лишайниками также учитывались обитающие на них систематически близкие нелихенизированные лишенофильные грибы и обитающие на древесине нелихенизированные сапротрофные грибы, традиционно включаемые в сводки лишайников.



Рис. 2. Снимок изученной пробной площади (100 × 100 м), сделанный с квадрокоптера в заповеднике «Кологривский лес». Листья *Tilia cordata* еще не распустилась (15.05.2021 г.).

Fig. 2. A quadcopter image of the study plot (100 × 100 m) in the Kologriv Forest State Nature Reserve. *Tilia cordata* is not yet foliated (15.05.2021).

Для оценки частоты встречаемости (F) видов мы учитывали все местонахождения, изученные в ходе многолетних полевых исследований (2018–2021 гг.) на всей территории Кологривского кластера заповедника «Кологривский лес», насчитывающие 53 точки (пункта сборов) и одну 100 × 100 м (1 га) ПП. Также были учтены данные по восьми точкам, обследованным в 2008 г. Е.С. Кузнецовой и М.А. Сказиной на территории заповедного ядра (Кузнецова, Сказина, 2010). Таким образом, частота встречаемости видов рассчитывалась, исходя из данных по 62 местонахождениям, в которых было учтено около 2500 находок видов. За одно местонахождение (одну точку) принималось нахождение вида в одной точке, даже если там вид был собран с нескольких разных древес-

ных пород. Всего мы выделили шесть классов частоты встречаемости видов, распределенных по следующей шкале: I класс – единственное местонахождение; II класс – 2–3 местонахождения, что составляет < 5% от всех обследованных точек; III класс – < 15% точек; IV класс – < 30% точек; V класс – < 50% точек и VI класс – > 50% обследованных точек.

Морфологические и анатомические признаки видов изучались стандартными микроскопическими методами. Для обнаружения кристаллов в срезах талломов и апотециев использовался поляризованный свет. Содержание лишайниковых веществ изучали с помощью точечных тестов с использованием водных растворов гидроксида калия, гипохлорита натрия, спиртовых растворов парафенилендиамина и

йода, а также с помощью тонкослойной хроматографии в системах растворителей А и С (Orange et al., 2001). Номенклатура таксонов принята, в основном, по сводке лишайников Фенноскандии (Westberg et al., 2021) с учетом ряда современных изменений (Gerasimova et al., 2021; Hashimoto et al., 2021). Репрезентативные образцы цитируемых видов хранятся в лихенологическом гербарии Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН (LE) и личной коллекции авторов (herb. Urbanavichus).

Результаты и обсуждение

В результате обработки собранных в 2019 и 2021 гг. образцов лишайников на территории ядра заповедника «Кологривский лес» нами выявлено 313 видов из 136 родов, в том числе 274 вида лишайников, 20 видов лихенофильных грибов и 19 видов сапротрофных нелихенизированных грибов, традиционно учитываемых в лихенофлористических сводках. К этому списку добавлено еще три вида лишайников, *Calicium pinastri* Tibell, *Naetrocymbe fraxini* (A. Massal.) R.C. Harris, *Scutula circumspecta* (Vain.) Kistenich, Timdal, Bendiksby & S. Ekman, и один род, *Scutula* Tul., не найденные нами, но обнаруженные в заповедном ядре в 2008 г. (Кузнецова, Сказина, 2010). Таким образом, для заповедного ядра, занимающего площадь около 8 км², выявлено 316 видов лишайников и систематически близких нелихенизированных лихенофильных и сапротрофных грибов из 137 родов. На остальной территории Кологривского кластера заповедника «Кологривский лес», занимающей площадь почти в 60 раз больше, около 473 км² (исключая ядро), выявлено 315 видов. С учетом ранее опубликованных сведений (Urbanavichene & Urbanavichus, 2019, 2021; Urbanavichus & Urbanavichene, 2020; Урбанавичене, Урбанавичюс, 2020), всего для лихенофлоры Кологривского кластера заповедника «Кологривский лес» в настоящее время известно 398 видов. Это максимальное известное разнообразие лихенофлоры среди всех заповедников равнинной части Европейской России, включая Керженский государственный природный биосферный заповедник (371 вид) (Urbanavichus & Urbanavichene, 2020, 2022; Урбанавичене, Урбанавичюс, 2021, 2022), Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник (350 видов в границах заповедника и еще 38 видов из охранной зоны и с сопредельной территории) (Нотов и др., 2016), Мордовский

государственный природный заповедник (361 вид) (Урбанавичене, Урбанавичюс, 2016), Государственный природный заповедник «Большая Кокшага» (335 видов) (Богданов, 2015). В представленном списке (Электронное приложение) 91 вид является новым для лихенофлоры заповедника «Кологривский лес», включая 83 вида, новые для Костромской области, исключая виды *Fuscidea pusilla* Tønsberg, *Lecania cyrtellina* (Nyl.) Sandst., *Lichenostigma maureri* Hafellner, *Pertusaria coccodes* (Ach.) Nyl., *Ramalina farinacea* (L.) Ach., *Rinodina septentrionalis* Malme, *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda, *Polycauliona polycarpa* (Hoffm.) Frödén, Arup & Søchting, сведения о которых для Костромской области были опубликованы ранее (Ладыженская, 1931; Кузнецова, Сказина, 2010; Himelbrant et al., 2018).

Новые виды для России

Micarea synotheoides Coppins & P. James – ПП, 58.80164° N, 43.98533° E, на стволах молодых деревьев *Tilia cordata*, 15.05.2021, И.Н. Урбанавичене, Г.П. Урбанавичюс (LE, herb. Urbanavichus). Этот вид был описан из Японии, зарегистрирован в некоторых странах Центральной Европы и на Западной Украине, недавно обнаружен в Австралии (Czarnota, 2007; McCarthy & Elix, 2020; Coppins et al., 2021). В исследованных нами экземплярах *M. synotheoides* споры прямые или слегка изогнутые, длиной до 24 мкм (15–22(24) × 1.8–2.5(3) мкм), с 1–3(4) перегородками. Пикниды многочисленные, на короткой ножке, с белой массой конидий на вершине. Мезоконидии цилиндрические, 3.5–5.0 × 1.0–1.5 мкм. Вид морфологически очень похож на недавно описанный вид *Micarea longispora* Coppins (Coppins et al., 2021), но отличается более короткими спорами (14–26 мкм против 14–35(43) мкм) с меньшим числом перегородок (1–2(3) против 7–11), и более короткими мезоконидиями (3.5–5.0 мкм против 4.5–6.0 мкм). Морфологические признаки и закономерности распространения *M. synotheoides* подробно обсуждаются Czarnota (2007) и Coppins et al. (2021).

Stigmidium exasperatum Etayo – ПП, 58.80164° N, 43.98533° E, лихенофильный гриб, обитает на таллуме *Melanohalea olivacea* (L.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch на стволе *Salix caprea*, 17.05.2021, Г.П. Урбанавичюс (LE, herb. Urbanavichus). Для этого вида характерны скученные перитеционидные плодовые тела, 50–80 мкм в диаметре,

полупогруженные в таллом или апотеции хозина, неамилоидный гимений; споры 3-клетные, 9–11(12.5) × 4–5(6) мкм, бесцветные, при созревании иногда становятся бледно-коричневыми. Этот редкий вид был описан из Испании (Etayo, 2010), недавно обнаружен в Италии (Brackel, 2016) и на Тенерифе, Канарские острова (Hafellner, 2018).

Новый вид для Европы

Rinodina macrospora Sheard – ПП, 58.80164° N, 43.98533° E, на стволе *Sorbus aucuparia*, 17.05.2021, Г.П. Урбанавичюс (LE, herb. Urbanavichus). Это очень неожиданная находка, поскольку *R. macrospora* является редким видом в Азии и ранее отмечался только в тихоокеанских регионах; в России был известен с Дальнего Востока (Sheard et al., 2017). Для вида характерны крупные споры *Physcia*-типа, наличие атранорина в коровом слое. Отмечается также заметная приуроченность к своеобразным местообитаниям, связанным с хвойными деревьями или плавником в прибрежных районах, и дизъюнктивное распространение в западной части Северной Америки и Восточной Азии (Sheard et al., 2017). Споры изученных кологривских образцов имеют аналогичную длину, но немного более узкоэллипсоидную форму (28–32 × 12–14 мкм против 30.5–31.5 × 14–15.5 мкм), чем у североамериканских образцов (Sheard & Mayrhofer, 2002; Sheard, 2010). Известно только два других вида рода *Rinodina* (Ach.) Gray со спорами *Physcia*-типа, имеющие среднюю длину свыше 30 мкм (Sheard, 2010, 2018): *R. ascociscana* (Tuck.) Tuck. и *R. roscida* (Sommerf.) Arnold. Эпифитный вид *R. ascociscana* характеризуется узко прикрепленными апотециями с радиально-трещиноватым талломным краем, отсутствием вторичных лишайниковых метаболитов и очень крупными спорами, до 43.5 × 18.5 мкм. Арктоальпийский вид *R. roscida* обычно обитает на почве, растительных остатках или мхах, преимущественно в местообитаниях, богатых солями кальция; хорошо отличается апотециями с густым беловатым налетом и отсутствием атранорина в коровом слое.

Новые виды для Европейской России

Asterophoma mazaediicola D. Hawksw. – ПП, 58.80164° N, 43.98533° E, лихенофильный гриб, обитает на апотециях *Calicium trabinellum* (Ach.) Ach. на древесине елового сухостоя, 16.05.2021, И.Н. Урбанавичене (LE, herb.

Urbanavichus). Ранее в России вид был известен только из Республики Бурятия (Zhurbenko, 2008) и недавно найден на Северном Кавказе в Республике Кабардино-Балкария (Урбанавичюс и др., 2021). Вид известен по разрозненным находкам в Северной Полушарии и Восточной Африке (Hawksworth, 1981).

Biatora veteranorum Coppins & Sérus. – ПП, 58.80164° N, 43.98533° E, на древесине елового сухостоя, 17.05.2021, Г.П. Урбанавичюс (herb. Urbanavichus). Ранее в России вид был известен только на Кавказе по находкам в Республике Адыгея (Urbanavichus et al., 2020) и Республике Кабардино-Балкария (Урбанавичюс и др., 2021). Вид широко распространен в Европе, также известен из Африки (Svensson et al., 2017).

Biatoropsis minuta Millanes, Diederich, M. Westb. & Wedin – ПП, 58.80164° N, 43.98533° E, лихенофильный гриб на таллеме *Usnea glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain. на ветвях *Picea abies*, 17.05.2021, Г.П. Урбанавичюс (LE, herb. Urbanavichus). В России только недавно был впервые указан с Кавказа из Республики Кабардино-Балкария (Урбанавичюс и др., 2021). Относительно недавно описанный вид широко распространен в Северной полушарии, известен из Норвегии, Швеции, Франции, Испании, Монголии, Индии, Канады и США (Millanes et al., 2016; Zhurbenko et al., 2019).

Новые виды для Средней России

12 видов собраны на ПП, 58.80164° N, 43.98533° E. Субстратная приуроченность и частота встречаемости их указаны в аннотированном списке (Электронное приложение): *Bachmanniomyces punctum* (A. Massal.) Diederich & Pino-Bodas, *Bryostigma lapidicola* (Taylor) S. Y. Kondr. & J.-S. Hur, *Heterocephalacria bachmannii* (Diederich & M.S. Christ.) Millanes & Wedin, *Lepora borealis* (Erichsen) I. Schmitt, Hodkinson & Lumbsch, *Micarea byssacea* (Th. Fr.) Czarnota, Guz.-Krzemiń. & Coppins, *M. melaniza* Hedl., *M. pseudomicrococca* Launis & Myllys, *M. pycnidiphora* Coppins & P. James, *Ochrolechia mahuensis* Räsänen, *Scoliciosporum perpusillum* J. Lahm ex. Körb., *Skyttea gregaria* Sherwood, D. Hawks. & Coppins, *Stigmidium congestum* (Körber) Triebel, *Trapeliopsis gelatinosa* (Flörke) Coppins & P. James, *Xylographa soralifera* Holien & Tønsberg.

Еще один вид собран в заповедном ядре заповедника «Кологривский лес» за пределами ПП: *Micarea nowakii* Czarnota & Coppins –

Северная часть кв. 75, темнохвойно-широколиственный лес, 58.80317° N, 43.96186° E, на древесине елового пня, 16.05.2019, И.Н. Урбанавичене (LE, herb. Urbanavichus).

Характеристика выявленного разнообразия лишайников и близких нелихенизированных грибов

Выявленный в ядре заповедника «Кологривский лес» видовой состав лишенофлоры представлен 137 родами. Из них один род, *Asterophoma* D. Hawksw., обнаружен впервые в Европейской России, два рода, *Bachmanniomyces* D. Hawksw. и *Bryostigma* Poelt & Döbbeler, являются новыми для лишенофлоры Средней России. Крупнейшие по числу видов роды – *Micarea* Fr. (16 видов), *Chaenotheca* Th. Fr. и *Cladonia* P. Browne (по 15 видов), *Biatora* Ach., *Lecanora* Ach. (по 10 видов), *Bryoria* Brodo & D. Hawksw., *Usnea* Dill. ex Adans. (по 8 видов), *Chaenotheca* Th. Fr., *Chaenothecopsis* Vain., *Ochrolechia* A. Massal. (по 7 видов).

В лесах заповедного ядра наиболее распространенными форофитами, формирующими первый ярус, являются *Picea abies*, *Tilia cordata* и *Betula pubescens*. Наибольшее число видов в заповедном ядре собрано на двух древесных породах: 119 видов – на *Picea abies* и 116 видов – на *Tilia cordata* (рис. 3). Много находок было сделано на древесине старых пней, сухостоя или валежа – 108 видов. Важными форофитами являются также *Abies sibirica* и *Sorbus aucuparia*, на которых собрано 88 и 80 видов, соответственно. На *Populus tremula* найдено 72 вида, на *Betula pubescens* – 67 видов, на *Salix caprea* – 52 вида. На остальных форофитах собрано существенно меньше: на *Alnus incana* – 37 видов, *Acer platanoides* – 32 вида, *Prunus padus* – 21 вид, *Ulmus glabra* – 9 видов.

Доля видов макролишайников (с листоватым и кустистым талломом) составляет 25.6% (41 и 40 видов, соответственно) из всего обнаруженного состава, а остальные три четверти видов – это микролишайники с накипным / погруженным талломом или с неразвитым / отсутствующим талломом; сюда включены также нелихенизированные таксоны (рис. 4). Соотношение этих двух групп составляет 1 : 3, что служит показателем значительной степени выявленности видового состава изученных эпифитов коренных темнохвойных и темнохвойно-широколиственных лесов ядра заповедника «Кологривский лес».

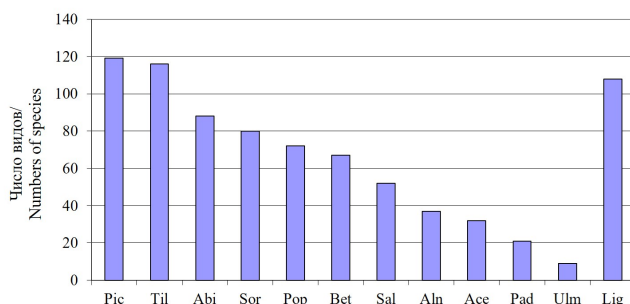


Рис. 3. Число видов лишайников и близкородственных нелихенизированных грибов, обнаруженных на обследованных форофитах и древесных субстратах в ядре заповедника «Кологривский лес» (Россия). Обозначения: Abi – *Abies sibirica*, Ace – *Acer platanoides*, Aln – *Alnus incana*, Bet – *Betula pubescens*, Pad – *Prunus padus*, Pic – *Picea abies*, Pop – *Populus tremula*, Sal – *Salix caprea*, Sor – *Sorbus aucuparia*, Til – *Tilia cordata*, Ulm – *Ulmus glabra*, Lig – древесина.

Fig. 3. The number of lichen species and allied non-lichenised fungi found on the phorophytes and woody substrates in the core of the Kologriv Forest State Nature Reserve (Russia). Designations: Abi – *Abies sibirica*, Ace – *Acer platanoides*, Aln – *Alnus incana*, Bet – *Betula pubescens*, Pad – *Prunus padus*, Pic – *Picea abies*, Pop – *Populus tremula*, Sal – *Salix caprea*, Sor – *Sorbus aucuparia*, Til – *Tilia cordata*, Ulm – *Ulmus glabra*, Lig – lignum.

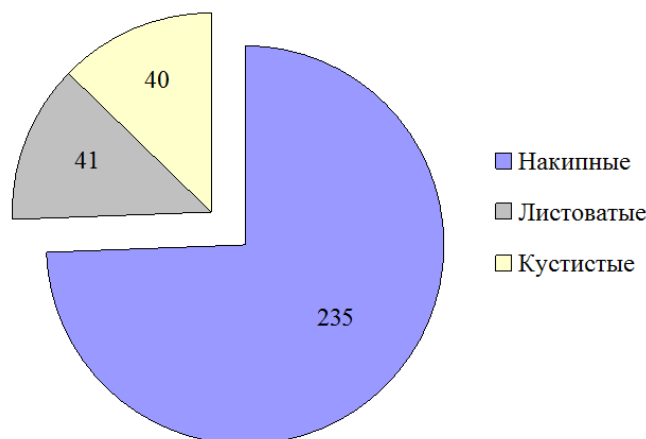


Рис. 4. Число видов основных жизненных форм в выявленном составе лишенофлоры в ядре заповедника «Кологривский лес» (Россия).

Fig. 4. The species number of main life forms in the lichen flora found in the core of the Kologriv Forest State Nature Reserve (Russia). Designations: blue colour – crustose lichens, gray colour – foliose lichens, yellow colour – fruticose lichens.

Только в одной обследованной точке (I класс встречаемости) было найдено 65 видов; в менее чем 5% обследованных точках (II класс) – 68 видов; в более чем 5%, но менее чем 15% точках (III класс) – 92 вида; от 15% до 30% обследованных точек (IV класс) – 50 видов; в 30–50% точек (V класс) – 27 видов; в более чем 50% точках (VI класс) – 14 видов (рис. 5). Больше всего видов (20), собранных в одной обследованной точке, найдено на дре-

весине старых пней, сухостоя или валежа; на коре стволов и ветвей *Picea abies* таких единичных находок – 15 видов. Заметно меньше единичных находок пришлось на *Tilia cordata* (восемь видов), *Populus tremula* (семь видов) и *Betula pubescens* (шесть видов). На остальных форофитах в одной точке найдено менее чем по пять видов. Доля видов с 1–3 местонахождениями (I–II классы встречаемости) составляет 42%, тогда как часто встречающихся и обычных видов (V–VI классы встречаемости, т.е. более 20 местонахождений) – около 13% от всего выявленного видового состава лишенофлоры в заповедном ядре.

Все виды, впервые выявленные для Средней России, Европейской части России и всей России, известны лишь из единичных местонахождений. Это подтверждает их крайнюю редкость даже в коренных южно-таежных лесах. Вполне возможно, что и для Средней России местонахождения некоторых из этих видов могут быть единственными, поскольку нигде ранее они не были обнаружены, несмотря на продолжительные исследования на многих ООПТ средней полосы Европейской России. В целом, из 91 вида новых для заповедника «Кологривский лес», обнаруженных в ядре, единичные местонахождения имеют 59 видов. Почти все они представлены видами накипной жизненной формы (или без развитого таллома), и только четыре вида относятся к макролишайникам. Из числа последних стоит назвать редчайший в Европейской России вид *Usnea longissima* Ach., обнаруженный нами в Средней России впервые с 1930-х гг. Судя по гербарным образцам из сборов Нижегородской геоботанической экспедиции 1928 г., хранящимся в лишенологическом гербарии Ботанического института РАН (LE), этот вид был распространен в коренных темнохвойных и темнохвойно-широколиственных лесах на востоке Костромской области. Следует также упомянуть вторую находку редчайшего в Средней России вида *Dendroscosticta gelida* Ant. Simon, Goward & T. Sprib. – 58.79544° N, 43.97806° E, на стволе старой *Sorbus aucuparia*, 17.05.2019, впервые обнаруженного здесь же в заповедном ядре в 2008 г. (Кузнецова, Сказина, 2010 – как *Sticta wrightii* Tuck.). Таким образом, в настоящее время ядро заповедника «Кологривский лес» в Костромской области является единственным местом произрастания *D. gelida* во всей Средней России.

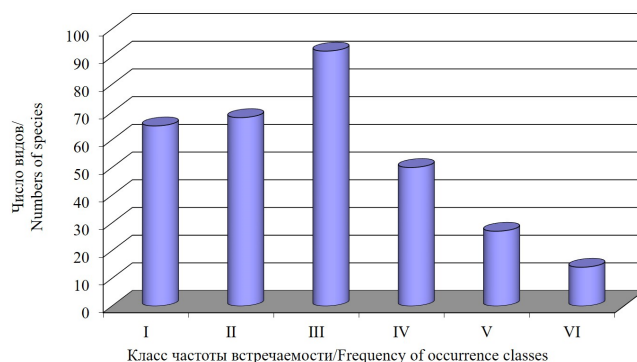


Рис. 5. Распределение числа выявленных видов по классам частоты встречаемости.

Fig. 5. The number of found species per class of the occurrence frequency.

В то же время, виды, внесенные в Красную книгу Российской Федерации (2008) и в Красную книгу Костромской области (2019) и считающиеся редкими и угрожаемыми, на изученной территории ядра заповедника «Кологривский лес» и на всей территории Кологривского кластера, не всегда являются таковыми. Например, *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. встречается в половине посещенных точек на всей территории заповедника «Кологривский лес» и в более чем половине посещенных точек в заповедном ядре. В некоторых обследованных нами местонахождениях этот вид встречается на каждом втором дереве и его популяции охватывают площадь в сотни квадратных метров, достигая численности в несколько тысяч экземпляров. В заповедном ядре, как и на обследованной ПП, *L. pulmonaria* активно заселяет стволы старых деревьев *Tilia cordata* и *Sorbus aucuparia*. Нередко экземпляры *L. pulmonaria* достигают размеров 20–30 см и более, часто встречаются с развитыми апотециями. Все это позволяет охарактеризовать кологривскую популяцию как успешно развивающуюся, находящуюся в хорошем состоянии. Если оценивать состояние популяции по методике Красного списка Международного союза охраны природы (IUCN, 2001), то *L. pulmonaria* в заповеднике «Кологривский лес» можно отнести только к категории «Вызывающие наименьшие опасения» – Least Concern (LC). Нередко встречается и другой вид из Красной книги России, *Leptogium burnetiae* C.W. Dodge, обычно поселяющийся на стволах *Populus tremula*, реже на *Sorbus aucuparia*. Он был обнаружен в каждой седьмой из обследованных точек. Более редки в заповедном ядре, как и на всей территории Кологривского кластера, два других вида из Красной книги Российской Федерации (2008) *Menegazzia terebrata* (Hoffm.)

A. Massal. и *Nephromopsis laureri* (Kremp.) Kurok. Первый вид обнаружен в пяти местонахождениях, в основном, на стволах *Tilia cordata* и *Sorbus aucuparia*. Второй вид найден только в трех местонахождениях: дважды на ветвях *Picea abies* и один раз на стволе *Betula pubescens*.

Оценка эффективности применяемого методологического подхода и вклада коренных лесов южной тайги Восточной Европы в сохранение разнообразия лишенофлоры лесов Европы

Следует отдельно оценить эффективность «метода 1 га», примененного в 2021 г. при изучении лишенофлоры заповедного ядра. На обследованной ПП за четыре дня полевых работ (общей продолжительностью около 20 ч.) двумя специалистами выявлено 230 видов, т.е. почти 73% всей лишенофлоры заповедного ядра и около 58% видового состава лишенофлоры всего заповедника «Кологривский лес». Из них 62 вида явились новыми для заповедника «Кологривский лес» (из 91 ранее неизвестных вида), т.е. почти каждый четвертый найденный на ПП вид. Только на ПП найдено 39 новых видов (т.е. каждый шестой). На площади 100 × 100 м в ядре заповедника «Кологривский лес» выявлено практически столько же видов, сколько в настоящее время известно в целом в Окском заповеднике или Жигулевском заповеднике, и значительно больше, чем во многих лесных заповедниках и национальных парках (НП) Европейской России, таких как, например, «Брянский лес», «Валдайский», «Воронежский», «Дарвинский», «Калужские засеки», «Нургуш», «Пинежский», «Полистовский», «Рдейский» (табл. 1). Лишенофлора большинства из них изучалась не один десяток лет. Конечно, нужно признать, что столь высокое разнообразие лишенофлоры, выявленное на площади 0.01 км² (230 видов), как и во всем ядре заповедника «Кологривский лес» (316 видов), связано не только с высокой степенью изученности, благодаря применению нового метода, но и, главным образом, с хорошей сохранностью этого участка коренных южно-таежных лесов.

Наиболее важным результатом, полученным при использовании данного метода для изучения лишенофлоры, является возможность оценки вклада южно-таежных восточно-европейских лесов в поддержание разнообразия эпифитных лишайников лесов Европы (табл. 2). Для сравнения использованы результаты, полученные аналогичным методом на северо-западе Шотландии и в южной Англии (Hofmeister et al., 2022), в горных районах на севере и юге Чешской Республики (Malíček et

al., 2019), а также в Восточных Карпатах на Украине (Vondrák et al., 2018). Хотя древостои в Шотландии и Англии авторы характеризуют как «древние лесные массивы» (ancient woodland), в действительности это полустественные старовозрастные восстановившиеся леса, эксплуатация которых была прекращена в XVII–XVIII вв. (Hofmeister et al., 2022). Также считаются старовозрастными (не первобытными) леса в Судетах (НП Крконоше) и на Шумава (НП Шумава) в Чешской Республике (Malíček et al., 2019).

Зафиксированное разнообразие лишайников на обследованной ПП в ядре заповедника «Кологривский лес» находится на одном уровне или даже превосходит разнообразие лишенофлор, выявленное в европейских старовозрастных и первобытных лесах, оцениваемых как «горячие точки» биоразнообразия. Следует отметить, что обычно равнинные леса отличаются значительно меньшим разнообразием лишайников, чем горные, где на площади 0.01 км² может встречаться до 300 и более видов (Urbanavichus et al., 2020; Урбанавичюс и др., 2021). Это еще в большей степени повышает значимость выявленной нами «горячей точки» высокого разнообразия лишенофлоры первобытных лесов ядра заповедника «Кологривский лес» для равнинной части Восточной Европы.

Заключение

Полученные данные существенно дополняют сведения о лишенофлоре не только заповедника «Кологривский лес» (91 новый вид), но и для всей Костромской области (83 новых вида). Среди них – два вида впервые найдены в России, четыре вида – новые для Европейской России и 13 видов являются новыми для Средней России. Новыми для лишенофлоры Костромской области являются 17 родов: *Abrothallus* De Not., *Agonimia* Zahlbr., *Asterophoma*, *Bachmanniomyces*, *Biatoropsis* Räsänen, *Bryostigma*, *Hertelidea* Printzen & Kantvilas, *Julella* Fabre, *Megaspora* (Clauzade & Cl. Roux) Hafellner & V. Wirth, *Naevia* Fr., *Polycoccum* Saut. ex Körb., *Psoroglaena* Müll. Arg., *Skyttea* Sherwood, D. Hawksw. & Coppins, *Stigmatidium* Trevis., *Strangospora* Körb., *Swinscowa* S.H. Jiang, Lücking & Sérus., *Varicellaria* Nyl. Из них *Asterophoma* – новый род для Европейской России, роды *Bachmanniomyces* и *Bryostigma* являются новыми для лишенофлоры Средней России. Всего, с учетом ранее опубликованных сведений, видовой состав лишенофлоры заповедника «Кологривский лес» насчитывает в настоящее время 398 видов; для Костромской области известно 428 видов.

Таблица 1. Разнообразие лишенофлоры ряда лесных ООПТ Европейской России и в ядре заповедника «Кологривский лес»
Table 1. Diversity of the lichen flora in several forested Protected Areas in European Russia and in the core of the Kologriv Forest State Nature Reserve

ООПТ	Число видов	Площадь, км ²	Литературные источники
Северная тайга			
ГПЗ Костомукшский	216	493	Огуреева и др., 2020
НП Калевальский	189	743	Огуреева и др., 2020
ГПЗ Пинежский	143	519	Огуреева и др., 2020
Средняя тайга			
ГПЗ Нижне-Свирский	316	424	Огуреева и др., 2020
НП Кенозерский	107	1414	Огуреева и др., 2020
Южная тайга			
ГПЗ Кологривский лес – Кологривский кластер	398	481	настоящая статья
– ядро заповедника	316	8	
– пробная площадь	230	0.01	
ГПЗ Дарвинский	178	1127	Огуреева и др., 2020
ГПЗ Нургуш	94	235	Огуреева и др., 2020
Хвойно-широколиственные леса			
ГПБЗ Волжско-Камский	247	114	Огуреева и др., 2020
ГПБЗ Окский	234	557	Волоснова, 2019; Огуреева и др., 2020
НП Валдайский	212	1591	Огуреева и др., 2020
НП Марий Чодра	197	369	Огуреева и др., 2020
НП Себежский	181	512	Огуреева и др., 2020
НП Мещера	167	465	Мучник и др., 2019
НП Угра	165	986	Огуреева и др., 2020
НП Смоленское Поозерье	160	1462	Огуреева и др., 2020
ГПБЗ Приокско-Тerrasный	138	49	Огуреева и др., 2020
НП Мещерский	136	1030	Мучник и др., 2019
ГПЗ Рдейский	125	369	Катаева, 2018; Огуреева и др., 2020
ГПЗ Полистовский	82	380	Огуреева и др., 2020
Широколиственные леса			
ГПБЗ Жигулевский	230	232	Огуреева и др., 2020
ГПБЗ Воронежский	176	311	Огуреева и др., 2020
ГПЗ Брянский лес	175	122	Огуреева и др., 2020
НП Чаваш Вармане	154	252	Огуреева и др., 2020
ГПЗ Калужские засеки	151	186	Огуреева и др., 2020
ГПЗ Присурский	143	92	Огуреева и др., 2020
НП Нижняя Кама	120	266	Огуреева и др., 2020
ГПЗ Хоперский	113	162	Огуреева и др., 2020

Примечание: ГПЗ – государственный природный заповедник, ГПБЗ – государственный природный биосферный заповедник, НП – национальный парк.

Таблица 2. Разнообразие лишенофлоры, выявленное на 100 × 100 м (1 га) пробной площади в ядре заповедника «Кологривский лес» и в некоторых старовозрастных лесах Западной и Центральной Европы**Table 2.** Diversity of the lichen flora on 100 × 100-m (1-ha) plots in the core of the Kologriv Forest State Nature Reserve and in some old-growth forests of Western and Central Europe

Место расположения ПП	Доминирующие древесные породы	Число видов	Источник
Ядро заповедника «Кологривский лес», 200 м н.у.м.	<i>Abies sibirica</i> Ledeb., <i>Betula pubescens</i> Ehrh., <i>Picea abies</i> (L.) Karst., <i>Tilia cordata</i> Mill. (+ <i>Sorbus aucuparia</i> L.)	214*	настоящая статья
Великобритания, Шотландия, северо-западное побережье			
Глен Креран (Glen Creran), 40 м н.у.м.	<i>Alnus glutinosa</i> , <i>Betula pendula</i> , <i>Quercus</i> spp.	235	Hofmeister et al., 2022
Глен Лой (Glen Loy), 170 м н.у.м.	<i>Alnus glutinosa</i> , <i>Betula pendula</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Quercus</i> spp.	227	Hofmeister et al., 2022
Глен Стокдэйл (Glen Stockdale), 70 м н.у.м.	<i>Corylus avellana</i> , <i>Fagus sylvatica</i> (+ <i>Alnus glutinosa</i> , <i>Betula pendula</i>)	226	Hofmeister et al., 2022
Эйлен-Мик-Крион (Eilean Mhic Chrion), 50 м н.у.м.	<i>Betula pendula</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> (+ <i>Fagus sylvatica</i>)	217	Hofmeister et al., 2022
Великобритания, Англия, южное побережье			
Национальный парк Нью-Форест (New Forest National Park), 60 м н.у.м.	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Pinus sylvestris</i> (+ <i>Castanea sativa</i>)	184	Hofmeister et al., 2022
Национальный парк Нью-Форест (New Forest National Park), 40 м н.у.м.	<i>Ilex aquifolium</i> , <i>Quercus</i> spp. (+ <i>Castanea sativa</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Taxus baccata</i> , <i>Tilia platyphyllos</i>)	165	Hofmeister et al., 2022
Национальный парк Нью-Форест (New Forest National Park), 50 м н.у.м.	<i>Quercus</i> spp. (+ <i>Fagus sylvatica</i>)	175	Hofmeister et al., 2022
Чешская Республика			
Национальный парк Шумава (Šumava National Park), г. Боубин, 930 м н.у.м.	<i>Picea abies</i> (+ <i>Abies alba</i> , <i>Fagus sylvatica</i>)	156	Malíček et al., 2019
Национальный парк Шумава (Šumava National Park), г. Боубин, 1250 м н.у.м.	<i>Picea abies</i>	129	Malíček et al., 2019
Национальный парк Шумава (Šumava National Park), г. Смрчина, 1320 м н.у.м.	<i>Picea abies</i> (+ <i>Sorbus aucuparia</i>)	120	Malíček et al., 2019
Национальный парк Крконоше (Krkonoše National Park), 1225 м н.у.м.	<i>Picea abies</i> (+ <i>Sorbus aucuparia</i>)	111	Malíček et al., 2019
Украина, Восточные Карпаты			
Карпатский биосферный заповедник, г. Менчул, 1200 м н.у.м.	<i>Fagus sylvatica</i>	228*	Vondrák et al., 2018
Карпатский биосферный заповедник, г. Менчул, 800 м н.у.м.	<i>Acer platanoides</i> , <i>A. pseudoplatanus</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Tilia platyphyllos</i> , <i>Ulmus glabra</i>	188*	Vondrák et al., 2018
Карпатский биосферный заповедник, г. Менчул, 510 м н.у.м.	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Carpinus betulus</i>	181*	Vondrák et al., 2018
Карпатский биосферный заповедник, г. Менчул, 430 м н.у.м.	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Corylus avellana</i>	184*	Vondrák et al., 2018

Примечание: * – без учета лишенофильных видов грибов.

На площади 0.01 км² обнаружено 58% видового состава лишенофлоры всего Кологривского кластера заповедника «Кологривский лес», занимающего площадь 481 км². Мы считаем, что выявленная в ядре заповедника «Кологривский лес» лишенофлора может являться эталонной по видовому составу и по таксономическому разнообразию для коренных лесов подзоны южной тайги. Вероятно, южно-таежные темнохвойно-широколиственные леса в их первобытном состоянии отличались наиболее богатой лишенофлорой в пределах лесной зоны всей равнинной части Восточной Европы. Остатки этой лишенофлоры сейчас можно найти лишь на немногих ООПТ с более или менее сохранившимися малонарушенными лесными ландшафтами. Одним из таких очагов естественной природной лишенофлоры может быть территория НП «Койгородский» на юге Республики Коми, где сохранился крупнейший на Восточно-Европейской равнине массив малонарушенных, старовозрастных южно-таежных лесов. Ядро заповедника «Кологривский лес» можно считать рефугиумом «реликтовой» лесной лишенофлоры, который в настоящее время играет важнейшую роль центра расселения эпифитных лишайников на другие участки заповедника и сопредельные территории, нарушенные промышленными рубками.

Благодаря использованию данного методологического подхода при изучении лишенофлоры заповедника «Кологривский лес» установлено, что заповедное ядро полностью соответствует критерию «горячей точки» биоразнообразия лишайников в соответствии с методологией, разработанной для изучения «горячих точек» биоразнообразия лишайников лесов Западной и Центральной Европы. При этом зарегистрированное разнообразие лишайников на обследованной ПП, как и во всем ядре заповедника «Кологривский лес», находится на одном уровне или даже превосходит выявленное разнообразие лишенофлоры во многих европейских старовозрастных и первобытных лесах, оцениваемых как «горячие точки» биоразнообразия (Vondrák et al., 2018; Malíček et al., 2019; Hofmeister et al., 2022). Данная работа подчеркивает важность выявления подобных «горячих точек» высокого разнообразия лишайников с целью более полной инвен-

таризации лишенофлоры, в особенности на ООПТ лесной зоны России.

Благодарности

Выражаем искреннюю признательность руководству и сотрудникам заповедника «Кологривский лес» за помощь в организации полевых исследований. Работа выполнена в рамках государственного задания Государственного природного заповедника «Кологривский лес» (сбор материалов и их описание). Работа И.Н. Урбанавичене выполнена в рамках государственного задания Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН по теме №121021600184-6 «Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира» (определение и анализ материалов, представленных в статье).

Дополнительная информация

Перечень выявленных видов лишайников и близкородственных к ним нелихенизированных грибов в ядре заповедника «Кологривский лес» (Электронное приложение. Видовой состав лишайников и близкородственных нелихенизированных грибов ядра заповедника «Кологривский лес» (Костромская область, Россия)) можно найти в [Электронном приложении](#).

Литература

- Богданов Г.А. 2015. Аннотированный список лишайников заповедника // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. С. 206–244.
- Волоснова Л.Ф. 2019. Новые данные о редких видах сосудистых растений, грибов и лишайников в Окском заповеднике и Рязанской области // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 38. С. 366–372.
- Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. 2004. Распространение и классификация неморально-бореальных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Т. 2. М.: Наука. С. 13–61.
- Исмаилов А.Б., Вондрак Я., Урбанавичюс Г.П. 2019. Оценка разнообразия эпифитных лишайников экспресс-методом // Лесоведение. №4. С. 294–303. DOI: 10.1134/S0024114819030045
- Катаева О.А. 2018. Дополнения к флоре лишайников заповедника «Рдейский» (Новгородская область) // Ботанический журнал. Т. 103(S8). С. 3–9. DOI: 10.7868/S0006813618080124
- Красная книга Костромской области. Кострома: Костромской государственный университет, 2019. 432 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.

- Кузнецова Е.С., Сказина М.А. 2010. К изучению лишайников Костромской области // Новости систематики низших растений. Т. 44. С. 200–209. DOI: 10.31111/nsnr/2010.44.200
- Лавренко Е.М., Гептнер В.Г., Кириков С.В., Формозов А.Н. 1958. Перспективный план географической сети заповедников СССР (проект) // Охрана природы и заповедное дело в СССР. №3. С. 3–92.
- Ладыженская К.И. 1931. Экологический список лишайников окрестностей г. Кологрива // Журнал Русского ботанического общества. Т. 16(5–6). С. 544–553.
- Лебедев А.Н. 2018. По страницам истории «Кологривского леса» // Кологривский лес. №5. С. 4–5.
- Мучник Е.Э., Конорева Л.А., Казакова М.В., Соболев Н.А. 2019. Лихенобиота национальных парков «Мещера» (Владимирская область, Россия) и «Мещерский» (Рязанская область, Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 4(1). С. 64–82. DOI: 10.24189/ncr.2019.005
- Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., Волков В.П. 2016. Лишайники Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Тверь: Тверской государственный университет. 332 с.
- Огуреева Г.Н., Леонова Н.Б., Микляева И.М., Бочарников М.В., Федосов В.Э., Мучник Е.Э., Урбанавичюс Г.П., Емельянова Л.Г., Хляп Л.А., Румянцев В.Ю., Кузиков И.В., Липка О.Н., Архипова М.В., Булдакова Е.В., Кадетов Н.Г. 2020. Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы. М.: ИГКЭ. 623 с.
- Терентьев А.Ю. (ред.). 2010. Летопись природы заповедника «Кологривский лес» им. М.Г. Сеницына. 1. 2009. Кологрив: Заповедник «Кологривский лес». 99 с.
- Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2016. Лихенофлора Мордовского заповедника (аннотированный список видов): Флора и фауна заповедников. Вып. 126. Москва. 41 с.
- Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2020. Дополнения к лихенофлоре заповедника «Кологривский лес» (Костромская область) // Новости систематики низших растений. Т. 54(1). С. 127–138. DOI: 10.31111/nsnr/2020.54.1.127
- Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2021. Дополнения к лихенофлоре Керженского заповедника и Нижегородской области // Новости систематики низших растений. Т. 55(1). С. 195–213. DOI: 10.31111/nsnr/2021.55.1.195
- Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2022. Дополнение к лихенофлоре Керженского заповедника // Ботанический журнал. Т. 107(7). С. 687–694. DOI: 10.31857/S0006813622070109
- Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н., Вондрак Я., Исмаилов А.Б. 2021. Эпифитные лишайники национального парка «Приэльбрусье» (Северный Кавказ, Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 6(4). С. 77–94. DOI: 10.24189/ncr.2021.048
- Яковлев Г.В. 1976. Природные особенности еловых лесов подзоны южной тайги и их возобновление. Автореф. дисс. ... к.с.-х.н. Москва. 24 с.
- Ahti T., Hämet-Anti L., Jalas J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe // Annales Botanici Fennici. Vol. 5(3). P. 69–211.
- Boch S., Prati D., Hessenmöller D., Schulze E.D., Fischer M. 2013. Richness of lichen species, especially of threatened ones, is promoted by management methods furthering stand continuity // PLoS ONE. Vol. 8(1). Article: e55461. DOI: 10.1371/journal.pone.0055461
- Brackel von W. 2016. Preliminary checklist of the lichenicolous fungi of Italy // Notiziario della Società Lichenologica Italiana. Vol. 29. P. 95–145.
- Coppins B.J., Kashiwadani H., Moon K.H., Spribille T., Thor G. 2021. The genera *Brianaria* (Psoraceae) and *Micarea* (Pilocarpaceae) in Japan, with reports on other interesting species in Asia // Lichenologist. Vol. 53(1). P. 35–44. DOI: 10.1017/S0024282920000468
- Czarnota P. 2007. The lichen genus *Micarea* (Lecanorales, Ascomycota) in Poland // Polish Botanical Studies. Vol. 23. P. 1–199.
- Dymytrova L., Brändli U.-B., Ginzler C., Scheidegger C. 2018. Forest history and epiphytic lichens: Testing indicators for assessing forest autochthony in Switzerland // Ecological Indicators. Vol. 84. P. 847–857. DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.08.009
- Etayo J. 2010. Líquenes y hongos liquenícolas de Aragón // Guineana. Vol. 16. P. 1–501.
- Gerasimova J., Urbanavichene I., Urbanavichus G., Beck A. 2021. Morphological and phylogenetic analyses of *Toniniopsis subincompta* s. lat. (Ramalinaceae, Lecanorales) in Eurasia // Lichenologist. Vol. 53(2). P. 171–183. DOI: 10.1017/S0024282921000013
- Hafellner J. 2018. Lichenicolous Biota (Nos 271–300) // Fritschiana. Vol. 90. P. 1–22.
- Hashimoto A., Masumoto H., Endoh R., Degawa Y., Ohkuma M. 2021. Revision of Xylonaceae (Xylomycetes) to include *Sarea* and *Tromera* // Mycoscience. Vol. 62(1). P. 47–63. DOI: 10.47371/mycosci.2020.11.001
- Hawksworth D.L. 1981. The lichenicolous Coelomycetes // Bulletin of the British Museum (Natural History), Botany Series. Vol. 9. P. 1–98.
- Himelbrant D.E., Efimova A.A., Khanov Z.M., Leostin A.V., Makryi T.V., Stepanchikova I.S. 2018. New records of lichens and lichenicolous fungi. 1 // Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii. Vol. 52(2). P. 445–453. DOI: 10.31111/nsnr/2018.52.2.445
- Hofmeister J., Hošek J., Brabec M., Dvořák D., Beran M., Deckerová H., Burel J., Kříž M., Borovička J., Běřák J., Vašutová M., Malíček J., Palice Z., Syrovátková L., Steinová J., Černajová I., Holá E., Novozámská E., Čížek L., Iarema V., Baltaziuk K., Svoboda T. 2015. Value of old forest attributes related to cryptogam species richness in temperate forests: A quantita-

- tive assessment // *Ecological Indicators*. Vol. 57. P. 497–504. DOI: 10.1016/j.ecolind.2015.05.015
- Hofmeister J., Vondrák J., Ellis C., Coppins B.J., Sanderson N., Malíček J., Palice Z., Acton A., Svoboda S., Gloor R. 2022. High and balanced contribution of regional biodiversity hotspots to epiphytic and epixylic lichen species diversity in Great Britain // *Biological Conservation*. Vol. 266. Article: 109443. DOI: 10.1016/j.biocon.2021.109443
- Ismailov A., Urbanavichus G., Vondrák J., Pouska V. 2017. An old-growth forest at the Caspian Sea coast is similar in epiphytic lichens to lowland deciduous forests in Central Europe // *Herzogia*. Vol. 30(1). P. 103–125. DOI: 10.13158/hea.30.1.2017.103
- IUCN. 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. Gland, Switzerland, Cambridge, UK: IUCN. 48 p.
- Johansson P., Gustafsson L. 2001. Red-listed and indicator lichens in woodland key habitats and production forests in Sweden // *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 31(9). P. 1617–1628. DOI: 10.1139/x01-091
- Kubiak D., Osyczka P., Rola K. 2016. Spontaneous restoration of epiphytic lichen biota in managed forests planted on habitats typical for temperate deciduous forest // *Biodiversity and Conservation*. Vol. 25(10). P. 1937–1954. DOI: 10.1007/s10531-016-1169-8
- Malíček J., Palice Z., Acton A., Berger F., Bouda F., Sanderson N., Vondrák J. 2018. Uholka primeval forest in the Ukrainian Carpathians – a keynote area for diversity of forest lichens in Europe // *Herzogia*. Vol. 31(1). P. 140–171. DOI: 10.13158/099.031.0110
- Malíček J., Palice Z., Vondrák J., Kostovčík M., Lenzová V., Hofmeister J. 2019. Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic: assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators // *Biodiversity and Conservation*. Vol. 28(13). P. 3497–3528. DOI: 10.1007/s10531-019-01834-4
- McCarthy P.M., Elix J.A. 2020. New species and new records of *Micarea* (Pilocarpaceae) from Australia // *Australasian Lichenology*. Vol. 87. P. 62–71.
- Millanes A.M., Diederich P., Westberg M., Wedin M. 2016. Three new species in the *Biatoropsis usnearum* complex // *Herzogia*. Vol. 29(2). P. 337–354. DOI: 10.13158/hea.29.2.2016.337
- Orange A., James P.W., White F.J. 2001. *Microchemical methods for the identification of lichens*. London: The British Lichen Society. 101 p.
- Paillet Y., Bergès L., Hjältén J., Odor P., Avon C., Bernhard-Römermann M., Bijlsma R.J., de Bruyn L., Fuhr M., Grandin U., Kanka R., Lundin L., Luque S., Magura T., Matesanz S., Mészáros I., Sebastià M.T., Schmidt W., Standovár T., Tóthmérész B., Uotila A., Valladares F., Vellak K., Virtanen R. 2010. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe // *Conservation Biology*. Vol. 24(1). P. 101–112. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x
- Resl P., Fernández-Mendoza F., Mayrhofer H., Spribille T. 2018. The evolution of fungal substrate specificity in a widespread group of crustose lichens // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 285(1889). Article: 20180640. DOI: 10.1098/rspb.2018.0640
- Sheard J.W. 2010. The lichen genus *Rinodina* (Lecanoromycetidae, Physciaceae) in North America, North of Mexico. Ottawa: NRC Research Press. 246 p.
- Sheard J.W. 2018. A synopsis and new key to the species of *Rinodina* (Ach.) Gray (Physciaceae, lichenized Ascomycetes) presently recognized in North America // *Herzogia*. Vol. 31(1). P. 395–423. DOI: 10.13158/hea.31.1.2018.395
- Sheard J.W., Mayrhofer H. 2002. New species of *Rinodina* (Physciaceae, Lichenized Ascomycetes) from western North America // *Bryologist*. Vol. 105(4). P. 645–672. DOI: 10.1639/0007-2745(2002)105[0645:NSORPL]2.0.CO;2
- Sheard J.W., Ezhkin A.K., Galanina I.A., Himelbrant D.E., Kuznetsova E.S., Shimizu A., Stepanchikova I., Thor G., Tønsgberg T., Yakovchenko L.S., Spribille T. 2017. The lichen genus *Rinodina* (Physciaceae, Caliciales) in north-eastern Asia // *Lichenologist*. Vol. 49(6). P. 617–672. DOI: 10.1017/S0024282917000536
- Svensson M., Ekman S., Klepsland J.T., Nordin A., Thor G., von Hirschheydt G., Jonsson F., Knutsson T., Lif M., Spribille T., Westberg M. 2017. Taxonomic novelties and new records of Fennoscandian crustose lichens // *MycKeys*. Vol. 25. P. 51–86. DOI: 10.3897/mycokeys.25.13375
- Tripp E.A., Lendemer J.C., McCain C.M. 2019. Habitat quality and disturbance drive lichen species richness in a temperate biodiversity hotspot // *Oecologia*. Vol. 190(2). P. 445–457. DOI: 10.1007/s00442-019-04413-0
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2019. New records of lichens and allied fungi from the Kostroma Region, Russia // *Folia Cryptogamica Estonica*. Vol. 56. P. 53–62. DOI: 10.12697/fce.2019.56.06
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2021. Additions to the lichen flora of the Kologriv Forest Reserve and Kostroma Region // *Turczaninowia*. Vol. 24(2). P. 28–41. DOI: 10.14258/turczaninowia.24.2.4
- Urbanavichus G., Urbanavichene I. 2020. Four lichen species new for Russia // *Folia Cryptogamica Estonica*. Vol. 57. P. 5–8. DOI: 10.12697/fce.2020.57.02
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2022. First records of lichenised and lichenicolous fungi for the lichen flora of Russia and Eastern Europe // *Nature Conservation Research*. Vol. 7(2). P. 95–97. DOI: 10.24189/ncr.2022.024
- Urbanavichus G., Vondrák J., Urbanavichene I., Palice Z., Malíček J. 2020. Lichens and allied non-lichenized fungi of virgin forests in the Caucasus State Nature Biosphere Reserve (Western Caucasus, Russia) // *Herzogia*. Vol. 33(1). P. 90–138. DOI: 10.13158/hea.33.1.2020.90

- Vondrák J., Malíček J., Palice Z., Coppins B.J., Kukwa M., Czarnota P., Sanderson N., Acton A. 2016. Methods for obtaining more complete species lists in surveys of lichen biodiversity // *Nordic Journal of Botany*. Vol. 34(5). P. 619–626. DOI: 10.1111/njb.01053
- Vondrák J., Malíček J., Palice Z., Bouda F., Berger F., Sanderson N., Acton A., Pouska V., Kish R. 2018. Exploiting hot-spots; effective determination of lichen diversity in a Carpathian virgin forest // *PLoS ONE*. Vol. 13(9). Article: e0203540. DOI: 10.1371/journal.pone.0203540
- Vondrák J., Urbanavichus G., Palice Z., Malíček J., Urbanavichene I., Kubásek J., Ellis C. 2019. The epiphytic lichen biota of Caucasian virgin forests: a comparator for European conservation // *Biodiversity and Conservation*. Vol. 28(12). P. 3257–3276. DOI: 10.1007/s10531-019-01818-4
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala: Uppsala University. 933 p.
- Zhurbenko M.P. 2008. Lichenicolous fungi from Russia, mainly from its Arctic. II // *Mycologia Balcanica*. Vol. 5(1–2). P. 13–22.
- Zhurbenko M.P., Enkhtuya O., Javkhlan S. 2019. A first synopsis of lichenicolous fungi of Mongolia, with the description of five new species // *Plant and Fungal Systematics*. Vol. 64(2). P. 345–366. DOI: 10.2478/pfs-2019-0023
- Ahti T., Hämet-Anti L., Jalas J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* 5(3): 69–211.
- Boch S., Prati D., Hessenmöller D., Schulze E.D., Fischer M. 2013. Richness of lichen species, especially of threatened ones, is promoted by management methods furthering stand continuity. *PLoS ONE* 8(1). Article: e55461. DOI: 10.1371/journal.pone.0055461
- Bogdanov G.A. 2015. A list of lichens of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». *Proceedings of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga»* 7: 206–244. [In Russian]
- Brackel von W. 2016. Preliminary checklist of the lichenicolous fungi of Italy. *Notiziario della Società Lichenologica Italiana* 29: 95–145.
- Coppins B.J., Kashiwadani H., Moon K.H., Spribille T., Thor G. 2021. The genera *Brianaria* (Psoraceae) and *Micarea* (Pilocarpaceae) in Japan, with reports on other interesting species in Asia. *Lichenologist* 53(1): 35–44. DOI: 10.1017/S0024282920000468
- Czarnota P. 2007. The lichen genus *Micarea* (Lecanorales, Ascomycota) in Poland. *Polish Botanical Studies* 23: 1–199.
- Dymytrova L., Brändli U.-B., Ginzler C., Scheidegger C. 2018. Forest history and epiphytic lichens: Testing indicators for assessing forest autochthony in Switzerland. *Ecological Indicators* 84: 847–857. DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.08.009
- Etayo J. 2010. Liqueños y hongos liquenícolas de Aragón. *Guineana* 16: 1–501.
- Gerasimova J., Urbanavichene I., Urbanavichus G., Beck A. 2021. Morphological and phylogenetic analyses of *Toniniopsis subincompta* s. lat. (Ramalinaceae, Lecanorales) in Eurasia. *Lichenologist* 53(2): 171–183. DOI: 10.1017/S0024282921000013
- Hafellner J. 2018. Lichenicolous Biota (Nos 271–300). *Fritschiana* 90: 1–22.
- Hashimoto A., Masumoto H., Endoh R., Degawa Y., Ohkuma M. 2021. Revision of Xylonaceae (Xylonales, Xylonomycetes) to include *Sarea* and *Tromera*. *Mycoscience* 62(1): 47–63. DOI: 10.47371/mycosci.2020.11.001
- Hawksworth D.L. 1981. The lichenicolous Coelomycetes. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Botany Series* 9: 1–98.
- Himelbrant D.E., Efimova A.A., Khanov Z.M., Leostin A.V., Makryi T.V., Stepanchikova I.S. 2018. New records of lichens and lichenicolous fungi. 1. *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii* 52(2): 445–453. DOI: 10.31111/nsnr/2018.52.2.445
- Hofmeister J., Hošek J., Brabec M., Dvořák D., Beran M., Deckerová H., Burel J., Kříž M., Borovička J., Běťák J., Vašutová M., Malíček J., Palice Z., Syrovátková L., Steinová J., Černajová I., Holá E., Novozámská E., Čížek L., Iarema V., Baltaziuk K., Svoboda T. 2015. Value of old forest attributes related to cryptogam species richness in temperate forests: A quantitative assessment. *Ecological Indicators* 57: 497–504. DOI: 10.1016/j.ecolind.2015.05.015
- Hofmeister J., Vondrák J., Ellis C., Coppins B.J., Sanderson N., Malíček J., Palice Z., Acton A., Svoboda S., Gloor R. 2022. High and balanced contribution of regional biodiversity hotspots to epiphytic and epixylic lichen species diversity in Great Britain. *Biological Conservation* 266: 109443. DOI: 10.1016/j.biocon.2021.109443
- Ismailov A., Urbanavichus G., Vondrák J., Pouska V. 2017. An old-growth forest at the Caspian Sea coast is similar in epiphytic lichens to lowland deciduous forests in Central Europe. *Herzogia* 30(1): 103–125. DOI: 10.13158/hea.30.1.2017.103
- Ismailov A.B., Vondrák J., Urbanavichus G.P. 2019. The express-method of estimation of epiphytic lichens diversity. *Russian Journal of Forest Science* 4: 294–303. DOI: 10.1134/S0024114819030045 [In Russian]
- IUCN. 2001. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission*. Gland, Switzerland, Cambridge, UK: IUCN. 48 p.
- Johansson P., Gustafsson L. 2001. Red-listed and indicator lichens in woodland key habitats and production forests in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 31(9): 1617–1628. DOI: 10.1139/x01-091

References

- Kataeva O.A. 2018. Additions to the lichen flora of Rdeiskii Nature Reserve (Novgorod Region). *Botanicheskii Zhurnal* 103(S8): 3–9. DOI: 10.7868/S0006813618080124 [In Russian]
- Kubiak D., Osyczka P., Rola K. 2016. Spontaneous restoration of epiphytic lichen biota in managed forests planted on habitats typical for temperate deciduous forest. *Biodiversity and Conservation* 25(10): 1937–1954. DOI: 10.1007/s10531-016-1169-8
- Kuznetsova E.S., Skazina M.A. 2010. Contribution to the lichen studying to the Kostroma Region. *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii* 44: 200–209. [In Russian]
- Ladyzhenskaya K.I. 1931. Ecological list of lichens of the surroundings of the Kologriv city. *Journal of Russian Botanical Society* 16(5–6): 544–553. [In Russian]
- Lavrenko E.M., Geptner V.G., Kirikov S.V., Formozov A.N. 1958. Perspective plan of the geographical network of state nature reserves of the USSR (project). *Nature Conservation and Conservation Science in the USSR* 3: 3–92. [In Russian]
- Lebedev A.N. 2018. Through pages of the history of the «Kologriv Forest». *Kologrivskii Les* 5: 4–5. [In Russian]
- Malíček J., Palice Z., Acton A., Berger F., Bouda F., Sanderson N., Vondrák J. 2018. Uholka primeval forest in the Ukrainian Carpathians – a keynote area for diversity of forest lichens in Europe. *Herzogia* 31(1): 140–171. DOI: 10.13158/099.031.0110
- Malíček J., Palice Z., Vondrák J., Kostovčík M., Lenzová V., Hofmeister J. 2019. Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic: assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 28(13): 3497–3528. DOI: 10.1007/s10531-019-01834-4
- McCarthy P.M., Elix J.A. 2020. New species and new records of *Micarea* (Pilocarpaceae) from Australia. *Australasian Lichenology* 87: 62–71.
- Millanes A.M., Diederich P., Westberg M., Wedin M. 2016. Three new species in the *Biatoropsis usnearum* complex. *Herzogia* 29(2): 337–354. DOI: 10.13158/heia.29.2.2016.337
- Muchnik E.E., Konoreva L.A., Kazakova M.V., Sobolev N.A. 2019. The lichen biota of the Meshchera National Park (Vladimir Region, Russia) and Meshchersky National Park (Ryazan Region, Russia). *Nature Conservation Research* 4(1): 64–82. DOI: 10.24189/ncr.2019.005 [In Russian]
- Notov A.A., Himelbrant D.E., Stepanchikova I.S., Volkov V.P. 2016. *Lichens of Central Forest State Nature Biosphere Reserve*. Tver: Tver State University. 332 p. [In Russian]
- Ogureeva G.N., Leonova N.B., Miklyaeva I.M., Bocharnikov M.V., Fedosov V.E., Muchnik E.E., Urbanavichus G.P., Emelyanova L.G., Khlyap L.A., Rumyantsev V.Yu., Kuzikov I.V., Lipka O.N., Arkhipova M.V., Buldakova E.V., Kadetov N.G. 2020. *The Biodiversity of Russian Biomes. The Biomes of Plains*. Moscow: IGKE. 623 p. [In Russian]
- Orange A., James P.W., White F.J. 2001. *Microchemical methods for the identification of lichens*. London: The British Lichen Society. 101 p.
- Paillet Y., Bergès L., Hjäältén J., Odor P., Avon C., Bernhardt-Römermann M., Bijlsma R.J., de Bruyn L., Fuhr M., Grandin U., Kanka R., Lundin L., Luque S., Magura T., Matesanz S., Mészáros I., Sebastià M.T., Schmidt W., Standovár T., Tóthmérész B., Uotila A., Valladares F., Vellak K., Virtanen R. 2010. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology* 24(1): 101–112. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x
- Red Data Book of the Kostroma Region. Kostroma: Kostroma State University, 2019. 432 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi). Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. [In Russian]
- Resl P., Fernández-Mendoza F., Mayrhofer H., Spribille T. 2018. The evolution of fungal substrate specificity in a widespread group of crustose lichens. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285(1889): 20180640. DOI: 10.1098/rspb.2018.0640
- Sheard J.W. 2010. *The lichen genus Rinodina (Lecanoromycetidae, Physciaceae) in North America, North of Mexico*. Ottawa: NRC Research Press. 246 p.
- Sheard J.W. 2018. A synopsis and new key to the species of *Rinodina* (Ach.) Gray (Physciaceae, lichenized Ascomycetes) presently recognized in North America. *Herzogia* 31(1): 395–423. DOI: 10.13158/heia.31.1.2018.395
- Sheard J.W., Mayrhofer H. 2002. New species of *Rinodina* (Physciaceae, Lichenized Ascomycetes) from western North America. *Bryologist* 105(4): 645–672. DOI: 10.1639/0007-2745(2002)105[0645:NSORPL]2.0.CO;2
- Sheard J.W., Ezhkin A.K., Galanina I.A., Himelbrant D.E., Kuznetsova E.S., Shimizu A., Stepanchikova I., Thor G., Tønsberg T., Yakovchenko L.S., Spribille T. 2017. The lichen genus *Rinodina* (Physciaceae, Caliciales) in north-eastern Asia. *Lichenologist* 49(6): 617–672. DOI: 10.1017/S0024282917000536
- Svensson M., Ekman S., Klepsland J.T., Nordin A., Thor G., von Hirschheydt G., Jonsson F., Knutsson T., Lif M., Spribille T., Westberg M. 2017. Taxonomic novelties and new records of Fennoscandian crustose lichens. *MycoKeys* 25: 51–86. DOI: 10.3897/mycokeys.25.13375
- Terent'ev A.Yu. (Ed.). 2010. *Chronicle of Nature of the Kologriv Forest State Nature Reserve. 1. 2009*. Kologriv: Kologriv Forest State Nature Reserve. 99 p. [In Russian]
- Tripp E.A., Lendemer J.C., McCain C.M. 2019. Habitat quality and disturbance drive lichen species richness in a temperate biodiversity hotspot. *Oecologia* 190(2): 445–457. DOI: 10.1007/s00442-019-04413-0

- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2016. *The lichen flora of the Mordovskii Reserve (an annotated species list): Flora and fauna of state nature reserves*. Vol. 126. Moscow. 41 p. [In Russian]
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2019. New records of lichens and allied fungi from the Kostroma Region, Russia. *Folia Cryptogamica Estonica* 56: 53–62. DOI: 10.12697/fce.2019.56.06
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2020. Contributions to the lichen flora of the Kologriv Forest Nature Reserve (Kostroma Region). *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii* 54(1): 127–138. DOI: 10.31111/nsnr/2020.54.1.127 [In Russian]
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2021. Additions to the lichen flora of the Kerzhensky Nature Reserve and Nizhny Novgorod Region. *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii* 55(1): 195–213. DOI: 10.31111/nsnr/2021.55.1.195 [In Russian]
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2021. Additions to the lichen flora of the Kologriv Forest Reserve and Kostroma Region. *Turczaninowia* 24(2): 28–41. DOI: 10.14258/turczaninowia.24.2.4
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2022. Addition to the lichen flora of the Kerzhenskiy Reserve (Nizhny Novgorod Region). *Botanicheskii Zhurnal* 107(7): 687–694. DOI: 10.31857/S0006813622070109 [In Russian]
- Urbanavichus G., Urbanavichene I. 2020. Four lichen species new for Russia. *Folia Cryptogamica Estonica* 57: 5–8. DOI: 10.12697/fce.2020.57.02
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2022. First records of lichenised and lichenicolous fungi for the lichen flora of Russia and Eastern Europe. *Nature Conservation Research* 7(2): 95–97. DOI: 10.24189/ncr.2022.024
- Urbanavichus G., Vondrák J., Urbanavichene I., Palice Z., Malíček J. 2020. Lichens and allied non-lichenized fungi of virgin forests in the Caucasus State Nature Biosphere Reserve (Western Caucasus, Russia). *Herzogia* 33(1): 90–138. DOI: 10.13158/hea.33.1.2020.90
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N., Vondrák J., Ismailov A.B. 2021. Epiphytic lichen biota of Prielbrusie National Park (Northern Caucasus, Russia). *Nature Conservation Research* 6(4): 77–94. DOI: 10.24189/ncr.2021.048 [In Russian]
- Volosnova L.F. 2019. New data on rare species of vascular plants, fungi and lichens in the Oksky State Nature Reserve and the Ryazan Region. *Proceedings of the Oksky State Nature Biosphere Reserve* 38: 366–372. [In Russian]
- Vondrák J., Malíček J., Palice Z., Coppins B.J., Kukwa M., Czarnota P., Sanderson N., Acton A. 2016. Methods for obtaining more complete species lists in surveys of lichen biodiversity. *Nordic Journal of Botany* 34(5): 619–626. DOI: 10.1111/njb.01053
- Vondrák J., Malíček J., Palice Z., Bouda F., Berger F., Sanderson N., Acton A., Pouska V., Kish R. 2018. Exploiting hot-spots; effective determination of lichen diversity in a Carpathian virgin forest. *PLoS ONE* 13(9): e0203540. DOI: 10.1371/journal.pone.0203540
- Vondrák J., Urbanavichus G., Palice Z., Malíček J., Urbanavichene I., Kubásek J., Ellis C. 2019. The epiphytic lichen biota of Caucasian virgin forests: a comparator for European conservation. *Biodiversity and Conservation* 28(12): 3257–3276. DOI: 10.1007/s10531-019-01818-4
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. *Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi*. Uppsala: Uppsala University. 933 p.
- Yakovlev G.V. 1976. *Natural features of spruce forests of the southern taiga subzone and their renewal*. PhD Thesis. Moscow. 24 p. [In Russian]
- Zaugolnova L.B., Morozova O.V. 2004. Distribution and classification of nemoral-boreal forests. In: O.V. Smirnova (Ed.): *East-European Forests: History in the Holocene and Present*. Vol. 2. Moscow: Nauka. P. 13–61. [In Russian]
- Zhurbenko M.P. 2008. Lichenicolous fungi from Russia, mainly from its Arctic. II. *Mycologia Balcanica* 5(1–2): 13–22.
- Zhurbenko M.P., Enkhtuya O., Javkhlan S. 2019. A first synopsis of lichenicolous fungi of Mongolia, with the description of five new species. *Plant and Fungal Systematics* 64(2): 345–366. DOI: 10.2478/pfs-2019-0023

THE CORE OF THE KOLOGRIV FOREST STATE NATURE RESERVE (RUSSIA) IS A HOTSPOT OF LICHEN BIODIVERSITY IN THE SOUTHERN TAIGA OF EASTERN EUROPE

Gennadii P. Urbanavichus^{1,2} , Irina N. Urbanavichene³ 

¹*Institute of North Industrial Ecology Problems, FRC «Kola Science Centre of RAS», Russia*

e-mail: g.urban@mail.ru

²*Kologriv Forest State Nature Reserve, Russia*

³*Komarov Botanical Institute of RAS, Russia*

e-mail: urbanavichene@gmail.com

In this study, we aim to evaluate the diversity of lichens and allied non-lichenised fungi, co-existing in dark-coniferous and broad-leaved forests of the southern taiga in the East European Plain. The Kologriv Forest State Nature Reserve (589 km²) was established in 2006 to preserve the last fragments of the unique primeval forests of the southern taiga. The territory of the Kologriv cluster of the Kologriv Forest State Nature Reserve (481 km²) is located in the north of the Kostroma Region (Russia). The main phorophytes in this cluster are *Picea abies*, *Tilia cordata*, *Betula pubescens*, and *Abies sibirica*. In our time-limited study (four days in May 2021), we selected a 10 000-m² (hereinafter – 1-ha) plot (a presumed lichen diversity hotspot) in the primeval forest stand in the core of the Kologriv cluster of the Kologriv Forest State Nature Reserve (58.80164° N, 43.98533° E, at altitude ca. 200 m a.s.l.). For a detailed study of the species composition of lichens on this plot, all types of substrates were examined, including trunks and branch surface of various tree species under various conditions, dead and rotting wood of snags, stumps, and fallen logs. In addition, 22 points in various parts of the protected core were examined by the route method in May 2019 and May 2021. This detailed survey in the primeval forest in the core of the Kologriv Forest State Nature Reserve has revealed an unexpectedly high lichen diversity: 230 species recorded in a single 1-ha plot is equal to or much more than the number of species recorded in several Protected Areas of far larger sizes in European Russia. The number of species found on this plot is 73% of the one recorded in the whole protected core (316 species) and 58% of the lichen diversity known in the entire area of the Kologriv Forest State Nature Reserve (398 species). The genus *Asterophoma* is new for European Russia. The genera *Bachmanniomyces* and *Bryostigma* are new for the lichen flora of the middle belt of European Russia. There are 91 species listed for the first time for the lichen flora of the Kologriv Forest State Nature Reserve. Of them, 83 species are new to the Kostroma Region. Two species (*Micarea synotheoides* and *Stigmidium exasperatum*) are new to Russia. *Rinodina macrospora* was found for the first time in Europe. Three species, *Asterophoma mazaediicola*, *Biatora veteranorum*, and *Biatoropsis minuta*, are new to European Russia. 13 species were found for the first time in the middle belt of European Russia: *Bachmanniomyces punctum*, *Bryostigma lapidicola*, *Heterocephalacria bachmannii*, *Lepra borealis*, *Micarea byssacea*, *M. melaeniza*, *M. nowakii*, *M. pseudomicrococca*, *M. pycnidiophora*, *Ochrolechia mahluensis*, *Scoliciosporum perpusillum*, *Skyttea gregaria*, *Stigmidium congestum*, *Trapeliopsis gelatinosa*, *Xylographa soralifera*. Four threatened species (*Leptogium burnetiae*, *Lobaria pulmonaria*, *Menegazzia terebrata* and *Nephromopsis laureri*) are listed in the Red Data Book of the Russian Federation. We have made a comparison of the lichen flora diversity found in the core of the Kologriv Forest State Nature Reserve with previously obtained data in Western and Central Europe. The core of the Kologriv Forest State Nature Reserve meets the criteria of a hotspot of lichen biodiversity on the European level. We would like to emphasise the importance of finding such hotspots of lichen diversity by an inventory of the lichen flora in other Protected Areas.

Key words: biodiversity, inventory, Kostroma Region, lichen flora, *Micarea synotheoides*, primeval forest, *Rinodina macrospora*, *Stigmidium exasperatum*, *Usnea longissima*, virgin forests